

林下植被剔除对杉木林土壤呼吸和微生物群落结构的影响

贺同鑫^{1,2} 李艳鹏^{1,2} 张方月^{1,2} 王清奎^{1,3*}

¹中国科学院沈阳应用生态研究所森林与土壤生态国家重点实验室, 沈阳 110164; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³中国科学院会同森林生态实验站, 湖南会同 418307

摘要 以湖南会同地区26年生杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林为研究对象, 探讨剔除林下植被对土壤呼吸和微生物群落结构的影响。2012年6月将林下植被剔除后, 2012年7月–2014年7月每月测定一次土壤呼吸速率、5 cm土壤温度和含水量, 并分别于2013年7月和2014年7月测定了土壤微生物群落结构和土壤养分数据。研究表明: 杉木人工林土壤呼吸具有明显的季节变化规律, 且与5 cm深处的土壤温度呈极显著的正相关关系。林下植被剔除两年内土壤呼吸平均下降了32.8%, 2012年7月–2013年6月下降了42.9%, 2013年7月–2014年7月下降了22.2%。根据土壤呼吸与温度拟合的指数方程所计算出的土壤呼吸的温度敏感性 Q_{10} 值在对照区为2.10, 林下植被剔除区为1.87, 说明在杉木人工林系统中林下植被剔除2年降低了土壤呼吸的温度敏感性。此外, 林下植被剔除也改变了土壤微生物群落结构。林下植被剔除1年后, 土壤细菌的浓度没有发生改变, 但真菌的浓度降低, 导致真菌与细菌的浓度比值下降。此外, 革兰氏阳性细菌(G^+)的浓度及其与革兰氏阴性菌(G^-)的比值升高。林下植被剔除2年后, G^+ 浓度和 G^+ 与 G^- 的浓度比值降低。该研究表明林下植被剔除可以降低土壤呼吸, 从而减少土壤向大气中释放碳; 同时可改变土壤微生物群落结构, 而且其效应受作用时间的影响。

关键词 CO_2 通量, 杉木人工林, 磷脂脂肪酸, 温度敏感性, 林下植被剔除

引用格式: 贺同鑫, 李艳鹏, 张方月, 王清奎 (2015). 林下植被剔除对杉木林土壤呼吸和微生物群落结构的影响. 植物生态学报, 39, 797–806. doi: 10.17521/cjpe.2015.0076

Effects of understory removal on soil respiration and microbial community composition structure in a Chinese fir plantation

HE Tong-Xin^{1,2}, LI Yan-Peng^{1,2}, ZHANG Fang-Yue^{1,2}, and WANG Qing-Kui^{1,3*}

¹State Key Laboratory of Forest and Soil Ecology, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110164, China;

²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Huitong Experimental Station of Forest Ecology, Chinese Academy of Sciences, Huitong, Hunan 418307, China

Abstract

Aims Soil respiration (R_s) is the largest fraction of carbon flux in forest ecosystems, but the effects of forest understory removal on R_s in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations is poorly understood. In order to quantify the effects of forest understory removal on R_s and microbial community composition, a field experiment was conducted in a subtropical Chinese fir plantation.

Methods Forest understory was removed manually in June 2012. R_s was measured monthly using a LI-COR 8100 infrared gas analyzer from July 2012 through July 2014. Soil temperature and moisture were also measured at 5 cm depth at the time of R_s measurements. Surface soil (0–10 cm) samples were collected in July 2013 and 2014, respectively, and the soil microbial community structures were determined by phospholipid fatty acids (PLFAs) analysis.

Important findings R_s decreased by 32.8% over a two-year period following understory removal (UR), with a greater rate of decrease in the first year (42.9%) than in the second year (22.2%). The temperature sensitivity of R_s was affected by UR, and was 2.10 and 1.87 in the control and UR plots, respectively. UR significantly reduced the concentration of fungal PLFAs by 18.3%, but did not affect the concentration of bacterial PLFAs, resulting in an increase in the fungal:bacterial ratio; it significantly increased the concentration of gram-positive bacterial PLFAs by 24.5%, and the ratio of gram-positive to gram-negative bacterial PLFAs after one year of treatment, but

decreased the concentration of gram-positive bacterial PLFAs by 9.4% and the ratio of gram-positive to gram-negative bacterial PLFAs after two years of treatment. The results suggested that R_s and microbial community composition were both affected by UR in Chinese fir plantation, and the effects were dependent of the duration following the UR treatment.

Key words CO_2 efflux, *Cunninghamia lanceolata* plantation, phospholipid fatty acid, temperature sensitivity, understory removal

Citation: He TX, Li YP, Zhang FY, Wang QK (2015). Effects of understory removal on soil respiration and microbial community composition structure in a Chinese fir plantation. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 797–806. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0076

近些年来,随着人工林面积的持续增加,人工林在全球碳循环过程中起着越来越重要的作用。人工林的经营和管理措施是影响碳收支平衡的重要因素(Jandl *et al.*, 2007)。林下植被剔除是一种常用的、有利于树木生长的人工林经营措施。林下植被是森林生态系统重要的组成部分,在维持土壤微生物群落结构上起着重要的作用(Wu *et al.*, 2011b)。地上和地下生物群落具有密切联系,这些联系对生态系统特征具有很大的影响(Wardle *et al.*, 2004; Bardgett *et al.*, 2005),因此,剔除地上植物功能群落会对土壤呼吸及地下群落产生巨大的影响。

