

帽儿山不同林龄落叶阔叶林土壤微生物生物量及其季节动态

王薪琪 韩 轶 王传宽*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘 要 土壤微生物在生态系统生物地球化学循环过程中扮演着重要角色, 对于受到干扰后退化土壤的肥力恢复具有重要的意义, 然而, 采伐后次生林发展过程中土壤微生物生物量的动态尚不明确。在帽儿山森林生态站的落叶阔叶林中设置了一个由采伐后0年(采伐迹地)、10年、25年、56年的林分构成林龄系列样地, 采用氯仿熏蒸浸提法, 在生长季期间(4–10月)每月测定各林分土壤微生物生物量碳含量(C_{mic})、微生物生物量氮含量(N_{mic})、土壤可溶性有机碳含量(C_{dis})、可溶性全氮含量(N_{dis})、土壤含水率、温度等因子, 以探索采伐干扰后不同林龄林分土壤微生物生物量的时间动态及其影响因子。结果表明: (1)不同林龄林分土壤微生物生物量生长季均值差异显著, C_{mic} 表现为56年和采伐迹地显著高于25年和10年林分; N_{mic} 表现为采伐迹地、56年显著高于10年林分, 25年林分居中; C_{mic}/N_{mic} 表现为56年、10年林分显著高于25年林分、采伐迹地。(2)采伐迹地微生物生物量季节变化格局与其他3个林龄林分的差异主要体现在生长季后期, 前者表现为降低, 而后者表现为升高或变化不明显; 10年、25年、56年林分 C_{mic} 、 N_{mic} 季节变化格局的差异主要体现在生长季前期, 变化幅度随林龄增长而降低; 4个林龄林分 C_{mic}/N_{mic} 季节变化均表现为“W”形。(3)土壤微生物生物量的主要影响因子随林龄而变: 随林龄增长, C_{mic} 、 N_{mic} 的影响因子由土壤含水率(采伐迹地、10年生)逐渐转变为土壤可溶性养分含量(10年、25年、56年林分); 采伐迹地 C_{mic}/N_{mic} 影响因子为土壤温度和 C_{dis} , 其他3个林龄林分则为 C_{dis}/N_{dis} 。这些结果说明: 在采伐干扰后的次生林发展过程中, 植被组成和土壤理化性质不断变化, 提高了土壤微生物生物量, 进而改善了土壤养分状况, 显示出地上植被变化与地下微生物动态的密切联系。

关键词 采伐干扰; 年龄系列; 微生物生物量碳; 微生物生物量氮; 季节动态; 温带森林

引用格式: 王薪琪, 韩轶, 王传宽 (2017). 帽儿山不同林龄落叶阔叶林土壤微生物生物量及其季节动态. 植物生态学报, 41, 597–609. doi: 10.17521/cjpe.2017.0011

Soil microbial biomass and its seasonality in deciduous broadleaved forests with different stand ages in the Mao'ershan region, Northeast China

WANG Xin-Qi, HAN Yi, and WANG Chuan-Kuan*

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Aims Soil microbes play a key role in the biogeochemical cycling in terrestrial ecosystems and are important for the nutrient recovery of degraded soils due to disturbances. However, dynamics in soil microbial biomass during the development of the secondary forest after logging are little known. Our objectives were to examine the temporal dynamics and influencing factors of soil microbial biomass carbon content (C_{mic}) and nitrogen content (N_{mic}) along a temperate forest logging chronosequence.

Methods The logging chronosequence included four sites with 0-year, 10-year, 25-year, and 56-year sites since clear cutting of a deciduous broadleaved forest and was established in 2014 in the Mao'ershan Forest Ecosystem Research Station, Northeast China. The C_{mic} and N_{mic} at all the sites were measured monthly during the growing season (from April to October) with the chloroform fumigation extraction method; the soil dissolved organic carbon content (C_{dis}), total nitrogen content (N_{dis}), soil water content and temperature were simultaneously measured.

Important findings (1) There were significant differences in soil microbial biomass among the four sites: the means of C_{mic} at the 56-year and 0-year sites were significantly higher than those at the 25-year and 10-year sites; the means of N_{mic} at the 0-year and 56-year sites were significantly higher than those at the 10-year site, while the 25-year site had intermediate N_{mic} ; The C_{mic}/N_{mic} ratios at the 56-year and 10-year sites were significantly higher

收稿日期Received: 2017-01-17 接受日期Accepted: 2017-05-31

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn)

than those at the 25-year and 0-year sites. (2) The C_{mic} and N_{mic} at the 0-year site tended to decrease at the end of the growing season compared to earlier times, while those at the rest sites showed an increasing trend or no significant change. Soil microbial biomass among the 10-year, 25-year, and 56-year sites differed at the early growing season, and its amplitude of variations decreased as the stand age increased. The C_{mic}/N_{mic} ratios at all sites showed a “W-shaped” seasonal pattern. (3) The main influencing factors of the seasonality of soil microbial biomass varied with the stand ages: they switched from soil water content at the 0-year and 10-year sites to the soil dissolved nutrients contents at the 10-year, 25-year, and 56-year sites. The seasonality of C_{mic}/N_{mic} ratios at the 0-year site was mainly influenced by soil temperature and C_{dis} , while those at the other three sites were driven by the C_{dis}/N_{dis} ratio. It was concluded that with the forest development after clear cutting, the characteristics of vegetation and soil have been changing, inducing increased soil microbial biomass and thereby improved soil nutrient regime, which reflected strong links between aboveground changes in vegetation and belowground dynamics in soil microbes.

Key words logging disturbance; chronosequence; microbial biomass carbon; microbial biomass nitrogen; seasonal dynamics; temperate forest

Citation: Wang XQ, Han Y, Wang CK (2017). Soil microbial biomass and its seasonality in deciduous broadleaved forests with different stand ages in the Mao’ershan region, Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 597–609. doi: 10.17521/cjpe.2017.0011

土壤微生物生物量是土壤养分中最活跃的部分, 不仅通过转化有机质为植物提供可利用养分, 调节陆地生态系统碳氮循环(Xu *et al.*, 2013; Zhou & Wang, 2015), 而且在土壤养分的累积过程中扮演着重要的角色, 对于受到干扰后退化土壤的肥力恢复具有重要意义(Jia *et al.*, 2005; Saynes *et al.*, 2005; Spohn *et al.*, 2016)。经历农耕、采伐等人为干扰后形成的天然次生林是陆地生态系统的重要组成部分(Yang *et al.*, 2011)。充分理解天然次生林发展过程中土壤微生物生物量的变异及其影响因子, 对于退化土壤肥力的恢复、合理经营和保护次生林具有重要意义(Jia *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2015)。

以往关于林龄对土壤微生物生物量影响的研究多集中于人工林(Chodak *et al.*, 2009; 安然等, 2011; Mao *et al.*, 2012; Yuan & Yue, 2012; Wen *et al.*, 2014), 关于天然次生林的报道多集中在热带和亚热带地区(Saynes *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2015)。虽然温带次生林在生态环境建设中起着举足轻重的作用, 但是温带次生林发展过程中土壤微生物生物量的变化情况及其影响因子尚不明确(Jia *et al.*, 2005)。以往研究表明: 随着林龄增加, 土壤微生物生物量可能逐渐增加(Chodak *et al.*, 2009; Susyan *et al.*, 2011; Mao *et al.*, 2012)、减小(杨凯等, 2009; 安然等, 2011), 或达到最高值之后降低并保持稳定(Jia *et al.*, 2005)。这种结果的不一致可能是由研究对象以及林龄跨度不同造成的。随着次生林发展进程, 林分组成、生物量累积和分配等产生变化, 从而可

能通过改变林内土壤温度、水分、凋落物质量等条件对土壤微生物产生间接影响(Litton *et al.*, 2003; Jia *et al.*, 2005), 也可能通过土壤酸化、有机质累积等过程直接影响微生物的生长繁殖及群落结构(Frouz & Nováková, 2005; Trap *et al.*, 2011; Smith *et al.*, 2015)。由于不同林龄次生林土壤微生物的研究报道有限, 次生林发展过程中土壤微生物生物量对植被及环境因子的改变如何响应尚不明确。

土壤微生物生物量的变化受土壤养分、水分、温度的共同影响, 而这些相关因子通常随季节转变而变化, 因此土壤微生物生物量通常呈现一定的季节动态(刘爽和王传宽, 2010; Kaiser *et al.*, 2011; Wen *et al.*, 2014)。以往关于土壤微生物生物量季节变化的研究多针对不同森林类型(刘爽和王传宽, 2010; 刘纯等, 2014)、不同土地利用方式(Pandey *et al.*, 2010)或不同林龄人工林(杨凯等, 2009), 而对不同林龄天然次生林土壤微生物生物量的季节变化尚不明确(Smith *et al.*, 2015)。不同林龄次生林植被活动(吸收养分、水分)及土壤养分、温湿度可能对季节变化产生不同的响应, 从而对微生物生物量的季节动态产生不同程度的影响。土壤可溶性养分较易被微生物吸收利用, 并且对季节变化的响应十分敏感(Edwards *et al.*, 2006; Edwards & Jefferies, 2013; Freppaz *et al.*, 2014); 土壤温度、湿度等环境因子的改变也调节着微生物的生长和繁殖(刘爽和王传宽, 2010; 刘纯等, 2014)。因此, 探索不同林龄次生林土壤可溶性养分、土壤温湿度的季节变化格局及其与

