



# 全球森林土壤微生物生物量碳氮磷化学计量的季节动态

李 品<sup>1\*</sup> 木勒德尔·吐尔汗拜<sup>2</sup> 田 地<sup>2</sup> 冯兆忠<sup>1</sup>

<sup>1</sup>中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085; <sup>2</sup>首都师范大学生命科学院, 北京 100048

**摘 要** 土壤微生物生物量在森林生态系统中充当具有生物活性的养分积累和储存库。土壤微生物转化有机质为植物提供可利用养分, 与植物的相互作用维系着陆地生态系统的生态功能。同时, 土壤微生物也与植物争夺营养元素, 在季节交替过程和植物的生长周期中呈现出复杂的互利-竞争关系。综合全球数据对温带、亚热带和热带森林土壤微生物生物量碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量比值的季节动态进行分析, 发现温带和亚热带森林的土壤微生物生物量C、N、P含量均呈现夏季低、冬季高的格局。热带森林四季的土壤微生物生物量C、N、P含量都低于温带和亚热带森林, 且热带森林土壤微生物生物量C含量、N含量在秋季相对最低, 土壤微生物生物量P含量四季都相对恒定。温带森林的土壤微生物生物量C:N在春季显著高于其他两个森林类型; 热带森林的土壤微生物生物量C:N在秋季显著高于其他2个森林类型。温带森林土壤微生物生物量N:P和C:P在四季都保持相对恒定, 而热带森林土壤微生物生物量N:P和C:P在夏季高于其他3个季节。阔叶树的土壤微生物生物量C含量、N含量、N:P、C:P在四季都显著高于针叶树; 而针叶树的土壤微生物生物量P含量在四季都显著高于阔叶树。在春季和冬季时, 土壤微生物生物量C:N在阔叶树和针叶树之间都没有显著差异; 但是在夏季和秋季, 针叶树的土壤微生物生物量C:N显著高于阔叶树。对于土壤微生物生物量的变化来说, 森林类型是主要的显著影响因子, 季节不是显著影响因子, 暗示土壤微生物生物量的季节波动是随着植物其内在固有的周期变化而变化。植物和土壤微生物密切作用表现出来的对养分的不同步吸收是保留养分和维持生态功能的一种权衡机制。

**关键词** 微生物生物量碳; 微生物生物量氮; 微生物生物量磷; 森林土壤; 季节变化; 化学计量比

李品, 木勒德尔·吐尔汗拜, 田地, 冯兆忠 (2019). 全球森林土壤微生物生物量碳氮磷化学计量的季节动态. 植物生态学报, 43, 532–542. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0075

## Seasonal dynamics of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across global forest ecosystems

LI Pin<sup>1\*</sup>, Muledeer TUERHANBAI<sup>2</sup>, TIAN Di<sup>2</sup>, and FENG Zhao-Zhong<sup>1</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Centre for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; and <sup>2</sup>College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China

### Abstract

**Aims** Soil microorganisms in forest ecosystems play vital roles in regulating above- and belowground ecosystem processes and functions such as soil nutrient cycling, litter decomposition, net ecosystem productivity, and ecosystem succession. We aim to investigate broad-scale seasonal patterns of soil microbial biomass carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry.

**Methods** By synthesizing 164 samples of soil microbial biomass C, N and P content derived from the published literature, we investigated global seasonal patterns of soil microbial C, N, P content and their ratios across three vegetation types of global forests.

**Important findings** Soil microbial biomass C, N and P content in temperate and subtropical forests were lower in summer and higher in winter. Soil microbial biomass C, N and P content in tropical forests were lower than those in temperate and subtropical forests in four seasons. Soil microbial biomass C and N content in tropical forests were relatively the lowest in autumn, and soil microbial biomass P content was relatively constant in all seasons. The soil microbial biomass C:N of temperate forest was significantly higher than that of other two forest types in spring, and that of tropical forest was significantly higher than that of other two forest types in autumn.

收稿日期Received: 2019-04-04 接受日期Accepted: 2019-06-12

基金项目: 国家自然科学基金(31870458)和中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDB-SSW-DQC019)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31870458), and the Key Research Program of Frontier Sciences, Chinese Academy of Sciences (QYZDB-SSW-DQC019).

\* E-mail: pinli@rcees.ac.cn

Soil microbial biomass N:P and C:P in temperate forests remained relatively constant in four seasons, while those in tropical forests were higher than those in other three seasons in summer. The soil microbial biomass C content, N content, N:P and C:P of broad-leaved trees were significantly higher than those of conifers in four seasons, while the soil microbial biomass P content of conifers was significantly higher than that of broad-leaved trees in four seasons. There was no significant difference in soil microbial biomass C:N between broad-leaved and coniferous trees in both spring and winter, but the soil microbial biomass C:N of coniferous trees was significantly higher than that of broad-leaved trees in summer and autumn. For the change of soil microbial biomass, season is not but forest type is the main significant factor, suggesting that the seasonal fluctuation of soil microbial biomass changes with the inherent periodic change of trees. Asynchronous nutrient uptake by plants and soil microorganisms is a trade-off mechanism between nutrient retention and ecological function maintenance.