由于林下植被剔除这种经营方式的应用,林下植被剔除对森林生态系统的影响也逐渐受到人们的关注。目前林下植被剔除对土壤养分、凋落物分解、土壤理化性质及土壤碳储量影响的研究较多(李媛良等, 2011; Yildiz *et al.*, 2011; 吴亚丛等, 2013),然而林下植被剔除对人工林生态系统碳循环的影响还没有确定的结论,尤其是对土壤微生物群落结构的影响经常被忽视(Marshall *et al.*, 2011)。据报道,林下植被剔除使土壤呼吸下降4.2%–45%,引起土壤呼吸下降程度相差很大的原因主要是植被群落结构类型、林龄和林分结构的不同(Li *et al.*, 2006)。林下植被剔除对微生物群落结构的影响不一致。Wu等(2011b)和Zhao等(2013)在亚热带桉树(*Eucalyptus*)林(2年生、4年生和24年生)中发现林下植被剔除能降低真菌生物量及真菌与细菌的浓度比值;而Xiong等(2008)在相同地区的马占相思(*Acacia mangium*)人工林中发现土壤微生物量没有受到影响。因此林下植被对土壤呼吸的影响机制还不清楚。土壤呼吸受到非生物因素(土壤温度、水分、养分和有机质等)和生物因素(地面植被、土壤微生物、土壤动物的组成、活性和功能等)(Kretschmar & Pregitzer, 1993)的影响。林下植被剔除能够降低根系生物量(Wu *et al.*, 2014),进而降低通过根系输入土壤中有机质的

含量。根系分泌的碳是土壤微生物的主要碳源,因此我们假设林下植被剔除后,根系分泌物会降低,进而会改变微生物群落结构,减少 CO_2 释放。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方主要的速生用材树种,因其材质优良、速生丰产等特点而被广泛种植(吴中伦, 1984)。目前杉木种植面积已达到0.9亿 hm^2 ,占全国森林面积的13.04%。Chen等(2011)的研究表明亚热带人工林系统为巨大的碳汇,在维持全球碳平衡方面起着重要的作用。杉木是一种浅根系树种,其与林下植被对土壤养分和水分等的竞争较大,因此杉木人工林中剔除林下植被对土壤呼吸和微生物群落结构的影响可能会与其他树种不同,此外林下植被剔除的时间效应也不是很清楚,解决这些问题有助于我们更好地理解林下植被剔除对全球森林碳储量和碳循环的影响。本研究以湖南会同地区的杉木人工林为研究对象,开展一项为期2年的野外实验。研究目标是: 1)量化林下植被剔除对杉木人工林土壤 CO_2 排放通量和微生物群落结构的影响,从微生物方面解释林下植被剔除对土壤呼吸的影响机制。并为我国亚热带地区森林生态系统林下植被管理对土壤碳循环的影响提供基础数据和科学依据。2)探讨林下植被剔除对土壤呼吸影响的时间效应。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

试验地位于湖南省西南部的中国科学院会同森林生态实验站(110.13° E、27.15° N),海拔200–500 m,为低山丘陵地貌类型。该地区属于典型的亚热带湿润气候,年平均气温16.5 °C,年降水量为1 200–1 400 mm,土壤为山地红黄壤。地带性植被主要是以丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)和刨花润楠(*Machilus pauhoi*)等建群种为主的天然常绿阔叶林。人工植被

主要是杉木林、毛竹(*Phyllostachys edulis*)林和马尾松(*Pinus massoniana*)林。在杉木人工林幼龄林阶段(栽植前3年), 通常采用比如刀具剔除等人工方式限制禾本类、悬钩子(*Rubus* spp.)和蕨类等植物的生长, 使林下植被发育不完全; 中龄阶段以后(11年左右开始), 间伐和林冠的自然疏开, 为林下植被提供了充足的光照, 自然演替形成较完整的植被层(陈楚莹等, 2000)。

1.2 样地设置

试验样地设在26年生杉木人工纯林内, 密度为1 200株·hm⁻²。2012年6月在试验区域内选取6个小区, 每个小区6 m × 6 m, 选定其中3个为对照区(CK), 其余3个剔除林下植被(UR)。采用手工方式剔除林下植被, 主要剔除地上部分, 为避免对土壤的干扰, 地下部分不进行处理, 将剔除的地表植被全部移出试验小区。林下植被主要有: 杜茎山(*Maesa japonica*)、空心泡(*Rubus rosifolius*)、中华金星蕨(*Parathelypteris chinensis*)和边缘鳞盖蕨(*Microlepia marginata*)。林下植被的生物量为0.97 Mg·hm⁻²。在试验期间每个月均对林下植被进行人工清除。

1.3 土壤呼吸的测定

2012年6月在进行实验设置时, 在每个小区放置4个土壤环(高10.8 cm, 直径11.0 cm), 插入土壤中5 cm以固定土壤环。2012年7月到2014年7月间, 采用开路式土壤碳通量测量系统(LI-8100, LI-COR, Lincoln, USA)每月测定一次土壤呼吸。每个土壤环重复测量2次, 取其平均值, 作为这个月份土壤呼吸的平均值。土壤呼吸的年通量=每月的测定值×30天×12个月。测定时间在09:00–10:00之间, 因为这个时间段测得的土壤呼吸最接近每天的平均值(Tang *et al.*, 2006)。测定土壤呼吸的同时, 测定5 cm处的土壤温度和含水量。

1.4 取样及样品分析

分别于2013年和2014年的7月采集表层土壤(0–10 cm), 在每个样地内随机选取10个点, 去除地表凋落物, 用土钻(直径为4.5 cm)进行采样, 然后混合成一个土壤样品。用手除去植物根系及沙粒, 并立即过2 mm筛。一部分土壤样品冻干后, 于-20 °C中保存, 用于测定磷脂脂肪酸; 一部分新鲜土样保存在4 °C冰箱中用于测定可溶性有机碳、微生物生物量碳、铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)含量, 剩余土壤样品风干后用于测定有效磷和pH值等。细

根采集采用土钻法, 于2014年7月每个样地随机取6钻(10 cm × 10 cm), 深度为10 cm。放在水中浸泡1 h, 然后过0.5 mm筛并仔细挑出根系, 清洗干净后, 于65 °C下烘干至恒质量后称量。