土壤微生物生物量的关系, 有利于充分理解次生林不同发展阶段土壤微生物生物量的驱动机制。

自20世纪初期以来, 中国东北地区原始森林遭到大规模的工业采伐, 现存森林类型主要为采伐干扰后形成的落叶阔叶次生林(Wang *et al.*, 2006), 这为探索次生林发展过程中土壤微生物变化情况提供了研究基础。本研究通过空间代替时间的年龄系列法(Walker *et al.*, 2010), 选取相近立地条件和干扰历史相似的3个林龄(10年, 25年, 56年)的落叶阔叶林以及56年林分采伐后的采伐迹地, 构成本地区落叶阔叶林的林龄序列样地, 旨在探讨在次生林发展过程中落叶阔叶林土壤微生物生物量的林龄变化和季节动态格局及其影响因子。

1 研究方法

1.1 研究区自然概况和试验设计

研究地设在黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站(45.40° N, 127.67° E)。气候为明显的大陆性温带季风气候, 年平均气温2.8 °C, 年降水量629 mm。平均海拔400 m, 平均坡度10°–15°。地带性土壤为暗棕色森林土壤。植被是经干扰后形成的天然次生林及人工林。

在相同气候, 相似土壤基质、海拔、地形条件下, 选取阔叶红松原始林经采伐后天然更新形成的林龄分别为10年、25年和56年的落叶阔叶林(表1), 每个林龄的林分各设置3块面积为20 m × 30 m 的重复样地。另外, 在56年林分随机设置3块面积为10 m × 30 m 的皆伐迹地样地, 作为0年的采伐迹地。为了尽可能减少采伐作业对地被物和土壤的影响, 采伐作业在冰雪覆盖、土壤冻结的2014年冬季(3月)进行。

1.2 样品采集与测定

由于微生物生命周期短暂、周转迅速(数天至数

周, Binkley & Fisher, 2012), 因此认为采伐一个月后微生物对采伐干扰有响应。为此, 于2014年4月开始对土壤取样, 每月取样一次, 直至10月份, 共7次。这样填补了绝大多数研究中采伐干扰最初期的数据空缺。为了降低土壤空间异质性的影响及避免上一次取样对土壤造成的影响, 在每个样地随机选择3个固定取样位置, 每月在以该位置为圆心、2.0 m为直径的圆上随机选取2个取样点, 距离上次取样点至少60–80 cm, 按0–10 cm和10–20 cm分层取样。2个取样点的土样混匀后作为该月的土样, 每个样地、每个土层各3个重复土样。土样采集后, 立即置入5 °C冷藏箱, 带回实验室。

先去除土样中的植物残体及石砾, 过2 mm土壤筛。取约50.0 g土样置于密封袋内, 放置于5 °C冰箱内保存, 并在7日内完成土壤微生物生物量、可溶性养分等指标的测定。

采用氯仿熏蒸浸提法测定土壤微生物生物量碳(C_{mic})和微生物生物量氮(N_{mic}) (Vance *et al.*, 1987)。熏蒸过程为: 称取10.000 g经过预处理的土样, 置于含有氯仿的真空干燥器中, 在25 °C的恒温培养箱里培养24 h。熏蒸和未熏蒸的土样均用25.0 mL 0.5 mol·L⁻¹ K₂SO₄溶液浸提。使用multi N/C 2100分析仪(Analytik Jena AG, Jena, German)燃烧法测定浸提液中的有机碳和全氮。 C_{mic} (mg·kg⁻¹)、 N_{mic} (mg·kg⁻¹)分别由下式求得: $C_{mic} = E_C \times 2.22$; $N_{mic} = E_N \times 2.22$ 。式中, E_C 、 E_N 分别为熏蒸与未熏蒸土样浸提液中有有机碳、全氮的差值; 2.22为校正系数。

土壤可溶性碳(C_{dis})、可溶性全氮(N_{dis})含量分别为未经熏蒸处理土样K₂SO₄浸提溶液的有机碳、全氮含量(Edwards & Jefferies, 2013)。土壤含水率为105 °C烘干条件下的质量含水率(%)。在取样位置附近用T型热电偶温度探针连续测定土壤5 cm深度

表1 样地基本特征(平均值±标准偏差, $n = 3$)

Table 1 Characteristics of the sampled plots (mean ± SD, $n = 3$)

林龄 Site age (a)	坡度 Slope (°)	林分密度 Site density (trees·hm ⁻²)	胸高断面积 Basal area (m ² ·hm ⁻²)	平均胸径 Mean DBH (cm)	林分组成 Site composition	0–20 cm土壤pH值 Soil pH value at 0–20 cm depth
0	18	0	0	0	未评估 Not assessed	4.70 ± 0.16
10	15	6 200 ± 2 300	19.51 ± 2.40	5.0 ± 0.5	10BP+PU+PA+AM	4.83 ± 0.21
25	15	6 028 ± 804	25.62 ± 2.30	12.2 ± 0.4	5BP3PD1UJ1FM+AM–PA–QM	4.85 ± 0.10
56	18	1 833 ± 617	28.77 ± 4.12	26.8 ± 1.3	3BP2AM1UJ1JM1FM 1PD1TM+TA+PA–QM	4.45 ± 0.30

所有样地均设在中坡。林分组成中, 树种AM、BP、FM、JM、PA、PD、PU、QM、TA、TM和UJ分别表示色木槭、白桦、水曲柳、胡桃楸、黄檗、山杨、大青杨、蒙古栎、紫椴、糠椴和春榆, 树种前面的数字表示该树种胸高断面积所占的成数, 树种前面的“+”和“–”分别表示组成比例<5%和<2%。All sites are located at the middle slope. The site composition: AM, *Acer mono*; BP, *Betula platyphylla*; FM, *Fraxinus mandshurica*; JM, *Juglans mandshurica*; PA, *Phellodendron amurense*; PD, *Populus davidiana*; PU, *Populus ussuriensis*; QM, *Quercus mogolica*; TA, *Tilia amurensis*; TM, *Tilia mandshurica*; UJ, *Ulmus davidiana* var. *japonica*. Numbers in front of the tree species represent the tenths of the basal area of this tree species out of the whole area of the plot; “+” and “–” in front of the tree species mean that the percentage is <5% and <2%, respectively. DBH, diameter at breast height.

的温度 T_5 , 将探针连接到Campbell Scientific CR1000数据自动采集器(Campbell Scientific, Logan, USA)收集数据。考虑到微生物生命周期大约为数天至数周的时间, 选取采样日期前15天土壤温度的平均值作为土壤温度参数。虽然本研究未连续测定土壤15 cm温度, 但本试验区土壤5 cm温度与10 cm温度具有极显著的正相关关系($R^2 > 0.9$, $p < 0.01$), 我们推测4个林分间土壤15 cm温度的时空差异应该与土壤5 cm温度一致, 因此本研究中土壤10–20 cm温度参数用 T_5 代替进行分析。

2015年9月通过根钻法测定细根生物量。在各林龄落叶阔叶林的每个样方随机选取8个点, 用内径为10 cm的根钻取0–10、10–20 cm土层的土壤。将取回的土壤混匀后过2 mm土筛, 取约20 g不含根系的土壤, 风干后用于测定土壤有机碳、全氮含量; 剩余土壤用于测定细根生物量。先将土壤放在网筛上清洗, 之后根据外形、颜色、弹性等特征挑选出0–2 mm的细根, 将细根在65 °C条件下烘至恒质量后称量。使用multi N/C 2100分析仪(Analytik Jena AG, Jena, German)燃烧法测定土壤有机碳; 用全自动凯氏定氮仪(Kjeltec 8400, Foss, Hillerød, Danmark)测定土壤全氮。

1.3 数据分析

采用重复测量方差分析检验在同一土层林龄对土壤 C_{mic} 、 N_{mic} 、 C_{mic}/N_{mic} 及其相关因子(C_{dis} 、 N_{dis} 、 C_{dis}/N_{dis} 、 T_5 、含水率)的影响; 采用配对 t 检验分析

同一林分两个土层间土壤微生物生物量及其影响因子的差异; 采用Duncan多重比较检验不同林龄林分同一土层 C_{mic} 、 N_{mic} 、 C_{mic}/N_{mic} 及其相关因子的差异。采用Pearson相关分析评价不同林龄林分样方水平上土壤 C_{mic} 、 N_{mic} 、 C_{mic}/N_{mic} 的影响因子; 采用逐步回归分析评价每个林分内样方水平上 C_{mic} 、 N_{mic} 、 C_{mic}/N_{mic} 生长季动态的影响因子。以上统计分析均由R语言软件(R Core Team, 2012)完成, 显著性水平均设定为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 不同林龄林分土壤微生物生物量及其相关因子的季节动态