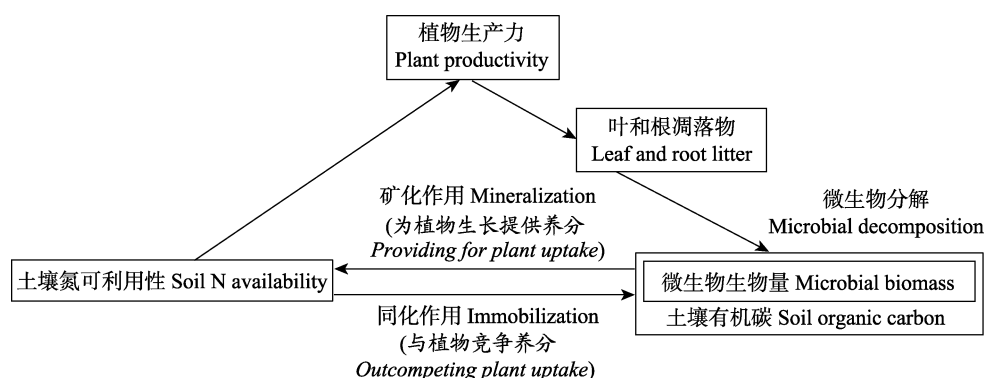
**Key words** microbial biomass carbon; microbial biomass nitrogen; microbial biomass phosphorus; forest soil; seasonal dynamics; stoichiometric ratio

Li P, Tuerhanbai M, Tian D, Feng ZZ (2019). Seasonal dynamics of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across global forest ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 532–542. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0075

土壤微生物调节着土壤碳(C)的存储和氮(N)的固定与矿化, 其生物量的动态变化反映土壤养分及土壤碳的转化和循环, 其生物量的比值(C:N、N:P、C:P)可作为表征土壤营养限制的指标(Cleveland & Liptzin, 2007)。土壤微生物生物量作为相对易分解和周转较快的营养库, 对C、N、磷(P)等化学元素的生物地球化学循环起到重要的驱动作用(Li *et al.*, 2014); 同时, 也是许多碳循环模型的输入模块, 对预测气候变化对陆地生态系统的影响起到至关重要的作用(Bonan *et al.*, 2014; Medlyn *et al.*, 2015)。

在陆地生态系统中, 植物是第一生产者, 土壤微生物是有机质的分解者。植物将光合产物以根系分泌物和植物残体(凋落物)的形式释放到土壤, 供给土壤微生物碳源(Zak *et al.*, 2000); 而土壤微生物一方面通过自身分解和代谢将有机养分转化成无机

养分, 以利于植物吸收利用(Schimel & Weintraub, 2003; Fang *et al.*, 2005; Neill & Gignoux, 2006); 另一方面通过与根系的共生关系(菌根真菌)直接利用土壤里的小分子有机物质促进植物生长(Deng *et al.*, 2018)。这种植物-土壤微生物的相互作用维系着陆地生态系统的生态功能。尽管如此, 植物根系和土壤微生物之间存在着既相互依存又相互制约的关系(图1): 植物为土壤微生物的生长提供C源从而促进土壤微生物的活动, 而土壤微生物矿化有机养分提高植物对养分利用的有效性; 但是土壤微生物也同植物根系争夺营养元素, 它们对土壤中营养的利用属于竞争关系(Singh *et al.*, 1989; Harte & Kinzig, 1993; Kaye & Hart, 1997; Terrer *et al.*, 2018)。这种植物和土壤微生物呈现的复杂的互利-竞争关系存在于季节交替过程中, 植物输入土壤中



**图1** 陆地生态系统中植物和土壤微生物活动相互关联的概念模型。一方面植物凋落物为土壤微生物生长活动提供底物, 同时土壤微生物分解底物产生的无机氮供植物生长利用, 它们之间是互利共生的。另一方面, 当养分供应(特别是氮)缺乏时, 它们之间又转换为竞争关系。改绘自Zak等(2000)。

**Fig. 1** A conceptual model illustrating the links between plant and soil microbial activity in terrestrial ecosystems. On one hand, plants and microbes are mutualistic, since plant residues constitute the main substrate for microbial biomass that in turn produces inorganic nitrogen used by plants. On the other hand, their interaction is in competition for soil nutrients, N in particular. The competitive interaction is regulated by the relative distribution of roots and microbes in the soil, but it also depends on the pathway followed by the mineralized N. Redraw based on Zak *et al.* (2000).

的凋落物在数量和质量上的改变, 土壤可利用营养在充足和缺乏之间变化, 加之植物在生长季和休眠季对养分需求的不同, 就有可能改变土壤微生物对N的需求(即矿化-同化途径), 限制植物对无机N的吸收(Zak *et al.*, 2000; Terrer *et al.*, 2018), 而从对养分的矿化转为对养分的同化, 增加自身的生物量, 从而在土壤微生物生物量上可能呈现一个季节波动特征。

土壤微生物生物量的季节性动态变化是一个复杂过程, 其影响因子主要有土壤C含量和养分资源的限制(Landgraf & Klose, 2002; Koranda *et al.*, 2013)、植物种类、土壤湿度以及土壤温度(杨凯等, 2009; López-Mondéjar *et al.*, 2015)等。不同生态系统土壤微生物的季节变化呈现不同的格局(Devi & Yadava, 2006; Edwards *et al.*, 2006)。在温带森林生态系统, 土壤微生物生物量在植物生长季降低, 秋季逐渐升高, 呈现“W”形(Brookes *et al.*, 1990; Lipson *et al.*, 1999; 刘爽和王传宽, 2010); 在亚热带常绿阔叶林和热带季雨林, 土壤微生物生物量在夏季比冬季高(Devi & Yadava, 2006; Feng *et al.*, 2009); 在北亚热带次生栎林和火炬松(*Pinus taeda*)人工林土壤微生物生物量在植物生长旺季维持在较低水平, 而在植物休眠季节维持在较高水平(王国兵等, 2008)。在热带雨林, 土壤微生物生物量可能因为植物与土壤微生物之间剧烈的养分竞争而使土壤微生物量在树木生长旺盛时期较低(Barbhuiya *et al.*, 2004)。在湿润的北极苔原, 由于根系与土壤微生物之间的养分竞争, 使得土壤微生物生物量在春季冻融早期达到最大值, 随着温度回升而减少(Edwards *et al.*, 2006)。由此可见, 不同气候条件下的生态系统, 由于影响土壤微生物生物量的主导因子不同而使其季节变化格局产生差异。