微生物生物量碳采用氯仿熏蒸-K₂SO₄浸提法(Wu *et al.*, 1990)测定, 浸提液中有机碳含量采用元素分析仪(Vario MAX CN, Elementar Co., Hanau, Germany)测定。微生物生物量碳=K_{EC} × 2.2, K_{EC}是指熏蒸过的土壤中与未熏蒸的土壤中提取的碳的差值。未熏蒸的土壤中K₂SO₄提取的碳被认为是可溶性有机碳(Scott-Denton *et al.*, 2006)。NH₄⁺-N采用KCl浸提-靛酚蓝比色法测定, NO₃⁻-N采用KCl浸提, 紫外分光光度计220和275 nm波长下比色(刘光崧等, 1996)。土壤有效磷的测定方法是将风干土壤于0.05 mol·L⁻¹ HCl和 0.025 mol·L⁻¹ H₂SO₄的混合溶液中浸提, 采用钼锑抗比色法(刘光崧等, 1996)。土壤pH值采用KCl溶液以1:2.5 (质量:体积)的土水比例浸提, pH计测量。

1.5 土壤PLFA分析

土壤微生物群落结构的测定采用改进后的简单提取法(Frostegård & Bååth, 1996; Bossio *et al.*, 1998), 主要分为脂类提取、分离及甲基化3个步骤: (1)按照1 g冻干土加入4 mL提取液(柠檬酸缓冲液、氯仿、甲醇按0.8:1.0:2.0的体积比混合)的比例进行浸提, 于黑暗中充分振荡, 然后离心取上清液。向上清液中加入氯仿及缓冲液, 混匀, 静止过夜。吸取下层的氯仿层后用N₂吹干。(2)依次采用氯仿、丙酮和甲醇分离出中性脂、糖脂和磷脂, 收集甲醇相, N₂吹干。(3)甲基化: 将磷脂溶于1:1的甲醇和甲苯溶液中, 加入0.2 mol·L⁻¹的KOH-甲醇溶液进行皂化, 最后用正己烷萃取, 收集正己烷相, 即为磷脂脂肪酸甲酯。测定前2–3天加入正十九烷脂肪酸甲酯(*n*-nonadecanoic acid methyl ester)作为内标以定量。采用气相色谱质谱仪(GC-MS, TSQ QUANTUM XLS, Thermo Scientific, Waltham, USA)进行测定。磷脂脂肪酸单位为nmol·g⁻¹。从土壤中提取的磷酸酯类化合物的量可代表土壤微生物的生物量(表1)。

1.6 数据处理

所有数据统计分析基于SPSS 17.0软件进行。采用重复测量方差分析(repeat ANOVA)检验土壤呼吸、温度和含水量差异的显著性。采用单因素方差

表1 本研究中用于估算微生物生物量的脂肪酸
Table 1 Fatty acids used in the analysis of microbial community composition in the study

微生物群落 Soil microbial community	磷脂脂肪酸标记物 Phospholipid fatty acid biomarkers	文献 Reference
细菌 Bacteria	i14:0; i15:0; a15:0; i16:0; 16:1ω7t; i17:0; a17:0; 18:1ω7c; cy19:0	Frostegård <i>et al.</i> , 1993
真菌 Fungi	18:1ω9; 18:2ω6,9	Bossio <i>et al.</i> , 1998
革兰氏阳性细菌 Gram-positive bacteria	i14:0; i15:0; a15:0; i16:0; i17:0; a17:0	Waldrop & Firestone, 2004; Sampedro <i>et al.</i> , 2006
革兰氏阴性细菌 Gram-negative bacteria	16:1ω7t; 17:1ω8c; 18:1ω7c; cy17:0; cy19:0	Sampedro <i>et al.</i> , 2006
放线菌 Actinomycete	10Me 16:0; 10Me 17:0; 10Me18:0	Frostegård <i>et al.</i> , 1993

i、a、cy和Me分别表示异、反异、环丙基和甲基分支脂肪酸; ω、c和t分别表示脂肪端、顺式空间构造和反式空间构造。
i, a, cy and Me refer to iso-, anteiso-, cyclopropyl- and methyl-branching fatty acids, respectively; ω, c and t refer to the aliphatic end, cis-configuration and trans-configuration, respectively.

分析检验每一年的微生物群落和土壤理化性质差异的显著性。采用主成分分析(PCA)方法分析土壤 PLFA数据。研究表明土壤呼吸速率与温度之间的关系通常符合指数模型(Grace & Rayment, 2000; Luo *et al.*, 2001), 与土壤含水量的关系符合简单线性模型。范跃新等(2014)表明土壤呼吸速率与温度和含水量的关系采用双模型模拟效果更优, 因此在本文中采用的是双模型, $R_s = ae^{bT}c^W$, 式中 R_s 为土壤呼吸速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), T 为气温($^{\circ}\text{C}$), a 为温度为 0°C 时的土壤呼吸速率, b 为温度反应系数, c 为水分反应系数, W 为土壤含水量。土壤呼吸的温度敏感性(Q_{10})采用指数模型 $Q_{10} = e^{10b}$ 计算, b 为上式中得到的温度反应系数。在统计检验过程中, 显著性水平设定为 $p = 0.05$ 。

2 结果

2.1 土壤理化性质

剔除林下植被1年后, 土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的浓度升高了27.4% ($p < 0.05$, 表2), 而 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、有效磷、微生

物生物量碳的浓度分别降低了66.8%、38.5%和31.9% ($p < 0.05$)。剔除林下植被2年后, 有效磷、可溶性有机碳和微生物生物量碳的浓度分别降低了23.4%、13.5%和11.1% ($p < 0.05$)。此外, 林下植被剔除2年后, 根系生物量显著下降44.8% ($p < 0.05$), 根系中的碳浓度没有发生显著变化, 但是根系中的氮浓度显著下降27.1% ($p < 0.01$)。

2.2 土壤呼吸

剔除林下植被没有改变土壤呼吸的季节变化规律(图1)。CK和UR土壤呼吸的年变化范围分别为0.44–3.48和0.30–2.45 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 最大值都出现在6月, 最小值都出现在1月。剔除林下植被第1年内, 土壤呼吸下降了42.9%, 第2年内下降了22.2%。林下植被剔除两年后, 土壤呼吸平均下降了32.8%。

剔除林下植被没有显著改变土壤温度和含水量(图2)。采用双因素模型拟合土壤温度和含水量对土壤呼吸的影响(表3), 发现土壤呼吸与土壤5 cm深处的温度和含水量呈极显著性相关关系($p < 0.01$), 表明土壤温度和含水量两者共同影响土壤呼吸的季