不同林龄林分间0–10 cm土层(表层) C_{mic} 和 N_{mic} 具有显著差异($p < 0.05$), 变化范围分别为1 269–1 523和255–321 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。 C_{mic} 表现为56年林分和采伐迹地显著高于25年和10年林分(图1A), N_{mic} 表现为采伐迹地、56年林分显著高于10年林分, 25年林分居(图1B)。不同林龄林分10–20 cm土层(深层) C_{mic} 、 N_{mic} 变化范围分别为667–792和113–128 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。不同林龄林分间深层 C_{mic} 差异显著($p < 0.05$), 表现为56年林分显著高于其他3个林龄林分; N_{mic} 差异不显著($p > 0.05$)。表层 C_{mic} 和 N_{mic} 分别为深层的2.0倍和2.4倍(图1A、1B)。其中, 采伐迹地深层 C_{mic} 和 N_{mic} 下降程度最高, 分别下降了56.2%和62.8%。

不同林龄林分间表层 C_{mic}/N_{mic} 差异显著($p <$

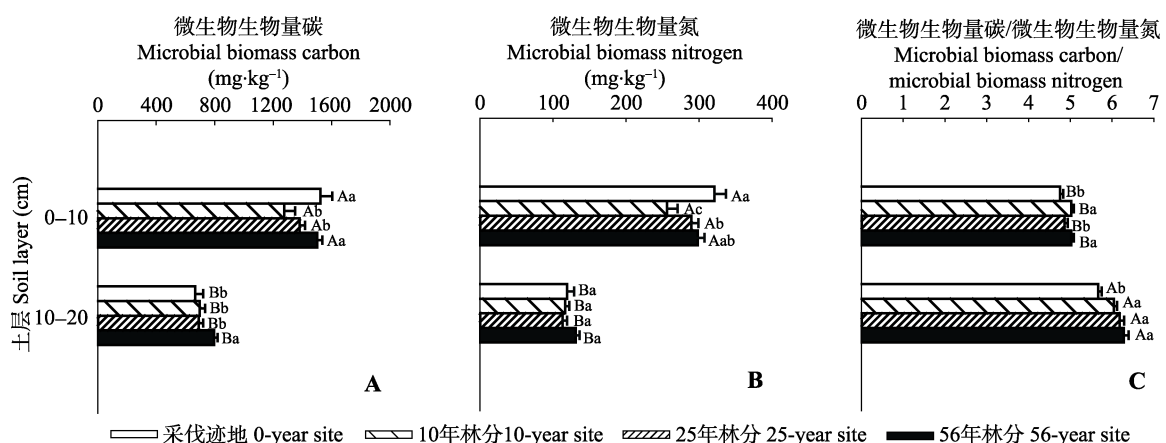


图1 不同林龄林分土壤微生物生物量碳含量(A)、氮含量(B)及碳氮比(C)生长季均值垂直变化的比较(平均值±标准误差)。不同大写字母代表同一林分不同土层的显著性差异组别, 不同小写字母代表同一土层不同林分的显著性差异组别, 相同字母表示无显著性差异。

Fig. 1 Comparisons of the vertical changes in the means of soil microbial biomass carbon content (A), nitrogen content (B) and carbon and nitrogen ratio (C) at different sites during the growing season (mean \pm SE). Different capital letters of the same site indicate significant differences between soil layers, and different lowercase letters of the same soil layer indicate significant differences among sites, while the same letter indicates no significant difference.

0.05, 图1C), 变化范围为4.76–5.03, 表现为56年、10年林分显著高于25年林分、采伐迹地。深层 C_{mic}/N_{mic} 变化范围为5.67–6.29, 表现为采伐迹地显著小于其他3个林龄林分($p < 0.05$)。不同林龄林分 C_{mic}/N_{mic} 均随着土层加深而显著增大。

不同林龄林分表层 C_{dis} 、 N_{dis} 、 C_{dis}/N_{dis} 的生长季均值均存在显著差异($p < 0.05$, 图2A、2B、2C): 10年林分 C_{dis} 显著小于其他3个林龄林分; 10年林分、25年林分 N_{dis} 显著小于其他两个林龄林分。4个林龄林分 C_{dis} 、 N_{dis} 均随着土层加深而显著降低(图2A、2B), 其中, 采伐迹地 N_{dis} 降低程度最大(37.6%)。 C_{dis}/N_{dis} 随着土层加深而显著增大(图2C)。在深层, 4个林龄林分 C_{dis} 、 C_{dis}/N_{dis} 差异不显著($p > 0.05$); 而 N_{dis} 表现

为56年林分显著高于其他林龄林分($p < 0.05$)。

不同林龄林分表层土壤含水率的生长季均值差异显著($p < 0.05$, 图2D), 采伐迹地、56年林分显著高于其他林分, 但深层差异不显著($p > 0.05$)。4个林龄林分土壤含水率均随土层加深而降低, 采伐迹地降低程度最大(37.7%)。不同林龄林分 T_s 的生长季均值差异显著(图3A), 表现为采伐迹地、10年林分显著高于25年林分, 56年林分居中($p < 0.05$)。

4个林龄林分土壤微生物生物量季节变化格局的差异主要体现在4–6月(生长季前期)和9–10月(后期), 在7–8月(中期)的变化基本一致, 均在较小范围内波动(图4A、4B)。采伐迹地微生物生物量季节变化格局与其他3个林龄林分的差异主要体现在生

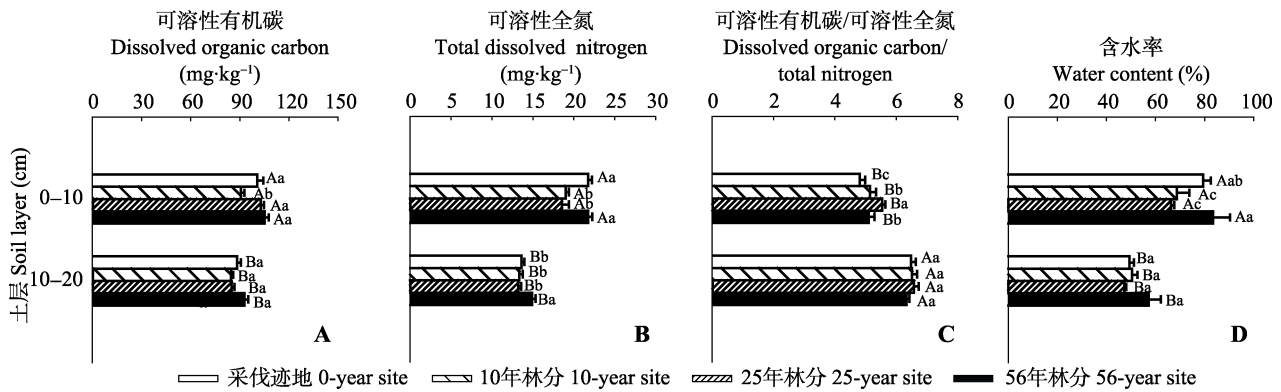


图2 不同林龄林分土壤可溶性有机碳含量(A)、可溶性全氮含量(B)、可溶性有机碳/可溶性全氮比(C)及土壤含水率(D)生长季均值垂直变化的比较(平均值±标准误差)。不同大写字母代表同一林分不同土层的显著性差异组别, 不同小写字母代表同一土层不同林分的显著性差异组别, 相同字母表示无显著性差异。

Fig. 2 Comparisons of the vertical changes in the means of soil dissolved organic carbon content (A), total nitrogen content (B), dissolved organic carbon and nitrogen ratio (C), and water content (D) among the four sites during the growing season (mean \pm SE). Different capital letters of the same site indicate significant differences between soil layers, and different lowercase letters of the same soil layer indicate significant differences among sites, while the same letter indicates no significant difference.

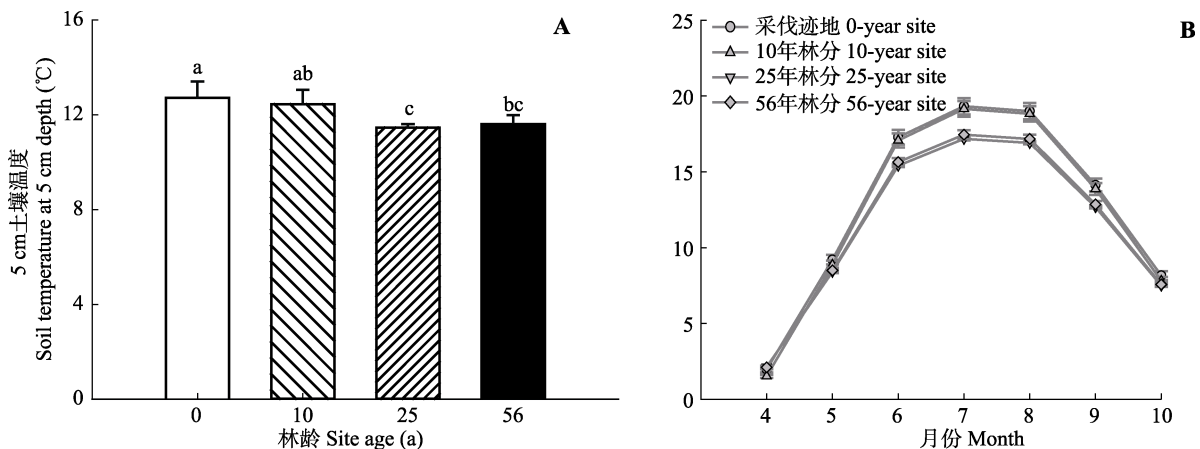


图3 不同林龄林分土壤5 cm温度生长季平均值(A)及季节动态(B)的比较(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同林分的显著性差异组别。

Fig. 3 Comparisons of the means of soil temperature at 5 cm depth during the growing season among sites and their seasonal dynamics (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate significant differences among sites.