本文综合分析全球不同气候条件下的森林生态系统土壤微生物生物量C、N、P含量及其生态化学计量比值的季节动态格局, 并假设(1)对于温带森林来说, 由于植物和土壤微生物对土壤养分的需求竞争, 使得在植物生长旺季(夏季), 土壤微生物以矿化养分供植物吸收为主, 此时土壤微生物生物量维持在较低水平, 而随着秋季凋落物的输入, 植物进入休眠季节(冬季), 土壤微生物以同化养分供自身生长和维持需要为主, 此时土壤微生物生物量维持在较高水平。(2)对于亚热带森林来说, 存在春季和

秋季两个落叶高峰期, 土壤微生物生物量随着凋落物的输入可能呈现双峰型的增加格局。(3)对于热带森林来说, 植物在旱季(11月至翌年6月)有一个凋落物输入峰, 因此土壤微生物生物量在旱季大于雨季。

## 1 材料和方法

### 1.1 文献集成

本文搜集了已公开发表的所有关于森林土壤微生物生物量C、N、P含量的数据。文献检索通过Web of Science (<http://apps.webofknowledge.com/>)和中国知网(CNKI, <http://www.cnki.net/>)进行。搜索关键词“微生物生物量(microbial biomass)”、“森林(forest)”和“土壤(soil)”。数据库中将每个样地每种植被类型测定的结果作为一个数据行, 每行数据包括样地信息和土壤微生物生物量数据(分春夏秋冬4个季节)两个部分, 共从117篇发表的文献中获取全球164个采样点的土壤微生物生物量数据。样地信息包括样地的地理位置(经纬度、海拔、所属国家、具体位置), 气候条件(年平均气温(MAT)、年降水量(MAP)、所属气候带), 土壤条件(有机碳(SOC)含量、全氮(TN)含量、全磷(TP)含量、pH值), 植被状况(植被类型、优势物种)。本研究覆盖的范围从43.2° S到63.9° N, 从159.2° W到176.2° E, MAT的变化范围从-3.8 °C到30.1 °C, MAP的变化范围从238 mm到5 100 mm。

根据文献中给出的样地位置和植被覆盖情况将数据库中所有样地分为5种森林生态系统类型, 分别为: 温带针叶林、温带阔叶林、亚热带针叶林、亚热带阔叶林和热带森林, 以进行统计分析。由于个别森林数据量太少无法进行季节统计分析, 我们划分了粗一级的森林类型(温带、亚热带和热带森林, 以及针叶和阔叶林)以进行季节的统计分析。

为了避免文献选择的人为偏性, 收集的数据有3条筛选标准: (1)数据均来自森林对照组, 排除自然干扰(火灾、病虫害等)或人为干扰(如增温、施肥、间伐等)的数据。(2)所有数据的测定方法都是氯仿熏蒸浸提法(Vance *et al.*, 1987), 该方法被认为是测定土壤微生物生物量最常用的方法, 并能够测得土壤中总微生物生物量(包括细菌和真菌)(Fierer *et al.*, 2009)。(3)选取样点土壤剖面表层(厚度0到20 cm)的数据。

### 1.2 数据分析

采用Kolmogorov-Smirnov检验发现数据符合正态分布( $p > 0.05$ )。对各类型森林土壤微生物生物量

的四季差异比较用Turkey's HSD单因素方差分析。用双因素方差分析检验森林类型和季节动态及其交互作用对土壤微生物生物量C、N、P含量及其比值的影响。所有的统计分析均采用SPSS PASW (Predictive Analytics Suite Workstation) Statistics 18.0 (IBM, USA)软件完成。采用SigmaPlot 10.0制图。

## 2 结果

### 2.1 不同类型森林土壤微生物生物量及其比值

表1显示亚热带阔叶林四季平均微生物生物量

C含量、N含量、N:P、C:P比其他森林生态系统高, 但C:N与其他森林生态系统没有显著差别( $p > 0.05$ )。温带森林(包括针叶林和阔叶林)的微生物生物量P含量比其他森林生态系统高, 但N:P、C:P比其他森林生态系统低。

### 2.2 不同类型森林土壤微生物生物量与环境因子的关系

不同类型森林土壤微生物生物量C、N、P含量与MAT、MAP、pH值、SOC含量、TN含量和TP含量的相关性分析表明(表2): 对于所有森林类型汇总

表1 土壤微生物生物量碳(C)、氮(N)、磷(P)含量和C:N、N:P、C:P在各个森林生态系统类型的统计结果

Table 1 Soil microbial biomass carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) content, C:N, N:P, C:P for each forest type across global forest ecosystems