表2 2013和2014年林下植被剔除对土壤理化性质和根系生物量的影响(平均值±标准误差, $n = 3$)
Table 2 Effects of understory removal on soil physicochemical properties and root biomass in 2013 and 2014 (mean ± SE, $n = 3$)

	2013		2014	
	对照 Control	林下植被剔除 Understory removal	对照 Control	林下植被剔除 Understory removal
可溶性有机碳 Dissolved organic carbon ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	406.70 ± 7.70 ^a	373.20 ± 21.60 ^a	591.00 ± 26.50 ^a	510.90 ± 4.00 ^b
微生物生物量碳 Microbial biomass carbon ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	403.40 ± 12.30 ^a	274.60 ± 31.70 ^b	425.00 ± 5.60 ^a	377.90 ± 5.60 ^b
$\text{NH}_4^+\text{-N}$ ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	15.30 ± 0.50 ^b	19.50 ± 1.10 ^a	13.80 ± 0.50 ^a	13.70 ± 0.20 ^a
$\text{NO}_3^-\text{-N}$ ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	7.70 ± 0.30 ^a	2.60 ± 0.50 ^b	2.80 ± 0.20 ^a	2.50 ± 0.30 ^a
有效磷 Available phosphorus ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	1.40 ± 0.10 ^a	0.80 ± 0.20 ^b	2.40 ± 0.10 ^a	1.80 ± 0.10 ^b
pH值 pH value	3.60 ± 0.02 ^a	3.60 ± 0.02 ^a	3.60 ± 0.02 ^a	3.60 ± 0.01 ^a
根系生物量 Root biomass ($\text{Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$)			0.40 ± 0.03 ^b	0.80 ± 0.01 ^a
根中碳含量 Root C content (%)			45.90 ± 0.40 ^a	46.70 ± 0.01 ^a
根中氮含量 Root N content (%)			0.60 ± 0.03 ^a	0.40 ± 0.02 ^b

同列不同小写字母表示林下植被剔除与对照间差异显著($p < 0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant differences between the understory removal treatment and the control ($p < 0.05$).

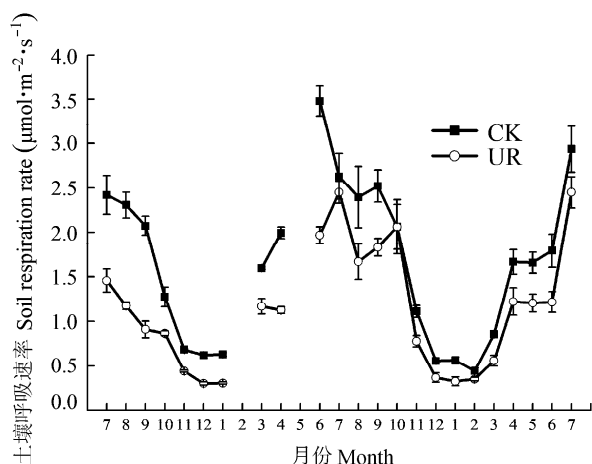


图1 2012年7月到2014年7月对照(CK)区和林下植被剔除(UR)区土壤呼吸速率动态(平均值±标准误差, $n = 3$)。由于天气和仪器的原因, 导致2013年2月和5月的数据丢失。

Fig. 1 Dynamics of soil respiration rate in the control (CK) and understory removal (UR) treatments from July 2012 to July 2014 (mean \pm SE, $n = 3$). The data of February and May of 2013 were missing because of the weather and the instrument problems.

节变化。根据土壤呼吸与温度拟合的指数方程所计算的 Q_{10} 值, CK和UR分别为2.10和1.87 (表3), 说明林下植被剔除降低了土壤呼吸的温度敏感性。

2.3 土壤微生物

剔除林下植被1年后, 土壤真菌PLFA浓度下降了18.3%, 但是细菌PLFA浓度没有发生显著改变, 从而导致真菌与细菌的浓度比值显著下降(表4); 而林下植被剔除2年后, 土壤细菌和真菌PLFA浓度均没有发生显著变化。林下植被剔除1年后, G^+ 细菌浓度显著增加了24.5%, 而 G^- 细菌浓度没有变化, 因此 $G^+ : G^-$ 浓度比值显著上升; 但是林下植被剔除2年后, G^+ 细菌浓度显著下降9.4%, G^- 菌浓度没有变化, 因此导致 $G^+ : G^-$ 浓度比值显著下降, 说明林下植被剔除对微生物群落结构的影响与时间有关。

表5结果显示, 微生物群落与 NH_4^+-N 的浓度呈显著性负相关, 与有效磷和DOC的浓度呈显著性正相关。 $NO_3^- - N$ 主要影响 G^+ 菌, MBC主要影响真菌和