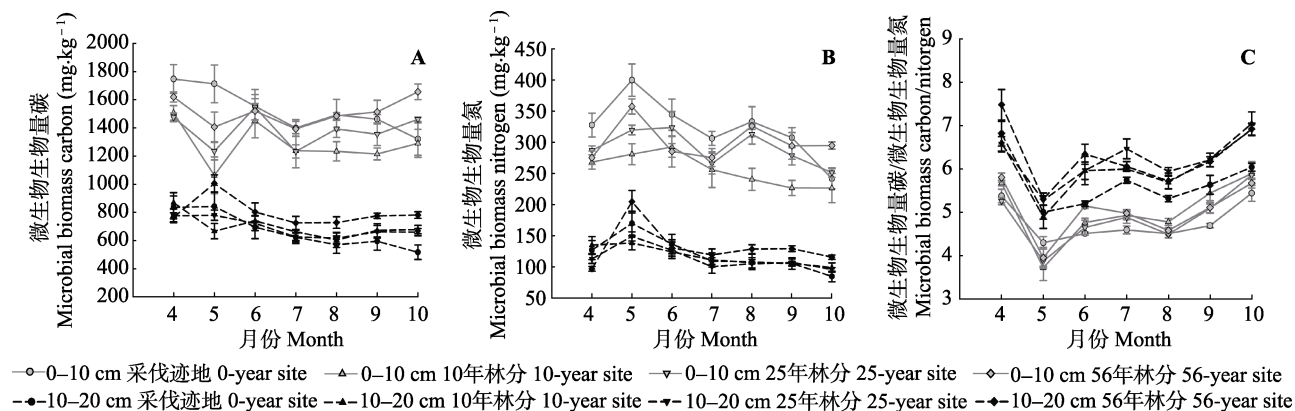


图4 不同林龄林分土壤微生物生物量碳含量(A)、氮含量(B)及碳氮比(C)的季节动态(平均值±标准误差)。

Fig. 4 Seasonal dynamics in soil microbial biomass carbon content, nitrogen content and microbial biomass carbon and nitrogen ratio at different sites (mean ± SE).

长季后期,前者表现为降低,而后者表现为升高或变化不明显(图4):采伐迹地 C_{mic} 在生长季后期降低了9.6%,而10年、25年、56年林分分别上升了6.2%、7.8%、9.5%;采伐迹地 N_{mic} 在生长季后期降低了21.4%,10年、25年林分分别降低了0.1%、9.8%,56年林分增加了0.2%。10年、25年、56年林分 C_{mic} 、 N_{mic} 季节变化格局的差异主要体现在生长季前期(图4):虽然3个林龄林分 C_{mic} 均先降低后升高,但随林龄增长, C_{mic} 变化幅度减小,10年、25年、56年林分 C_{mic} 最大值分别为最小值的1.4倍、1.3倍、1.2倍;10年、25年林分 N_{mic} 变化不显著,而56年林分在5月出现峰值。

在土壤深层,采伐迹地 C_{mic} 、 N_{mic} 季节动态与其他3个林龄林分的差异也主要体现在生长季后期,前者表现为降低,后者变化幅度不大(图4A、4B)。10年、25年、56年林分 C_{mic} 、 N_{mic} 季节动态的差异也主要体现在生长季前期:10年林分 C_{mic} 明显下降之后稍有回升,25年林分基本保持不变,而56年林分先升高后降低;10年、25年林分 N_{mic} 变化幅度较小,而56年林分先升高后降低。

不同林龄林分两个土层 C_{mic}/N_{mic} 季节变化格局均呈现“W”形(图4C)。总体而言,56年林分在各月的 C_{mic}/N_{mic} 最大,采伐迹地最小。

在表层,4个林龄林分 C_{dis} 、 N_{dis} 的季节动态格局基本一致,但采伐迹地波动幅度较大(图5A、5B)。 C_{dis} 表现为在5月最高,之后降低,到生长季后期升高;而 N_{dis} 在5月出现明显的谷值,在整个生长季波动较大。在深层,4个林龄林分5月的 C_{dis} 均显著高于表层且为整个生长季峰值,其他月份 C_{dis} 均小于表

层; N_{dis} 在整个生长季均小于表层且波动较小。两个土层 C_{dis}/N_{dis} 变化基本一致(图5C):由于 C_{dis} 、 N_{dis} 在生长季前期变化不同步, C_{dis}/N_{dis} 均表现为先升高后降低,之后变化较平稳。4个林龄林分土壤含水率在生长季前期的季节动态格局不同(图5D),56年林分两个土层的含水率均先升高后降低,而其他3个林分均呈下降趋势;在7–10月,4个林龄林分土壤含水率均呈上下波动趋势。4个林龄林分土壤温度均呈单峰曲线,在7、8月最高(图3B)。

2.2 不同林龄林分土壤微生物生物量的影响因子

Pearson相关分析表明,4个林龄林分土壤微生物生物量在生长季的均值与土壤有机碳、全氮、pH值、 T_5 没有显著的相关关系($p > 0.05$),但与细根生物量、 N_{dis} 及土壤含水率显著正相关,与 C_{dis}/N_{dis} 显著负相关($p < 0.05$,表2)。深层土壤微生物生物量的影响因子少于表层,仅 C_{mic} 与 N_{dis} 显著正相关($p < 0.05$)。在土壤表层, C_{mic}/N_{mic} 与影响因子的关系均不显著,在土壤深层与有机碳含量显著正相关($p < 0.05$),与 T_5 显著负相关($p < 0.05$)。

逐步多元回归分析表明,不同林龄林分土壤微生物生物量季节动态的驱动因子不同(表3)。采伐迹地土壤表层 C_{mic} 、 N_{mic} 没有显著的预测变量,但深层土壤含水率分别解释了 C_{mic} 、 N_{mic} 变异性的37.1%、25.5%。10年林分 C_{mic} 、 N_{mic} 主要与 N_{dis} 具有正线性回归关系, N_{dis} 分别解释了土壤表层 C_{mic} 、 N_{mic} 变异性的37.3%、24.2%,此外, T_5 解释了土壤表层 C_{mic} 变异性的13.3%, T_5 和 C_{dis} 共同解释了 N_{mic} 变异性的33.7%; N_{dis} 和土壤含水率共同解释了土壤深层 C_{mic} 变异性的55.6%,土壤含水率解释了土壤深层 N_{mic} 变异性的29.6%。在