森林类型 Forest type	微生物生物量 Microbial biomass ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ )			微生物生物量比值 Microbial biomass ratio		
	C	N	P	C:N	N:P	C:P
所有类型 Overall	$629 \pm 477$ (80)	$98 \pm 81$ (66)	$32 \pm 26$ (34)	$6.9^a \pm 2.5$ (65)	$5.4 \pm 8.2$ (33)	$26.4 \pm 25.0$ (34)
温带针叶林 Temperate conifer forest	$570^{ab} \pm 307$ (14)	$76^b \pm 49$ (13)	$76 \pm 41$ (5)	$7.9^a \pm 2.4$ (13)	$1.3 \pm 0.0$ (4)	$13.1 \pm 9.9$ (5)
温带阔叶林 Temperate broad-leaved forest	$795^{ab} \pm 551$ (12)	$94^b \pm 57$ (11)	54 (1)	$7.4^a \pm 1.9$ (10)	1.3 (1)	8.6 (1)
亚热带针叶林 Subtropical conifer forest	$347^b \pm 125$ (5)	$35^b \pm 9$ (3)	na	$8.3^a \pm 2.6$ (3)	na	na
亚热带阔叶林 Subtropical broad-leaved forest	$971^a \pm 650$ (17)	$186^a \pm 94$ (11)	$28 \pm 11$ (7)	$5.8^a \pm 1.7$ (11)	$9.1 \pm 3.5$ (7)	$53.4 \pm 22.2$ (7)
热带森林 Tropical forest	$454^b \pm 303$ (32)	$82^b \pm 78$ (28)	$22 \pm 10$ (21)	$6.5^a \pm 2.7$ (28)	$5.2 \pm 9.7$ (21)	$21.5 \pm 22.8$ (21)

数值代表平均值±标准偏差, 括号中是样本数; 不同的小写字母代表统计上有显著性差异( $p < 0.05$ )。na, 无效。

Values are mean  $\pm$  standard deviations of four seasons. Sample numbers are shown in parentheses. Different lowercase letters indicate significant differences among forest types at  $p < 0.05$ . na, not available.

表2 各森林类型土壤微生物生物量碳(C)、氮(N)、磷(P)含量与环境因子的相关性

Table 2 Correlation coefficients for the relationship between microbial biomass carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) content with environmental variables on different forest types

森林类型 Forest type		年平均气温 MAT	年降水量 MAP	pH	土壤有机碳 SOC	土壤总氮 TN	土壤总磷 TP
微生物生物量C Microbial biomass C	所有类型 Overall	-0.247***	0.037	-0.117*	0.671***	0.582***	0.461***
	温带针叶林 Temperate conifer forest	-0.165	0.361**	-0.561***	0.858***	0.838***	-0.105
	温带阔叶林 Temperate broad-leaved forest	-0.084	0.116	0.138	0.704***	0.696***	0.437***
	亚热带针叶林 Subtropical conifer forest	0.087	0.231	-0.327*	0.303*	0.173	0.003
	亚热带阔叶林 Subtropical broad-leaved forest	-0.208	0.249*	0.285*	0.614***	0.640***	0.505*
	热带森林 Tropical	-0.172	0.289**	-0.350**	0.549***	0.609***	0.625***
	所有类型 Overall	-0.226***	0.085	-0.047	0.535***	0.588***	0.346***
	温带针叶林 Temperate conifer forest	-0.248	0.246	-0.285	0.638***	0.717***	-0.424
微生物生物量N Microbial biomass N	温带阔叶林 Temperate broad-leaved forest	0.039	0.059	0.355***	0.481***	0.597***	0.428*
	亚热带针叶林 Subtropical conifer forest	0.180	0.517**	-0.498**	0.037	-0.007	-0.340
	亚热带阔叶林 Subtropical broad-leaved forest	-0.419**	0.217	0.123	0.672***	0.676***	0.201
	热带森林 Tropical forest	-0.262*	0.205	-0.339**	0.610***	0.691***	0.633***
	所有类型 Overall	-0.555***	-0.323**	0.363***	0.215*	0.263*	0.474***
	温带针叶林 Temperate conifer forest	0.891*	-0.147	0.351	0.943*	0.918*	-0.839
	温带阔叶林 Temperate broad-leaved forest	0.434*	-0.434*	0.375	0.591**	0.776***	0.638**
	亚热带针叶林 Subtropical conifer forest	0.154	0.287	0.442	0.806	0.867	-0.331
微生物生物量P Microbial biomass P	亚热带阔叶林 Subtropical broad-leaved forest	0.311	0.284	0.348	0.599*	0.643*	0.542
	热带森林 Tropical forest	-0.082	0.024	-0.397*	0.245	0.303	0.347

\*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ . MAP, mean annual air precipitation; MAT, mean annual air temperature; SOC, soil organic carbon; TN, soil total nitrogen; TP, soil total phosphorus.

来说,土壤微生物生物量C含量与MAT、pH值、SOC含量、TN含量和TP含量显著相关( $p < 0.05$ );土壤微生物生物量N含量与MAT、SOC含量、TN含量和TP含量显著相关( $p < 0.05$ );土壤微生物生物量P含量与所有环境因子都显著相关( $p < 0.05$ )。MAT显著影响亚热带阔叶林、热带森林的土壤微生物生物量N含量,以及温带针叶林和阔叶林的土壤微生物生物量P含量( $p < 0.05$ )。MAP显著影响温带针叶林、亚热带阔叶林和热带森林的土壤微生物生物量C含量,亚热带针叶林的土壤微生物生物量N含量,以及温带阔叶林的土壤微生物生物量P含量( $p < 0.05$ )。pH值显著影响除温带阔叶林以外的其他森林土壤微生物

物生物量C含量,温带阔叶林、亚热带针叶林和热带森林的土壤微生物生物量N含量,以及热带森林的土壤微生物生物量P含量( $p < 0.05$ )。SOC含量、TN含量和TP含量与各类型森林土壤微生物生物量C、N、P含量均为显著正相关关系( $p < 0.05$ ),除了亚热带针叶林可能由于样本量的限制(表1),与土壤因子的相关性较弱。