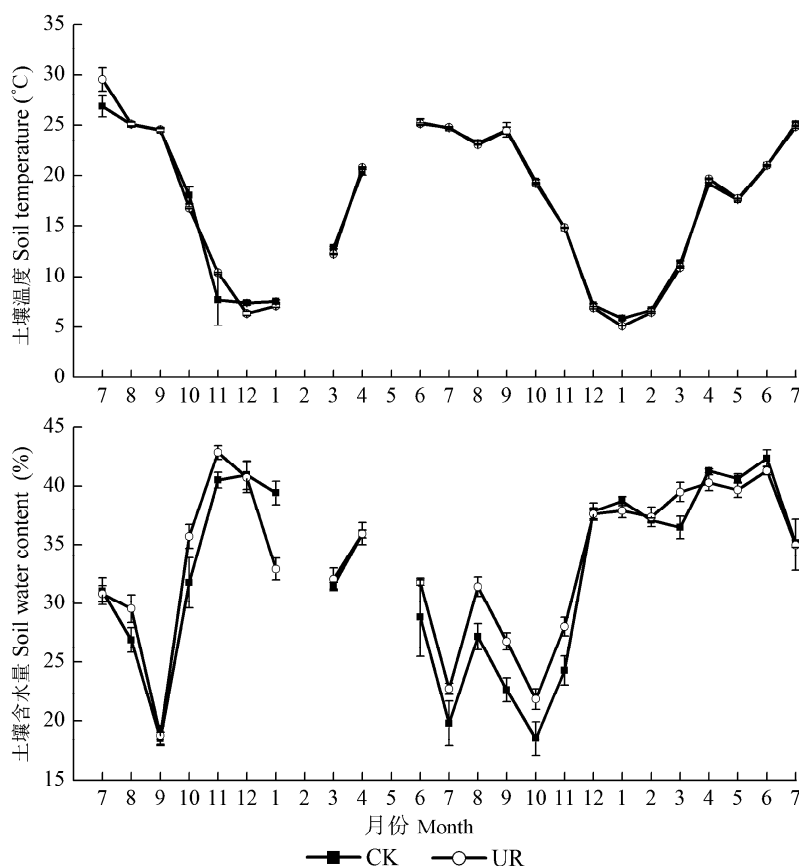


图2 2012年7月到2014年7月对照(CK)区和林下植被剔除(UR)区的土壤温度和含水量的年动态(平均值±标准误差, $n = 3$)。由于天气和仪器的原因, 导致2013年2月和5月的数据丢失。

Fig. 2 Dynamics of soil temperature and moisture in the control (CK) and understory removal (UR) treatments from July 2012 to July 2014 (mean \pm SE, $n = 3$). The data of February and May of 2013 were missing because of the weather and the instrument problems.

表3 土壤呼吸速率与土壤温度和含水量的关系
Table 3 Relationships of soil respiration rate with soil temperature and moisture

	Q_{10}	$R_s = ae^{bT}W^c$				n
		a	b	c	r	
对照 Control	2.10	0.27	0.078	0.11	0.94**	24
林下植被剔除 Understory removal	1.87	1.44	0.061	-0.39	0.84**	24

** $p < 0.01$. a , b , c 为模型参数。 Q_{10} , 土壤呼吸的温度敏感性; R_s , 土壤呼吸; T , 土壤温度; W , 土壤含水量。
 a , b and c are model parameters. Q_{10} , temperature sensitivity of soil respiration; R_s , soil respiration; T , soil temperature; W , soil water content.

表4 2013和2014年林下植被剔除对土壤微生物群落结构的影响(平均值±标准误差, $n = 3$)
Table 4 Effects of understory removal on soil microbial community composition in 2013 and 2014 (mean ± SE, $n = 3$)

	2013		2014	
	对照 Control	林下植被剔除 Understory removal	对照 Control	林下植被剔除 Understory removal
总磷脂脂肪酸浓度 Concentration of total phospholipid fatty acids (nmol·g ⁻¹)	36.2 ± 0.7 ^a	35.2 ± 1.0 ^a	61.7 ± 2.9 ^a	55.5 ± 2.4 ^a
细菌浓度 Concentration of bacteria (nmol·g ⁻¹)	22.6 ± 1.0 ^a	24.6 ± 1.8 ^a	38.5 ± 1.5 ^a	34.9 ± 1.5 ^a
真菌浓度 Concentration of fungi (nmol·g ⁻¹)	7.4 ± 0.2 ^a	6.0 ± 0.0 ^b	14.1 ± 1.0 ^a	12.1 ± 0.6 ^a
真菌:细菌浓度比值 Ratio of fungi to bacteria concentration	0.33 ± 0.02 ^a	0.25 ± 0.02 ^b	0.37 ± 0.01 ^a	0.35 ± 0.00 ^a
革兰氏阳性细菌浓度 Concentration of Gram-positive bacteria (nmol·g ⁻¹)	7.5 ± 0.3 ^b	9.3 ± 0.3 ^a	16.6 ± 0.5 ^a	15.0 ± 0.3 ^b
革兰氏阴性细菌浓度 Concentration of Gram-negative bacteria (nmol·g ⁻¹)	7.7 ± 0.5 ^a	8.2 ± 0.1 ^a	10.1 ± 0.5 ^a	10.7 ± 0.6 ^a
革兰氏阳性细菌:革兰氏阴性细菌浓度 Ratio of Gram-positive bacteria to Gram-negative bacteria concentration	0.97 ± 0.05 ^b	1.1 ± 0.03 ^a	1.8 ± 0.05 ^a	1.4 ± 0.06 ^b
放线菌浓度 Concentration of actinomycete (nmol·g ⁻¹)	3.9 ± 0.2 ^a	3.7 ± 0.3 ^a	5.4 ± 0.2 ^a	5.3 ± 0.1 ^a

同列不同小写字母表示林下植被剔除与对照之间差异显著($p < 0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant differences between the understory removal treatment and the control ($p < 0.05$).

表5 土壤微生物群落结构和土壤理化性质相关关系
Table 5 Relationships between soil microbial community composition and soil physicochemical properties

	NH ₄ ⁺ -N	NO ₃ ⁻ -N	有效磷 Available phosphorus	可溶性碳 Dissolved organic carbon	微生物量碳 Microbial biomass carbon	pH值 pH value
总磷脂脂肪酸浓度 Concentration of total phospholipid fatty acids	-0.67*	-0.49	0.85**	0.96**	0.52	-0.26
细菌浓度 Concentration of bacteria	-0.61*	-0.56	0.77**	0.94**	0.39	-0.26
真菌浓度 Concentration of fungi	-0.72**	-0.39	0.88**	0.96**	0.62*	-0.28
真菌:细菌浓度比值 Ratio of fungi to bacteria concentration	-0.78**	0.06	0.83**	0.73**	0.85**	-0.25
革兰氏阳性细菌浓度 Concentration of Gram-positive bacteria	-0.59*	-0.65*	0.80**	0.92**	0.38	-0.18
革兰氏阴性细菌浓度 Concentration of Gram-negative bacteria	-0.49	-0.57	0.61*	0.77**	0.32	-0.03
革兰氏阳性细菌:革兰氏阴性细菌浓度 Ratio of Gram-positive bacteria to Gram-negative bacteria concentration	-0.52	-0.60*	0.79**	0.88**	0.37	-0.26
放线菌浓度 Concentration of actinomycete	-0.63*	-0.47	0.86**	0.87**	0.63*	-0.20

*表示相关性显著($p < 0.05$); **表示相关性极显著($p < 0.01$)。
*, significant difference at $p < 0.05$; **, significant difference at $p < 0.01$.