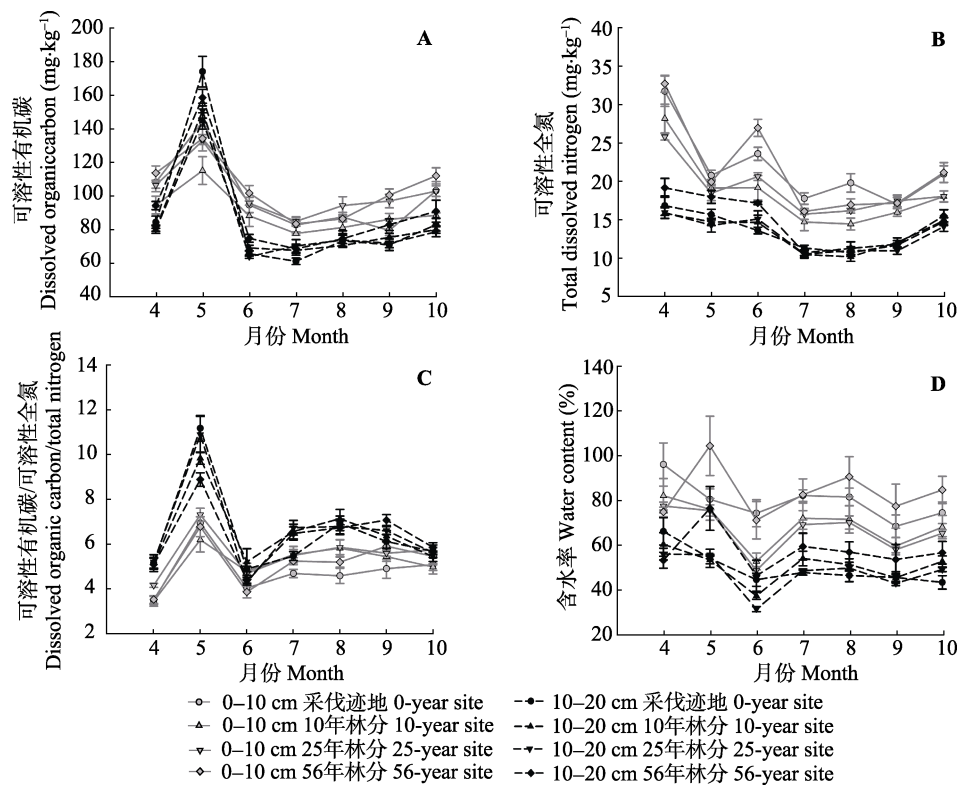


图5 不同林龄林分土壤可溶性有机碳含量(A)、可溶性全氮含量(B)、可溶性有机碳/可溶性全氮(C)及含水率(D)的季节动态(平均值±标准误差)。
Fig. 5 Seasonal dynamics in soil dissolved organic carbon content (A), total nitrogen content (B), dissolved organic carbon and nitrogen ratio (C), and water content (D) at different sites (mean ± SE).

表2 土壤微生物生物量与相关因子之间的Pearson相关系数(n = 12)
Table 2 Pearson's correlation coefficient of soil microbial biomass and related factors (n = 12)

土层 Soil layer (cm)	微生物生物量 Microbial biomass	C _{soil} (mg·kg ⁻¹)	N _{soil} (mg·kg ⁻¹)	C _{soil} /N _{soil}	R _{mass} (g·m ⁻²)	C _{dis} (mg·kg ⁻¹)	N _{dis} (mg·kg ⁻¹)	C _{dis} /N _{dis}	pH	WC (%)	T ₅ (°C)
0-10	C _{mic} (mg·kg ⁻¹)	0.42	0.45	0.20	0.62*	0.18	0.71*	-0.62*	-0.54	0.64*	-0.40
	N _{mic} (mg·kg ⁻¹)	0.19	0.24	0.04	0.59*	0.27	0.69*	-0.53	0.01	0.48	-0.26
	C _{mic} /N _{mic}	0.32	0.30	0.19	-0.20	-0.26	-0.23	-0.01	-0.38	0.02	-0.24
10-20	C _{mic} (mg·kg ⁻¹)	0.43	0.42	-0.21	0.50	-0.12	0.58*	-0.14	-0.22	0.52	-0.51
	N _{mic} (mg·kg ⁻¹)	0.24	0.26	-0.17	0.30	-0.18	0.50	-0.21	-0.20	0.40	-0.32
	C _{mic} /N _{mic}	0.59*	0.53	-0.16	0.55	0.06	0.30	-0.06	-0.29	0.53	-0.59*

*表示显著相关($p < 0.05$)。C_{mic}, 微生物生物量碳含量; N_{mic}, 微生物生物量氮含量; C_{soil}, 土壤有机碳含量; N_{soil}, 土壤全氮含量; R_{mass}, 细根生物量; C_{dis}, 可溶性有机碳含量; N_{dis}, 可溶性全氮含量; WC, 含水率; T₅, 5 cm土壤温度。
* indicates significant correlation at $p < 0.05$ level. C_{mic}, microbial biomass carbon content; N_{mic}, microbial biomass nitrogen content; C_{soil}, soil organic carbon content; N_{soil}, soil total nitrogen content; R_{mass}, fine root biomass; C_{dis}, dissolved organic carbon content; N_{dis}, total dissolved nitrogen content; WC, water content; T₅, soil temperature at 5 cm depth.

25年林分, C_{mic}/N_{mic}解释了土壤表层C_{mic}变异性的23.2%; N_{dis}解释了土壤深层C_{mic}变异性的23.2%, C_{dis}解释了土壤深层N_{mic}变异性的19.5%。56年林分C_{mic}、N_{mic}主要与C_{dis}/N_{dis}、C_{dis}具有正线性回归关系, C_{dis}/N_{dis}分别解释了表层、深层N_{mic}变异性的25.1%、49.7%, C_{dis}解释了土壤深层C_{mic}变异性的50.9%, C_{dis}与T₅共同解释了土壤深层N_{mic}变异性的25.5%。

采伐迹地C_{mic}/N_{mic}的影响因子为T₅及C_{dis}, 二者共同解释了土壤表层C_{mic}/N_{mic}变异性的55.7%, 土壤深层变异性的70.9%。10年林分土壤表层C_{mic}/N_{mic}没有显著的影响因子, 但C_{dis}/N_{dis}解释了土壤深层C_{mic}/N_{mic}变异性的49.6%。25年、56年林分土壤深层和表层C_{mic}/N_{mic}的影响因子均为C_{dis}/N_{dis}, 解释了C_{mic}/N_{mic}变异性的25.3%–40.2%。

表3 土壤微生物生物量与相关因子的逐步多元回归结果($n = 21$)
Table 3 Results of stepwise regression of soil microbial biomass on related factors ($n = 21$)

因变量 Dependent variable	林龄 Site age (a)	0–10 cm土层 0–10 cm soil layer				10–20 cm土层 0–10 cm soil layer			
		预测变量 Predictors	R^2	p		预测变量 Predictors	R^2	p	
C_{mic}	0	NS				WC (+)	0.371	0.003	
	10	N_{dis} (+)	0.373	0.003		N_{dis} (+)	0.352	0.005	
		N_{dis} (+), T_5 (+)	0.506	0.002		N_{dis} (+), WC (+)	0.556	0.001	
	25	C_{dis}/N_{dis} (-)	0.232	0.027		N_{dis} (+)	0.232	0.027	
	56	NS				C_{dis} (+)	0.509	<0.001	
N_{mic}	0	NS				WC (+)	0.255	0.020	
	10	N_{dis} (+)	0.242	0.024		WC	0.296	0.011	
		N_{dis} (+), T_5 (+), C_{dis} (+)	0.579	0.002					
	25	NS				C_{dis} (+)	0.195	0.044	
	56	C_{dis}/N_{dis} (+)	0.251	0.021		C_{dis}/N_{dis} (+)	0.497	<0.001	
C_{mic}/N_{mic}						C_{dis}/N_{dis} (+), C_{dis} (+), T_5 (+)	0.752	<0.001	
	0	T_5 (-)	0.342	0.005		T_5 (-)	0.351	0.005	
		T_5 (-), C_{dis} (-)	0.557	0.001		T_5 (-), C_{dis} (-)	0.709	<0.001	
	10	NS				C_{dis}/N_{dis} (-)	0.496	<0.001	
	25	C_{dis}/N_{dis} (-)	0.256	0.019		C_{dis}/N_{dis} (-)	0.253	0.020	
	56	C_{dis}/N_{dis} (-)	0.313	0.008		C_{dis}/N_{dis} (-)	0.402	0.002	
						C_{dis}/N_{dis} (-), T_5 (-)	0.650	<0.001	

C_{mic} , 微生物生物量碳含量; N_{mic} , 微生物生物量氮含量; C_{dis} , 可溶性有机碳含量; N_{dis} , 可溶性全氮含量; WC, 含水率; T_5 , 5 cm土壤温度; (+), 系数为正; (-), 系数为负; NS, 没有显著的预测变量。
 C_{mic} , microbial biomass carbon content; N_{mic} , microbial biomass nitrogen content; C_{dis} , dissolved organic carbon content; N_{dis} , total dissolved nitrogen content; WC, water content; T_5 , soil temperature at 5 cm depth; (+), the coefficient is positive; (-), the coefficient is negative; NS, no significant predictors.