### 2.3 季节变化

比较温带森林、亚热带森林和热带森林春夏秋冬四季的土壤微生物生物量C含量、N含量、P含量、C:N、N:P、C:P的变化,发现温带森林土壤微生物生物量C、N、P含量呈现夏季低,冬季高的格局(图2A、

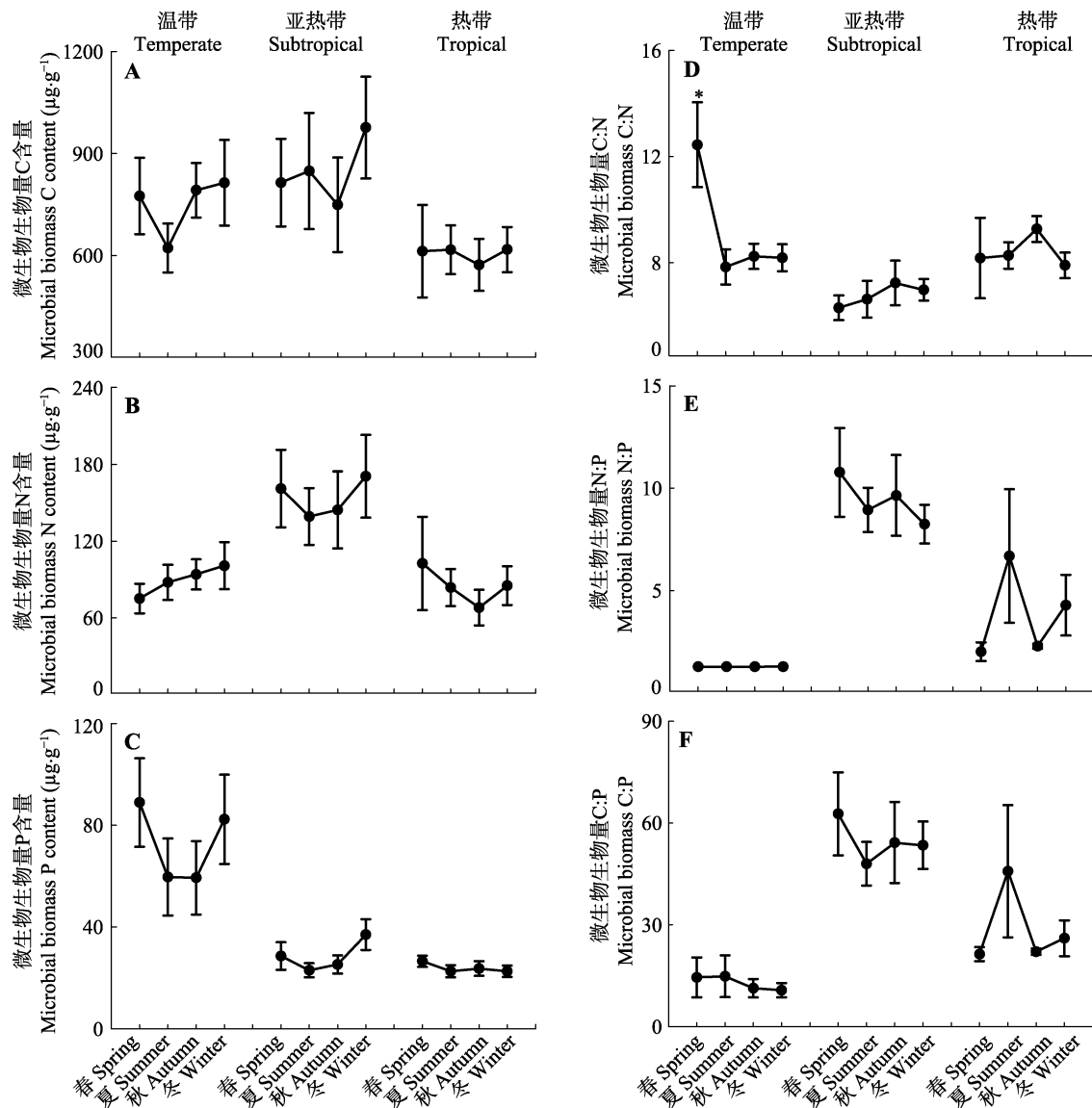


图2 三种森林类型(温带森林、亚热带森林和热带森林)土壤微生物生物量C、N、P含量及其比值的季节动态(平均值±标准偏差)。星号代表统计上有显著性差异( $p < 0.05$ )。

Fig. 2 Seasonal dynamic changes in soil microbial biomass C, N, P content and their ratios in three climatic forest types including temperate forests, subtropical forests and tropical forests (mean  $\pm$  SD). The asterisk designates statistical differences ( $p < 0.05$ ).