放线菌, 说明土壤DOC和有效磷是微生物生长和活性的主要能源和营养因子。

3 讨论

剔除林下植被2年后, 土壤呼吸下降了32.8%, 表明林下植被对土壤呼吸有重要贡献(李媛良等, 2011; Wang *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2011a)。土壤有机

质输入量减少是引起土壤呼吸变化的主要原因。剔除林下植被导致初级净生产力下降, 使得植物生物量和活性炭输入下降(Wardle & Zackrisson, 2005)。根系生物量降低引起根系分泌物下降, 从而减少了有机质的输入, 使土壤中可溶性有机碳和微生物生物量碳降低, 引起土壤呼吸下降。本研究中剔除林下植被2年后根系生物量下降了44.8% (表2), 导致

根系呼吸下降。此外, 细根中氮含量降低能够引起根系呼吸下降(贾淑霞等, 2007)。林下植被剔除后, 对水分和养分的竞争下降, 因此植物分配到根系中的氮浓度下降。本研究中根系中的氮浓度显著下降27.1%是根系呼吸下降的一个重要原因。因此, 剔除林下植被后土壤有机质输入减少和根系呼吸下降是土壤呼吸下降的重要原因。

土壤微生物与土壤呼吸之间存在密切联系(Cleveland & Townsend, 2006)。Treseder (2008)的研究表明土壤微生物量降低是引起土壤呼吸下降的主要原因。Janssens等(2010)的研究则表明土壤呼吸的下降主要是由土壤微生物群落结构的改变引起的。因此林下植被剔除后土壤微生物量下降及微生物群落结构的改变是引起土壤呼吸下降的重要原因。根系分泌物是土壤微生物的主要碳源(Yarwood *et al.*, 2009), 影响着土壤微生物的生物量和活性。剔除林下植被减少根系生物量, 从而影响了根系分泌物和细根的周转速率, 使土壤中可溶性有机碳和微生物生物量碳降低(表2), 进而引发对土壤微生物量和微生物活性的“底物限制”, 导致微生物群落结构发生变化, 因此降低了土壤呼吸。此外, 土壤养分有效性(氮和磷)对土壤微生物的群落结构和活性具有重要的影响作用(Liu *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2014)。凋落物能够增加土壤磷的有效性, 剔除林下植被减少了凋落物, 从而降低了土壤有效磷的浓度。因此, 剔除林下植被增加了磷对微生物群落结构和活性的限制程度, 导致土壤微生物量的降低。因此林下植被剔除通过降低土壤微生物量和改变土壤微生物群落结构导致土壤呼吸的下降。

据以往的实验, 林下植被剔除降低土壤呼吸的程度有很大的差别。在本研究中, 林下植被剔除2年, 土壤呼吸下降了32.8%; 而在混交林中, 林下植被剔除后土壤呼吸降低6% (Wang *et al.*, 2011); 在夏栎(*Quercus robur*)林中只降低了4.2%, 欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)林中降低了22.6% (Yuste *et al.*, 2005)。这种差别主要是由植被群落结构类型、林龄和林分结构的不同引起的(Li *et al.*, 2006)。剔除林下植被第1年, 土壤呼吸下降42.9%, 相比之前的结果下降幅度较大(Yuste *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2014)。之前的研究主要是2年生或4年生的人工林或混交林, 而本文的研究对象为26年的杉木成熟人工林。Wu等(2014)研究发现: 在24年生的

桉树林中林下植被剔除降低土壤呼吸45%, 而在2年生的桉树林中只降低了19%。我们认为引起土壤呼吸下降差异的原因, 除了森林类型不同以外, 林下植被本身的功能类型及土壤微生物群落结构也是很重要的原因。幼林中林下植被以草本植物为主, 而在成熟林中以灌木为主。林下植被的群落类型是维持土壤微生物群落结构的重要因素(Wardle, 2006), 在本研究中剔除林下植被改变了微生物群落结构也证实了这一观点。此外, 林下植被地上生物量在成熟林和幼林中所占的比例也有很大的差别。本研究表明在成熟人工林中剔除林下植被能在更大程度上减少土壤CO₂的排放。

本研究发现: 在杉木人工林中剔除林下植被后, 土壤呼吸在第1年(42.9%)下降的幅度比第2年(22.2%)更大, 这表明林下植被剔除对土壤呼吸的效应与时间有关。Wu等(2014)在24年生桉树林中的研究发现林下植被剔除第1年(45%)比第2年(39%)土壤呼吸下降的幅度更大。这可能是因为成熟的人工林中, 林下植被与树种已经形成一种稳定的群落结构, 而林下植被的剔除破坏了这种稳定的状态, 改变了土壤微生物群落结构, 使得土壤呼吸急剧下降。林下植被剔除1年后这种干扰有所恢复, 因此土壤呼吸下降的幅度减小。氮有效性增加会降低真菌生物量和多样性, 进而引起微生物群落结构发生变化(Jia *et al.*, 2005; Cox *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2011b)。林下植被剔除第1年, NO₃⁻-N的浓度显著增加对真菌的生长有一定的抑制作用, 从而降低土壤中真菌的相对含量, 使得真菌与细菌的浓度比值显著下降。而林下植被剔除2年后, 对于林下植被剔除的干扰有所恢复, NO₃⁻-N的浓度没有显著变化, 进而对真菌的抑制作用下降, 因此没有改变真菌与细菌的浓度比值。因此剔除林下植被对土壤微生物群落结构的不同影响导致土壤呼吸下降幅度不同。林下植被剔除第1年和第2年对土壤细菌群落结构的影响也不同, 第1年和第2年都改变了G⁺: G⁻菌的浓度比值, 第1年升高比值, 第2年降低比值。Wang等(2013)的研究表明土壤呼吸与G⁺:G⁻的浓度比值呈负相关关系, 剔除林下植被第1年中土壤呼吸下降幅度更大。因此, 土壤微生物群落结构对林下植被剔除时间长度的不同响应, 是造成土壤呼吸降低程度不同的一个重要原因。