3 讨论

3.1 不同林龄林分土壤微生物生物量碳氮含量及其比率的变化

3.1.1 微生物生物量碳氮含量的变化

本研究表明不同林龄落叶阔叶林土壤微生物生物量差异显著, 表现为随林龄增加先降低之后逐渐升高(图1)。采伐迹地表层 C_{mic} 、 N_{mic} 与56年林分在整个生长季的均值差异不显著, 可能是由于采伐后残留在土壤里的根系死亡分解, 短期内为表层微生物提供了充足的可利用养分(Guo *et al.*, 2004; Mäkiranta *et al.*, 2012); 此外, 采伐后地上植被对养分的需求降低, 缓解了微生物与植物对养分的竞争(Kaiser *et al.*, 2011), 因此短期维持了微生物生长和繁殖。但采伐迹地深层 C_{mic} 显著小于56年林分, 这主要可能是由于深层 C_{mic} 的主要限制因子为 N_{dis} (表2), 而由于采伐干扰导致采伐迹地深层 N_{dis} 淋溶损失较多、 N_{dis} 含量较低, 因此抑制了微生物生长繁殖。采伐干扰10年后, 土壤微生物生物量显著降低, 之后随着林龄增长显著提高, 与Susyan等(2011)的研究结果一致。说明采伐的长期作用(土壤有机质降低、

土壤紧实等)抑制了微生物的生长和繁殖(Foote *et al.*, 2015), 但随着次生林的发展, 抑制作用能够逐渐解除。而黄土高原次生林发展过程中, 土壤微生物生物量在17年后达到最高值, 之后降低并保持稳定(Jia *et al.*, 2005)。造成这种差异的原因可能是黄土高原植被演替时间跨度较小, 但东北温带地区落叶阔叶林发展到阔叶红松林顶级群落需要200年左右。本研究中林龄较小, 只是森林演替进程中的一部分, 微生物生物量可能尚未达到最高值。因此, 为充分恢复东北温带地区退化土壤的性质及养分, 需要对天然次生林进行长期保护。

土壤微生物生物量通常与土壤有机碳、全氮显著正相关(Xu *et al.*, 2013; Zhou & Wang, 2015)。而本研究中, 土壤微生物生物量与土壤有机碳、全氮的关系均不显著, 但与 N_{dis} 、细根生物量显著正相关(表2), 这说明可利用底物含量的升高是次生林发展过程中微生物生物量增加的主要原因。Litton等(2003)和Song等(2015)同样发现, 土壤微生物生物量与土壤有机碳、全氮含量相关不显著, 但与地下生物量(草本和木本的根系生物量)或土壤有机质的活性组分(轻组碳、轻组氮)含量显著正相关。这种

差异可能是由于Xu等(2013)、Zhou和Wang (2015)的综述论文研究的空间尺度较大, 夹杂了气候、土壤类型等因素的综合影响。此外, 本研究中土壤微生物生物量与 C_{dis}/N_{dis} 显著负相关, 说明可溶性养分中氮相对含量的升高(C_{dis}/N_{dis} 降低)对微生物的生长繁殖更为有利(Xu *et al.*, 2014)。随着林龄增加, 土壤有机质累积可能是可溶性养分含量增加的一个原因(Litton *et al.*, 2003; Jia *et al.*, 2005), 林分组成的改变也可能影响微生物可利用底物的状况。本研究中, 随着林龄增加, 林分组成中白桦所占比例由100%逐渐降低至30%, 黄檗、水曲柳、胡桃楸等占比逐渐增大(表1)。这可能通过以下3个方面改变可溶性养分状况: (1)黄檗、胡桃楸、水曲柳等为丛枝菌根树种, 而白桦、山杨等为外生菌根树种, 丛枝菌根树种的凋落物与外生菌根树种相比质量更高, 更容易被微生物分解利用(Lin *et al.*, 2016), 因此, 随着林分组成中丛枝菌根树种占比的增多, 可利用底物含量逐渐增加; (2)随着林龄增加, 凋落物种类增多能够提高凋落物分解、养分释放速率(李雪峰等, 2007), 进一步促进微生物生长和繁殖; (3)外生菌根真菌能够通过分泌胞外酶有效地获取有机质中的可溶性有机氮, 导致营腐生的自由的微生物可利用底物含量和质量降低, 从而抑制微生物的生长和繁殖, 而丛枝菌根真菌无此功能(Lin *et al.*, 2016), 因此, 随着林龄增加, 丛枝菌根树种占比增多可能更有利于微生物生长繁殖。王薪琪等(2015)的研究也表明, 胡桃楸、水曲柳人工林土壤微生物生物量比白桦人工林土壤微生物生物量高73.7%。由此可见, 林分组成的改变可能是影响土壤微生物生物量变化的主要原因, 揭示了次生林发展过程中地上植被的转变与地下微生物变化的密切联系。

除了可利用底物状况的改变能够影响土壤微生物生物量, 土壤pH值、温度、含水率等环境因子的改变也调节着微生物的生长和繁殖(Zhou & Wang, 2015)。以往研究表明土壤微生物生物量随土壤pH值的升高而增大(刘爽和王传宽, 2010), 而本研究中56年林分土壤pH值最低, 但土壤微生物生物量较高, 导致土壤微生物生物量与pH值并未呈现正相关关系(表2)。这表明虽然土壤酸化会抑制微生物的生长, 但本研究中土壤 N_{dis} 含量的升高促进微生物生长和繁殖的程度可能更大。以往研究表明土壤微生物生物量与土壤温度显著正相关(Pandey *et al.*, 2010; 刘

纯等, 2014), 而本研究中土壤微生物生物量与 T_5 没有显著的相关关系(表2)。主要的原因是: 虽然25年、56年林分土壤温度较低(图3A), 但由于其养分相对丰富, 微生物受氮限制的程度较低, 因而更有利于微生物的生长繁殖。此外, 本研究中土壤微生物生物量与土壤含水率显著正相关, 与以往研究(刘爽和王传宽, 2010; 刘纯等, 2014)一致。推测这主要是由于地上凋落物层的累积及根系的生长提高了森林土壤的持水能力, 保障了微生物对水分的需求。而杨凯等(2009)的研究表明, 在两个龄级(9年、43年)的落叶松林中, 土壤微生物生物量与含水率均无显著关系, 但与养分密切相关。这可能是由于随着落叶松人工林的发展, 土壤养分显著降低, 而水分变化并不显著, 导致微生物养分限制程度更高, 而水分限制不明显(杨凯等, 2009)。由此可见, 保护天然次生林有利于恢复退化土壤的理化性质, 进而可恢复土壤微生物的生长和繁殖, 维持土壤肥力。

随着土层加深, 各林龄林分土壤微生物生物量均显著降低, 与刘爽和王传宽(2010)、Xu等(2013)及Wen等(2014)的研究结果一致。而安然等(2011)的研究表明微生物数量在10–40 cm土层最多, 这可能是由于其研究区土壤属砂壤土, 水分和养分易扩散淋溶到深层, 导致微生物在深层富集; 而本研究区属暗棕色森林土壤, 土壤表层细根和凋落物的输入较多, 可溶性养分含量丰富(图2), 通气透水性较好, 更有利于微生物的生长和繁殖(刘爽和王传宽, 2010)。采伐迹地土壤深层 C_{mic} 、 N_{mic} 下降程度在4个林龄林分中最高, 说明采伐后由于地上、地下养分输入减少, 加剧了深层土壤微生物的养分限制。这一点可以由采伐迹地深层 N_{dis} 下降程度最高得到证明(降低37.6%, 图2B), 进一步说明采伐能够导致土壤养分退化。

3.1.2 微生物生物量碳氮比率的变化

由于真菌C/N高于细菌(Sterner & Elser, 2002), 因此通常将 C_{mic}/N_{mic} 作为衡量微生物群落变化的指标, 即 C_{mic}/N_{mic} 越高, 真菌生物量越高(Zhou & Wang, 2015)。虽然采伐迹地 C_{mic} 、 N_{mic} 生长季均值与56年林分无显著差异, 但采伐迹地 C_{mic}/N_{mic} 显著小于56年林分(图1C)。说明采伐干扰后土壤微生物群落发生转变, 即细菌所占比例增高。这是由于采伐干扰后死亡根系分解及植物吸收减少等导致可利用底物含量提高(Guo *et al.*, 2004), 使得快速增长的细

菌成为优势群落(Kaiser *et al.*, 2014)。虽然本研究中 C_{mic}/N_{mic} 与土壤pH值没有显著的负相关关系(表2), 但56年林分土壤pH值最低, 而两个土层的 C_{mic}/N_{mic} 最高。这可能是由于56年林分凋落物层较厚造成土壤酸化(表1), 而真菌更耐受酸性土壤环境, 导致微生物群落真菌比例升高(Trap *et al.*, 2011)。随着土层加深, C_{mic}/N_{mic} 增高, 这与以往研究结果(Fierer *et al.*, 2003; 安然等, 2011)一致, 主要是因为土壤表层养分限制较低, 更适宜细菌生存。以上结果说明: 在次生林发展过程中, 土壤微生物能够通过改变群落结构来适应土壤养分、酸度等性质的改变。

3.2 不同林龄林分土壤微生物生物量碳氮含量及其比率的季节动态

3.2.1 微生物生物量碳氮含量的季节动态

4个林龄林分土壤微生物生物量季节变化格局的差异主要体现在生长季前期和后期, 中期的变化基本一致, 均在较小范围内波动(图4), 这可能是此时植被、土壤温度、水分的变化较小造成的(刘爽和王传宽, 2010; Kaiser *et al.*, 2011)。采伐迹地土壤微生物生物量季节变化格局与其他3个林龄林分的差异主要体现在生长季后期: 前者 C_{mic} 、 N_{mic} 整体上均呈现逐渐降低的趋势, 而后者 C_{mic} 在生长季后期显著上升, N_{mic} 变化不明显。在生长季后期, 10年、25年、56年林分植物对养分的吸收减少, 加之新鲜凋落物输入, 微生物可利用的底物充足(刘爽和王传宽, 2010), 导致微生物生物量呈现上升趋势(图4), 这对于土壤养分在非生长季的固存具有重要意义; 而采伐迹地 C_{mic} 、 N_{mic} 在生长季后期分别下降了9.6%、21.4%, 这可能会增加土壤养分在非生长季的淋溶损失(Kaiser *et al.*, 2011)。此外, 采伐迹地土壤微生物生物量与可溶性养分相关不显著(表3), 仅深层土壤微生物生物量与土壤含水率显著正相关。这说明采伐迹地植被的减少导致微生物与植物养分竞争作用降低, 因此土壤养分不是微生物生长的主要限制因子; 由于植被覆盖减少, 土壤持水量降低, 导致土壤水分成为限制因子。由此可见, 采伐强烈地影响了土壤微生物生物量的季节动态, 并将进一步导致土壤养分退化。