2B、2C); 温带森林土壤微生物生物量C:N在春季显著高于其他3个季节(图2D); 温带森林土壤微生物生物量N:P和C:P在四季都保持相对恒定, 并相对亚热带森林和热带森林为最低值(图2E、2F)。亚热带森林土壤微生物生物量C、N、P含量的四季变化也呈现夏季低, 冬季高的格局(图2A、2B、2C)。热带森林4个季节的土壤微生物生物量C、N、P含量较温带森林和亚热带森林都低(图2A、2B、2C), 热带森林土壤微生物生物量C含量、N含量在秋季相对最低(图2A、2B), 土壤微生物生物量P含量四季都相对恒定(图2C); 热带森林土壤微生物生物量N:P和C:P在夏季高于其他3个季节(图2E、2F)。

比较4个季节的温带森林、亚热带森林和热带森

林的土壤微生物生物量C、N、P含量、C:N、N:P、C:P的变化, 发现亚热带森林的土壤微生物生物量C含量在冬季比温带森林和热带森林显著升高( $p < 0.05$ ; 图3A); 亚热带森林的土壤微生物生物量N含量在春夏秋冬4个季节都显著高于温带森林和热带森林( $p < 0.05$ ; 图3B); 温带森林的土壤微生物生物量P含量在春夏秋冬4个季节都显著高于亚热带森林和热带森林( $p < 0.05$ ; 图3C); 温带森林的土壤微生物生物量C:N在春季显著高于亚热带森林( $p < 0.05$ ; 图3D); 热带森林的土壤微生物生物量C:N在秋季显著高于亚热带森林( $p < 0.05$ ; 图3D); 亚热带森林的土壤微生物生物量N:P和C:P在春、秋和冬季显著高于温带森林和热带森林( $p < 0.05$ ; 图3E、3F),

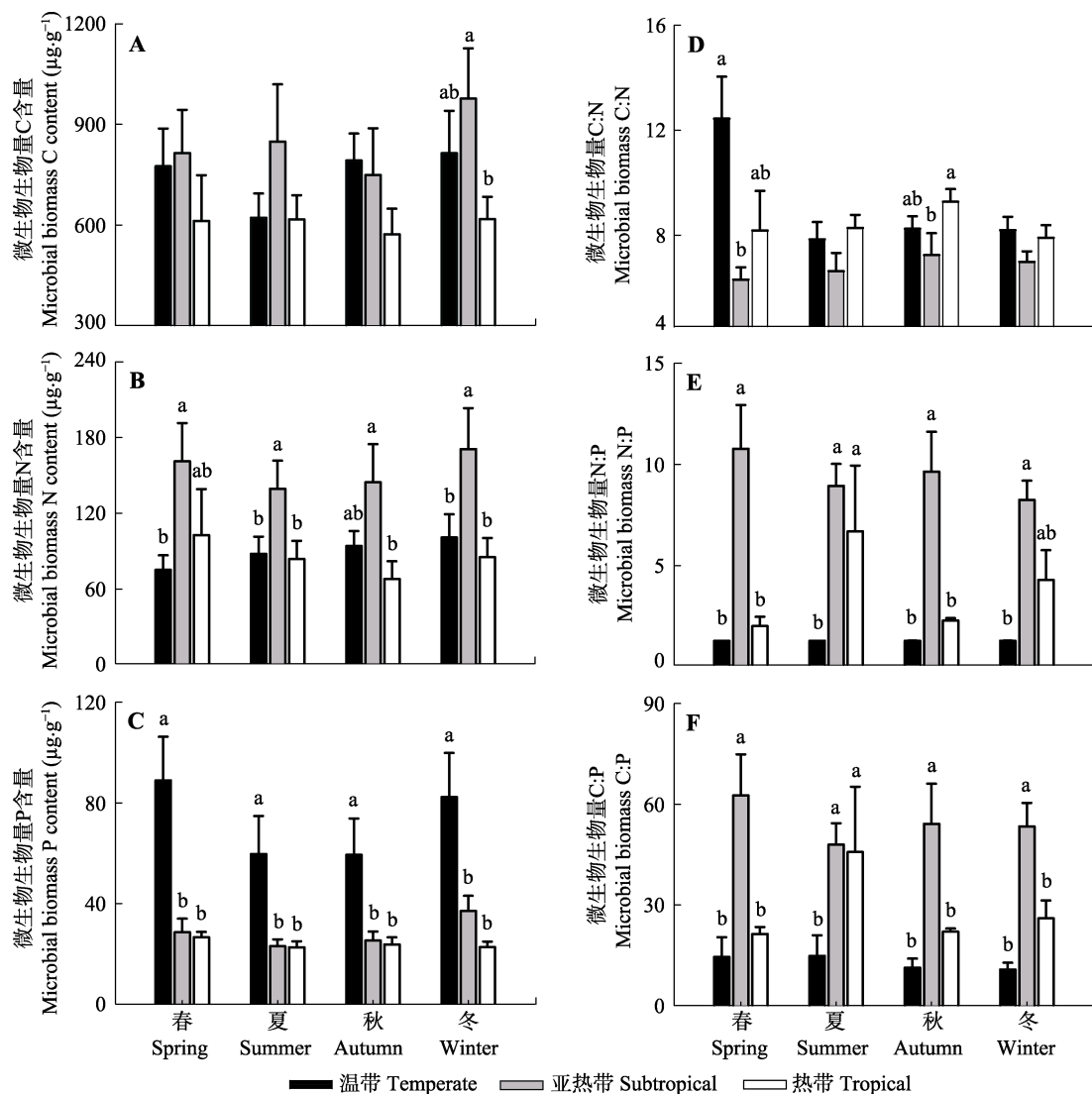


图3 三种森林类型(温带森林、亚热带森林和热带森林)土壤微生物生物量C、N、P含量及其比值在四季的比较(平均值±标准偏差)。不同的小写字母代表统计上有显著性差异( $p < 0.05$ )。

Fig. 3 Comparisons of soil microbial biomass and their ratios in three climatic forest types including temperate forests, subtropical forests and tropical forests (mean ± SD). Statistical differences are denoted by different lowercase letters ( $p < 0.05$ ).