土壤呼吸的温度敏感性在全球气候变化对土壤

碳净释放量的影响过程中起着重要的作用。 Q_{10} 通常用来表示土壤呼吸对温度变化响应的敏感程度(Xu & Qi, 2001)。通过对我国62个森林样地土壤呼吸数据的分析得出森林土壤呼吸 Q_{10} 值变化范围为1.33–5.53, 平均值为2.65 (陈光水等, 2008)。本研究中CK和UR的 Q_{10} 值分别为2.10和1.87, 都在此范围中。Chen等(2009)的研究表明土壤呼吸的不同组分对温度的敏感性具有显著差异, 其中根系呼吸对温度更为敏感。本研究中剔除林下植被降低了温度敏感性和根系生物量也支持根系呼吸的温度敏感性更高这一理论。因此根系中氮含量下降导致根系呼吸下降。综上所述, 根系生物量和根系呼吸下降是 Q_{10} 值下降的主要原因。本研究中剔除林下植被降低了土壤呼吸的敏感性, 表明剔除林下植被有利于减小土壤呼吸对全球气候变暖的影响。

4 结论

林下植被剔除是一种常用的人工林经营管理措施, 本研究通过对26年生的成熟杉木人工林为期2年的野外实验发现: 1)在杉木人工林中林下植被剔除主要通过减少有机质输入和改变微生物群落结构来降低土壤呼吸, 能够减少土壤向大气中释放碳。2)林下植被剔除对土壤呼吸和微生物群落结构的效应受到处理时间长度的影响。近些年来, 林下植被剔除的经营措施被逐渐推广, 因此其对森林系统碳循环的影响也受到重视。本文发现林下植被剔除的效应会随时间而改变, 因此下一步的研究要多注重其长期的影响。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDB-15010301和XDA05070305)、国家重点基础研究发展计划(2012CB416905)。

致谢 感谢中国科学院会同森林野外试验站于小军、张秀永和黄苛在实验布置工作中给予的帮助; 感谢中国科学院沈阳应用生态研究所汪思龙、颜绍堃和陈楚莹在数据处理过程中给予的建议和帮助。

参考文献

Bardgett RD, Bowman WD, Kaufmann R, Schmidt SK (2005). A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 634–641.

Bossio DA, Scow KM, Gunapala N, Graham KJ (1998). Determinants of soil microbial communities: Effects of agricultural management, season, and soil type on phospho-

lipid fatty acid profiles. *Microbial Ecology*, 36, 1–12.

Chen CY, Liao LP, Wang SL (2000). *Chinese Fir Plantation Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [陈楚莹, 廖利平, 汪思龙 (2000). 杉木人工林生态学. 科学出版社, 北京.]

Chen DM, Zhang Y, Lin YB, Zhu WX, Fu SL (2009). Changes in belowground carbon in *Acacia crassicaarpa* and *Eucalyptus urophylla* plantations after tree girdling. *Plant and Soil*, 326, 123–135.

Chen DM, Zhang CL, Wu JP, Zhou LX, Lin YB, Fu SL (2011). Subtropical plantations are large carbon sinks: Evidence from two monoculture plantations in South China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 1214–1225.

Chen GS, Yang YS, Lü PP, Zhang YP, Qing XL (2008). Regional patterns of soil respiration in China's forests. *China Acta Ecologica Sinica*, 28, 1748–1761. (in Chinese with English abstract) [陈光水, 杨玉盛, 吕萍萍, 张亿萍, 钱小兰 (2008). 中国森林土壤呼吸模式. 生态学报, 28, 1748–1761.]

Cleveland CC, Townsend AR (2006). Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 10316–10321.

Cox F, Barsoum N, Lilleskov EA, Bidartondo MI (2010). Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. *Ecology Letters*, 13, 1103–1113.

Fan YX, Yang YS, Guo JF, Yang ZJ, Chen GS, Xie JS, Zhong XJ, Xu LL (2014). Changes in soil respiration and its temperature sensitivity at different successional stages of evergreen broadleaved forests in mid-subtropical China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1155–1165. (in Chinese with English abstract) [范跃新, 杨玉盛, 郭剑芬, 杨智杰, 陈光水, 谢锦升, 钟小剑, 徐玲琳 (2014). 中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤呼吸及其温度敏感性的变化. 植物生态学报, 38, 1155–1165.]

Frostegård Å, Bååth E (1996). The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 22, 59–65.

Frostegård ÅA, Bååth E, Tunlid A (1993). Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty acid analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, 25, 723–730.

Grace J, Rayment M (2000). Respiration in the balance. *Nature*, 404, 819–820.

Jandl R, Lindner M, Vesterdal L, Bauwens B, Baritz R, Hagedorn F, Johnson DW, Minkinen K, Byrne KA (2007). How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 137, 253–268.

Janssens IA, Dielema, W, Luyssaert S, Subke JA, Reichstein M, Ceulemans R, Ciais P, Dolman AJ, Grace J, Matteucci