10年、25年、56年林分土壤微生物生物量的差异主要体现在生长季前期(图4)。土壤表层3个林分 C_{mic} 均在降低之后升高, 与以往研究结果(Edwards *et al.*, 2006; 刘爽和王传宽, 2010)一致。相反, 在生

长季前期, C_{dis} 增加之后降低。这可能是由于5月土壤温度显著升高, 导致适宜在低温条件下生存的真菌大量破裂、死亡(图4C; 丁爽和王传宽, 2009; 刘爽和王传宽, 2010; Robert *et al.*, 2010), 因此 C_{mic} 降低, 但 C_{dis} 含量提高(Edwards *et al.*, 2006; Edwards & Jefferies, 2013); 此外, 林木展叶尚未完成, 林内充足的光照及水分促进了凋落物分解及 C_{dis} 向深处土壤的淋溶(Wang & Bettary, 1993; 邓仁菊等, 2009), 导致5月土壤深层 C_{dis} 高于表层。由于根系开始活动、吸收大量 N_{dis} (N_{dis} 在4–5月降低了35.1%), 造成5月 C_{dis}/N_{dis} 出现峰值。随生长季进程, 植物根系生长为微生物提供了丰富的活性底物, 从而又导致 C_{mic} 上升。虽然3个林分土壤表层 C_{mic} 均表现为先降低后升高, 但随林龄增长, C_{mic} 变化幅度减小(图4A)。这可能是由于3个林分 C_{mic} 的主要影响因子不同造成的: 幼龄期间树木对氮的吸收更多(Odum, 1969), 加之白桦外生菌根真菌的抑制作用, 导致10年、25年林分中 C_{mic} 分别受 N_{dis} 、 C_{dis}/N_{dis} 的限制(表3), 由于 N_{dis} 、 C_{dis}/N_{dis} 在此时变化明显, 因此 C_{mic} 变化幅度较大; 而56年林分 C_{mic} 与影响因子的关系均不显著, 且养分、水分更为充足(图5), 因此其微生物生物量变化程度较低。3个林分土壤表层 N_{mic} 季节变化格局的差异也主要体现在生长季前期: 10年、25年林分 N_{mic} 变化不显著, 而56年林分在5月出现峰值(图4B)。这可能是由于10年林分 N_{mic} 主要受 N_{dis} 、 T_5 及 C_{dis} 的影响, 此时这3个影响因子的变化不一致, 从而导致 N_{mic} 变化不显著; 而56年林分 N_{mic} 主要受 C_{dis}/N_{dis} 的影响, 此时 C_{dis}/N_{dis} 显著升高, 从而提高了 N_{mic} 含量。

在土壤深层, 10年、25年、56年林分微生物生物量季节动态的差异也主要体现在生长季前期。10年林分 C_{mic} 在下降之后稍有回升, 25年林分基本保持不变, 而56年林分先升高后降低(图4A)。这同样可能是影响因子不同造成的: 由于10年林分土壤深层 C_{mic} 主要受 N_{dis} 及土壤含水率的影响, 白桦展叶较早(祝宁等, 1990), 对养分及水分的吸收较多, 导致此时 N_{dis} 及土壤含水率均较低(图5B和5D), 因此抑制了微生物的生长繁殖; 而56年林分 C_{mic} 主要受 C_{dis} 的影响, 由于 C_{dis} 在5月出现峰值, 因此 C_{mic} 在5月最高。同理, 由于3个林分土壤深层 N_{mic} 影响因子不同, 导致 N_{mic} 变化程度存在差异。

综上所述, 4个林龄林分土壤微生物生物量对土壤可溶性养分及温湿度季节变化的响应存在差

异。采伐干扰后, 由于可溶性养分丰富, 土壤微生物生物量主要受水分限制; 10年后, 处于次生林发展初期的植被对氮及水分的需求较大(Odum, 1969; Guariguata & Ostertag, 2001), 导致微生物主要受 N_{dis} 及水分的限制; 恢复到25年之后, 地上植被对氮的需求仍然较大, 土壤可溶性养分含量较低, 因此微生物生物量与 C_{dis} 、 N_{dis} 显著正相关、与 $C_{\text{dis}}/N_{\text{dis}}$ 显著负相关; 56年后, N_{dis} 含量显著升高, 微生物生物量不再受氮的限制, 而随 C_{dis} 及 $C_{\text{dis}}/N_{\text{dis}}$ 的增加而升高, 说明此时微生物生长和繁殖主要受碳的可利用性的限制(Chapin *et al.*, 2011)。总之, 不同林龄次生林植被活动及土壤养分、水分的不同导致土壤微生物季节动态格局存在差异, 进一步体现了地上植被变化与微生物动态的相关性。

3.2.2 微生物生物量碳氮比率的季节动态

4个林龄林分 $C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$ 在生长季均呈现“W”形的变化格局(图4C), 表明土壤微生物群落结构能够随季节变化而转变(Björk *et al.*, 2008; Smith *et al.*, 2015)。4个林龄林分 $C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$ 在生长季前期显著下降, 这可能是由于5月温度适宜, 加之土壤完全解冻后液态水中的养分为微生物提供了丰富的分解底物, 更有利于细菌的生长和繁殖(Kaiser *et al.*, 2014); 生长季中期, $C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$ 维持在较低水平, 到后期显著上升, 这可能是由于真菌更适宜在温度较低的环境下生存(丁爽和王传宽, 2009; Robert *et al.*, 2010; Kaiser *et al.*, 2011)。除采伐迹地外, 其他3个林龄林分 $C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$ 均与 $C_{\text{dis}}/N_{\text{dis}}$ 变化显著负相关(表3), 这与Song等(2015)的研究结果一致。说明随着季节更替, 地上植被通过改变土壤养分状况间接调节微生物群落结构的转变(Kaiser *et al.*, 2014)。而采伐迹地 $C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$ 受 T_5 和 C_{dis} 的共同影响(表3), 这表明植被的减少导致土壤微生物群落转变对温度的敏感性提高, 采伐干扰改变了土壤微生物群落转变的驱动因子。而Saynes等(2005)在热带次生林的研究表明, $C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$ 的季节动态主要受降水的影响, 可能是由于该地区大部分时间内土壤较干旱, 因此降水后土壤环境剧变对微生物群落产生了明显的影响; 而在本研究区的生长季, 土壤一直比较湿润, 因而水分对微生物群落的限制作用不显著。

4 结论

采伐干扰后0–56年的落叶阔叶林的林龄序列

样地的土壤微生物生物量季节动态测定结果表明: 在次生林发展过程中, 土壤微生物生物量先降低后增加, 主要受林分组成及土壤可溶性养分、水分状况影响。不同林龄林分土壤微生物生物量季节动态差异主要体现在生长季前期和后期。随着林龄增加, 土壤微生物生物量季节动态的影响因子由水分逐渐转变为可溶性养分, 展示了采伐干扰后次生林发展过程中地上植被变化与地下微生物动态的密切联系。

基金项目 国家“十二五”科技支撑项目(2011BAD37B01), 教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)。

致谢 感谢帽儿山森林生态站提供野外基础支持, 感谢东北林业大学生态研究中心王家骏在野外和室内实验中提供的帮助。

参考文献

- An R, Gong JR, You X, Ge ZW, Duan QW, Yan X (2011). Seasonal dynamics of soil microorganisms and soil nutrients in fast-growing *Populus* plantation forests of different ages in Yili, Xinjiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 389–401. (in Chinese with English abstract) [安然, 龚吉蕊, 尤鑫, 葛之葳, 段庆伟, 晏欣 (2011). 不同龄级速生杨人工林土壤微生物数量与养分动态变化. *植物生态学报*, 35, 389–401.]
- Binkley D, Fisher R (2012). *Ecology and Management of Forest Soils*. John Wiley and Sons, New York. 151–153.
- Björk RG, Björkman MP, Andersson MX, Klemetsson L (2008). Temporal variation in soil microbial communities in Alpine tundra. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 266–268.
- Chapin III FS, Matson PA, Vitousek PM (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2nd edn. Springer, New York.
- Chodak M, Pietrzykowski M, Niklińska M (2009). Development of microbial properties in a chronosequence of sandy mine soils. *Applied Soil Ecology*, 41, 259–268.
- Deng RJ, Yang WQ, Feng RF, Hu JL, Qin JL, Xiong XJ (2009). Mass loss and element release of litter in the subalpine forest over one freeze-thaw season. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 5730–5735. (in Chinese with English abstract) [邓仁菊, 杨万勤, 冯瑞芳, 胡建利, 秦嘉励, 熊雪晶 (2009). 季节性冻融期间亚高山森林凋落物的质量损失及元素释放. *生态学报*, 29, 5730–5735.]
- Ding S, Wang CK (2009). Soil microbial biomass in *Larix gmelinii* forests along a latitudinal gradient during soil