但在夏季, 亚热带森林的土壤微生物生物量N:P和C:P与热带森林没有显著性差异( $p > 0.05$ ; 图3E、3F)。

森林类型是土壤微生物生物量的影响因素之一, 细分森林不同的生活型——针叶林和阔叶林, 比较这两种生活型在春夏秋冬季的土壤微生物生物量变化, 如图4所示。阔叶林的土壤微生物生物量C含量、N含量、N:P、C:P在四季都显著高于针叶林( $p < 0.05$ ; 图4A、4B、4E、4F)。而针叶林的土壤微生物生物量P含量却又在四季都显著高于阔叶林( $p < 0.05$ ; 图4C)。在春季和冬季时, 土壤微生物生物量C:N在阔叶林和针叶林之间都没有显著差异( $p > 0.05$ ); 但是在夏季和秋季, 针叶林的土壤微生物生物量C:N显

著高于阔叶林( $p < 0.05$ ; 图4D)。

从双因子方差分析结果(表2)可以得知, 土壤微生物生物量C、N、P含量、C:N、N:P、C:P在3种森林类型之间存在显著差异( $p < 0.05$ )。而在季节上, 只有土壤微生物生物量P存在显著差异( $p < 0.05$ ), 其他土壤微生物生物量及其比值在四季中不存在显著差异( $p > 0.05$ )。在森林类型和季节的共同作用下, 只有土壤微生物生物量C:N在各因素水平上差异显著( $p < 0.05$ ), 其他土壤微生物生物量及其比值在两因素的共同作用下没有显著差异( $p > 0.05$ )。综上所述, 对于土壤微生物生物量的变化来说, 森林类型是主要的显著影响因子, 而季节是不显著的影响因

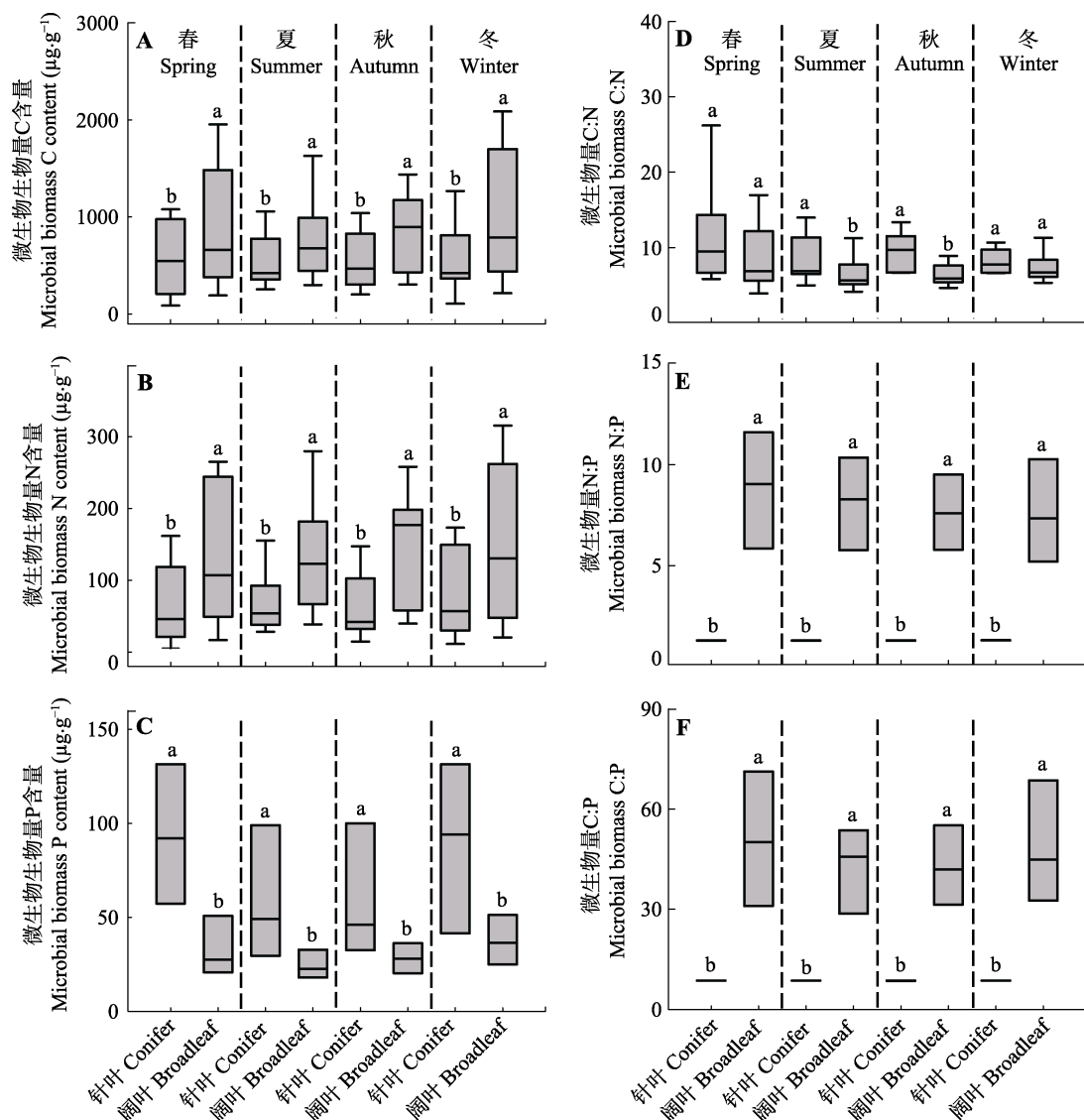


图4 针叶林和阔叶林在春夏秋冬四季的土壤微生物生物量比较(平均值±标准偏差)。不同的小写字母代表统计上有显著性差异( $p < 0.05$ )。

Fig. 4 Box-Whisker plots showing the differences in soil microbial biomass between coniferous and broadleaf forests at four major seasons of spring, summer, autumn and winter (mean ± SD). Statistical differences are denoted by different lowercase letters ( $p < 0.05$ ).