- G, Papale D, Piao SL, Schulze ED, Tang J, Law BE (2010). Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3, 315–322.
- Jia GM, Cao J, Wang CY, Wang G (2005). Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziulin, northwest China. *Forest Ecology and Management*, 217, 117–125.
- Jia SX, Wang ZQ, Mei L, Sun Y, Quan XK, Shi JW, Yu SQ, Sun HL, Gu JC (2007). Effect of nitrogen fertilization on soil respiration in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantation in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 372–379. (in Chinese with English abstract) [贾淑霞, 王政权, 梅莉, 孙玥, 全先奎, 史建伟, 于水强, 孙海龙, 谷加存 (2007). 施肥对落叶松和水曲柳人工林土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 33, 372–379.]
- Kretschmar A, Pregitzer JN (1993). Decomposition of ^{14}C -labelled plant material in soil: The influence of substrate location, soil compaction and earthworm numbers. *Soil Biology & Biochemistry*, 25, 803–809.
- Li YL, Wang SL, Yan SK (2011). Short-term effects of understory vegetation removal on nutrient cycling in litter layer of Chinese fir plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 2560–2566. (in Chinese with English abstract) [李媛良, 汪思龙, 颜绍馥 (2011). 杉木人工林剔除林下植被对凋落层养分循环的短期影响. 应用生态学报, 22, 2560–2566.]
- Li YQ, Xu M, Zou XM (2006). Effects of nutrient additions on ecosystem carbon cycle in a Puerto Rican tropical wet forest. *Global Change Biology*, 12, 284–293.
- Liu GS, Jiang NH, Zhang LD, Liu ZL (1996). Soil physical and chemical analysis and description of soil profiles. In: Sun HL, Liu GS eds. *Standard Methods for Observation and Analysis in Chinese Ecosystem Research Network: Soil Physical and Chemical Analysis & Description of Soil Profiles*. Standards Press of China, Beijing. 5–40. (in Chinese) [刘光崧, 蒋能慧, 张连第, 刘兆礼 (1996). 中国生态系统研究网络观测与分析标准方法: 土壤理化分析与剖面描述. 中国标准出版社, 北京. 5–40.]
- Liu L, Gundersen P, Zhang T, Mo, JM (2012). Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in three forest types in tropical China. *Soil Biology & Biochemistry*, 44, 31–38.
- Luo YQ, Wan SQ, Hui DF, Wallace LL (2001). Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 413, 622–625.
- Marshall CB, McLaren JR, Turkington R (2011). Soil microbial communities resistant to changes in plant functional group composition. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 78–85.
- Sampedro L, Jeannotte R, Whalen JK (2006). Trophic transfer of fatty acids from gut microbiota to the earthworm *Lumbricus terrestris* L. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 2188–2198.
- Scott-Denton LE, Rosenstiel TN, Monson RK (2006). Differential controls by climate and substrate over the heterotrophic and rhizospheric components of soil respiration. *Global Change Biology*, 12, 205–216.
- Tang XL, Liu SG, Zhou GY, Zhang DQ, Zhou CY (2006). Soil-atmospheric exchange of CO_2 , CH_4 , and N_2O in three subtropical forest ecosystems in southern China. *Global Change Biology*, 12, 546–560.
- Treseder KK (2008). Nitrogen additions and microbial biomass: A meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters*, 11, 1111–1120.
- Waldrop MP, Firestone MK (2004). Microbial community utilization of recalcitrant and simple carbon compounds: Impact of oak-woodland plant communities. *Oecologia*, 138, 275–284.
- Wang QK, He TX, Wang SL, Liu L (2013). Carbon input manipulation affects soil respiration and microbial community composition in a subtropical coniferous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 178–179, 152–160.
- Wang QK, Wang SL, He TX, Liu L, Wu JB (2014). Response of organic carbon mineralization and microbial community to leaf litter and nutrient additions in subtropical forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 71, 13–20.
- Wang XL, Zhao J, Wu JP, Chen H, Lin YB, Zhou LX, Fu SL (2011). Impacts of understory species removal and/or addition on soil respiration in a mixed forest plantation with native species in southern China. *Forest Ecology and Management*, 261, 1053–1060.
- Wardle DA (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, 9, 870–886.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van Der Putten WH, Wall DH (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Wardle DA, Zackrisson O (2005). Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature*, 435, 806–810.
- Wu J, Joergensen RG, Pommerening B, Chaussod R, Brookes PC (1990). Measurement of soil microbial biomass C by fumigation-extraction: An automated procedure. *Soil Biology & Biochemistry*, 22, 1167–1169.
- Wu JP, Liu ZF, Chen DM, Huang GM, Zhou LX, Fu SL (2011a). Understory plants can make substantial contributions to soil respiration: Evidence from two subtropical plantations. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 2355–2357.
- Wu JP, Liu ZF, Huang GM, Chen DM, Zhang WX, Shao YH, Wan SZ, Fu SL (2014). Response of soil respiration and ecosystem carbon budget to vegetation removal in Eucalyptus plantations with contrasting ages. *Scientific Reports*, 4, doi: 10.1038/srep06262.
- Wu JP, Liu ZF, Wang XL, Sun YX, Zhou LX, Lin YB, Fu SL (2011b). Effects of understory removal and tree girdling

- on soil microbial community composition and litter decomposition in two Eucalyptus plantations in South China. *Functional Ecology*, 25, 921–931.
- Wu YC, Li ZC, Cheng CF, Liu RJ, Wang B, Geri LT (2013). Effects of understory removal on forest carbon storage in *Cinnamomum camphora* plantation ecosystem. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 142–149. (in Chinese with English abstract) [吴亚丛, 李正才, 程彩芳, 刘荣杰, 王斌, 格日乐图 (2013). 林下植被抚育对樟人工林生态系统碳储量的影响. 植物生态学报, 37, 142–149.]
- Wu ZL (1984). Chinese-fir. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese with English abstract) [吴中伦 (1984). 杉木. 中国林业出版社, 北京.]
- Xiong YM, Xia HP, Li ZA, Cai XA, Fu SL (2008). Impacts of litter and understory removal on soil properties in a subtropical *Acacia mangium* plantation in China. *Plant and Soil*, 304, 179–188.
- Xu M, Qi Y (2001). Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 15, 687–696.
- Yarwood SA, Myrold DD, Högborg MN (2009). Termination of belowground C allocation by trees alters soil fungal and bacterial communities in a boreal forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 70, 151–162.
- Yildiz O, Cromack K Jr, Radosevich SR, Martinez-Ghersa MA, Baham JE (2011). Comparison of 5th-and 14th-year Douglas-fir and understory vegetation responses to selective vegetation removal. *Forest Ecology and Management*, 262, 586–597.
- Yuste C, Nagy M, Janssens IA, Carrara A, Ceulemans R (2005). Soil respiration in a mixed temperate forest and its contribution to total ecosystem respiration. *Tree Physiology*, 25, 609–619.
- Zhao J, Wan SZ, Fu SL, Wang XL, Wang M, Liang CF, Chen YQ, Zhu XL (2013). Effects of understory removal and nitrogen fertilization on soil microbial communities in *Eucalyptus* plantations. *Forest Ecology and Management*, 310, 80–86.

特邀编委: 牛书丽 责任编辑: 王 葳