- thawing. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 2072–2078. (in Chinese with English abstract) [丁爽, 王传宽 (2009). 春季解冻期不同纬度兴安落叶松林的土壤微生物生物量. *应用生态学报*, 20, 2072–2078.]
- Edwards KA, Jefferies RL (2013). Inter-annual and seasonal dynamics of soil microbial biomass and nutrients in wet and dry low-Arctic sedge meadows. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 83–90.
- Edwards KA, McCulloch J, Kershaw GP, Jefferies RL (2006). Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 2843–2851.
- Fierer N, Schimel JP, Holden PA (2003). Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 167–176.
- Foote J, Boutton T, Scott D (2015). Soil C and N storage and microbial biomass in US southern pine forests: Influence of forest management. *Forest Ecology and Management*, 355, 48–57.
- Freppaz M, Said-Pullicino D, Filippa G, Celi L, Zanini E, Curtaz F (2014). Winter-spring transition induces changes in nutrients and microbial biomass in mid-alpine forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, 54–57.
- Frouz J, Nováková A (2005). Development of soil microbial properties in topsoil layer during spontaneous succession in heaps after brown coal mining in relation to humus microstructure development. *Geoderma*, 129, 54–64.
- Guariguata MR, Ostertag R (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185–206.
- Guo D, Mou P, Jones RH, Mitchell RJ (2004). Spatio-temporal patterns of soil available nutrients following experimental disturbance in a pine forest. *Oecologia*, 138, 613–621.
- Jia GM, Cao J, Wang C, Wang G (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.
- Kaiser C, Franklin O, Dieckmann U, Richter A (2014). Microbial community dynamics alleviate stoichiometric constraints during litter decay. *Ecology Letters*, 17, 680–690.
- Kaiser C, Fuchslueger L, Koranda M, Gorfer M, Stange CF, Kitzler B, Rasche F, Strauss J, Sessitsch A, Zechmeister-Boltenstern S (2011). Plants control the seasonal dynamics of microbial N cycling in a beech forest soil by below-ground C allocation. *Ecology*, 92, 1036–1051.
- Li XF, Zhang Y, Niu LJ, Han SJ (2007). Litter decomposition processes in the pure birch (*Betula platyphlla*) forest and the birch and poplar (*Populus davidiana*) mixed forest. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 1782–1790. (in Chinese with English abstract) [李雪峰, 张岩, 牛丽君, 韩士杰 (2007). 长白山白桦(*Betula platyphlla*)纯林和白桦山杨(*Populus davidiana*)混交林凋落物的分解. *生态学报*, 27, 1782–1790.]
- Lin G, McCormack ML, Ma C, Guo D (2016). Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests. *New Phytologist*, 213, 1440–1451.
- Litton CM, Ryan MG, Knight DH, Stahl PD (2003). Soil-surface carbon dioxide efflux and microbial biomass in relation to tree density 13 years after a stand replacing fire in a lodgepole pine ecosystem. *Global Change Biology*, 9, 680–696.
- Liu C, Liu YK, Jin GZ (2014). Seasonal dynamics of soil microbial biomass in six forest types in Xiaoxing'an Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 451–459. (in Chinese with English abstract) [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, 451–459.]
- Liu S, Wang CK (2010). Spatio-temporal patterns of soil microbial biomass carbon and nitrogen in five temperate forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 3135–3143. (in Chinese with English abstract) [刘爽, 王传宽 (2010). 五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, 3135–3143.]
- Mäkiranta P, Laiho R, Penttilä T, Minkinen K (2012). The impact of logging residue on soil GHG fluxes in a drained peatland forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 48, 1–9.
- Mao R, Zeng DH, Li LJ, Hu YL (2012). Changes in labile soil organic matter fractions following land use change from monocropping to poplar-based agroforestry systems in a semiarid region of Northeast China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 184, 6845–6853.
- Odum EP (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 262–270.
- Pandey CB, Singh GB, Singh SK, Singh RK (2010). Soil nitrogen and microbial biomass carbon dynamics in native forests and derived agricultural land uses in a humid tropical climate of India. *Plant and Soil*, 333, 453–467.
- R Core Team (2012). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robert J, Nalan W, Katea E, Jack D (2010). Is the decline of soil microbial biomass in late winter coupled to changes in the physical state of cold soils? *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 129–135.
- Saynes V, Hidalgo C, Etchevers JD, Campo JE (2005). Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology*, 29, 282–289.
- Smith AP, Marín-Spiotta E, Balser T (2015). Successional and seasonal variations in soil and litter microbial community structure and function during tropical post-agricultural forest regeneration: A multi-year study. *Global Change Biology*, 21, 3532–3547.
- Song P, Ren H, Jia Q, Guo J, Zhang N, Ma K (2015). Effects of historical logging on soil microbial communities in a subtropical forest in southern China. *Plant and Soil*, 397, 115–126.
- Spohn M, Novák TJ, Incze J, Giani L (2016). Dynamics of soil

- carbon, nitrogen, and phosphorus in calcareous soils after land-use abandonment—A chronosequence study. *Plant and Soil*, 401, 185–196.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Susyan EA, Wirth S, Ananyeva ND, Stolnikova EV (2011). Forest succession on abandoned arable soils in European Russia—Impacts on microbial biomass, fungal-bacterial ratio, and basal CO₂ respiration activity. *European Journal of Soil Biology*, 47, 169–174.
- Trap J, Laval K, Akpa-Vinceslas M, Gangneux C, Bureau F, Decaëns T, Aubert M (2011). Humus macro-morphology and soil microbial community changes along a 130-year-old *Fagus sylvatica* chronosequence. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 1553–1562.
- Vance E, Brookes P, Jenkinson D (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry*, 19, 703–707.
- Walker LR, Wardle DA, Bardgett RD, Clarkson BD (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98, 725–736.
- Wang CK, Yang JY, Zhang QZ (2006). Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology*, 12, 2103–2114.
- Wang FL, Bettany JR (1993). Influence of freeze-thaw and flooding on the loss of soluble organic carbon and carbon dioxide from soil. *Journal of Environmental Quality*, 22, 709–714.
- Wang XQ, Wang CK, Han Y (2015). Effects of tree species on soil organic carbon density: A common garden experiment of five temperate tree species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1033–1043. (in Chinese with English abstract) [王薪琪, 王传宽, 韩轶 (2015). 树种对土壤有机碳密度的影响: 5种温带树种同质园试验. *植物生态学报*, 39, 1033–1043.]
- Wen L, Lei P, Xiang W, Yan W, Liu S (2014). Soil microbial biomass carbon and nitrogen in pure and mixed sites of *Pinus massoniana* and *Cinnamomum camphora* differing in stand age. *Forest Ecology and Management*, 328, 150–158.
- Xu XF, Schimel JP, Thornton PE, Song X, Yuan FM, Goswami S (2014). Substrate and environmental controls on microbial assimilation of soil organic carbon: A framework for Earth system models. *Ecology Letters*, 17, 547–555.
- Xu XF, Thornton PE, Post WM (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 737–749.
- Yang K, Zhu JJ, Zhang JX, Run QL (2009). Seasonal dynamics of soil microbial biomass C and N in two larch plantation forests with different ages in Northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 5500–5507. (in Chinese with English abstract) [杨凯, 朱教君, 张金鑫, 闰巧玲 (2009). 不同林龄落叶松人工林土壤微生物生物量碳氮的季节变化. *生态学报*, 29, 5500–5507.]
- Yang Y, Luo Y, Finzi AC (2011). Carbon and nitrogen dynamics during forest stand development: A global synthesis. *New Phytologist*, 190, 977–989.
- Yuan BC, Yue DX (2012). Soil microbial and enzymatic activities across a chronosequence of Chinese pine plantation development on the Loess Plateau of China. *Pedosphere*, 22, 1–12.
- Zhou ZH, Wang CK (2015). Reviews and syntheses: Soil resources and climate jointly drive variations in microbial biomass carbon and nitrogen in China's forest ecosystems. *Biogeosciences Discussions*, 12, 6751–6760.
- Zhu N, Jiang H, Jin YY (1990). A phenology study on the common tree species of natural secondary forests in Northeast China. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 14, 336–349. (in Chinese) [祝宁, 江洪, 金永岩 (1990). 中国东北天然次生林主要树种的物候研究. *植物生态学与地植物学学报*, 14, 336–349.]

责任编辑: 白 娥 责任编辑: 王 薇



扫码向作者提问