表3 季节和森林类型双因子方差分析对土壤微生物生物量及其比值的交互影响

Table 3 Two-way ANOVA analysis on the integrative effects of seasons and forest types on soil microbial biomass and their ratios

来源 Source	微生物生物量C含量 Microbial biomass C content			微生物生物量N含量 Microbial biomass N content			微生物生物量P含量 Microbial biomass P content		
	<i>d.f.</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
森林类型 Forest type	2	1 135 927.6	4.04*	2	90 638.4	13.41***	2	20 756.4	52.32***
季节 Season	3	172 792.3	0.62	3	3 484.8	0.52	3	1 142.8	2.88*
森林类型 × 季节 Forest type × Season	6	123 876.6	0.44	6	2 794.1	0.41	6	535.8	1.35
残差 Residual	264	281 003.8		216	6 761.1		105	396.7	

来源 Source	微生物生物量C:N Microbial biomass C:N			微生物生物量N:P Microbial biomass N:P			微生物生物量C:P Microbial biomass C:P		
	<i>d.f.</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
森林类型 Forest type	2	93.1	7.76**	2	430.5	7.18**	2	11 677.1	6.20**
季节 Season	3	17.9	1.49	3	6.8	0.11	3	245.8	0.13
森林类型 × 季节 Forest type × Season	6	34.7	2.89*	6	20.3	0.34	6	649.4	0.35
残差 Residual	211	12.0		97	60.0		101	1 884.1	

*d.f.*, 自由度; *MS*, 均方差; *F*, 方差比。\*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ 。季节: 春季、夏季、秋季、冬季。森林类型: 温带森林, 亚热带森林和热带森林。

*d.f.*, degree of freedom; *MS*, mean squares; *F*, variance ratio. \*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ . Season: spring, summer, autumn and winter. Forest types: temperate, subtropical and tropical forest.

子。暗示土壤微生物生物量的季节波动有其内在的周期变化特征。

### 3 讨论

本研究发现土壤微生物生物量的季节波动与植物根系对营养的竞争以及林木的生长节律有关, 温带森林和亚热带森林的土壤微生物量的季节变化格局基本都呈现非生长季维持在较高水平, 而随着植物进入生长季而下降。这与其他一些温带森林的研究结果 (Brookes *et al.*, 1990; Lipson *et al.*, 1999; 王国兵等, 2008; 刘爽和王传宽, 2010; 王薪琪等, 2017)一致。可能的解释为: 秋季大量凋落物的输入为冬季土壤微生物提供了丰富的代谢底物。尽管冬季气温很低, 但处于积雪覆盖下的土壤温度基本能够维持土壤微生物生长和繁殖。另外, 由于冬季低温, 土壤微生物代谢较弱, 其维持呼吸所需要的能量较低, 在较低能量供给条件下就能维持较高的土壤微生物量(Brookes *et al.*, 1990), 因此冬季土壤微生物量均较高。随着气温的升高进入春季, 早春植物(一些短命草本)和土壤微生物共同固持养分可能形成“春坝”(vernal dam)作用(Warren和邹晓明, 2003), 为植物根系和土壤微生物的快速生长提供养分, 从而使土壤微生物生物量呈现上升趋势。随着根系的恢复生长, 植物进入旺盛生长季(夏季), 土壤微生物与植物之间对养分的激烈竞争, 使土壤微生物生物量呈现下降趋势(Kaiser *et al.*, 2011)。由

此可见, 在温带和亚热带森林生态系统中, 植物和土壤微生物对养分的不同步吸收是保留养分和维持生态系统生产力的一种机制(Muller & Herbert Borrmann, 1976; Singh *et al.*, 1989; Groffman *et al.*, 1993; Zak *et al.*, 1993; Kaiser *et al.*, 2014)。

温带森林和亚热带森林表现出的土壤微生物生物量“冬高夏低”格局可进一步理解为季节的变化使得积雪厚度、积雪存留时间和冬季土壤温度、自由水以及土壤微生物活力发生相应变化。土壤微生物生物量在冬季达到最大值(Brooks *et al.*, 1998; Lipson *et al.*, 1999, 2000, 2002; Schmidt & Lipson, 2004), 是由于在冬季, 真菌和细菌的生物量在积雪覆盖的土壤甚至比在夏季还要高(Brooks *et al.*, 1996; Lipson *et al.*, 2002)。驱动雪下土壤微生物繁殖的碳和能量来源于植物枯枝落叶的输入, 温带森林、亚热带森林绝大多数枯枝落叶的凋落发生在秋季, 当地上生物量死亡或根系休眠的时候, 植物不会和土壤微生物竞争土壤养分, 且许多细根开始死亡并作为凋落物输入到土壤。这种枯枝落叶的数量可导致高浓度的纤维素和可溶性碳在冬季的释放(Lipson *et al.*, 2000), 从而导致较高的土壤微生物生物量。另一方面, 冬季土壤经历了大量雪的积压, 导致根的破损, 而引起了蔗糖和其他可溶性糖向土壤的释放(Scott-Denton *et al.*, 2006)。土壤中来自于根的机械损伤而释放的蔗糖的浓度几乎是春天或夏天的8倍, 蔗糖的释放可作为降低细胞溶质冰点的一种方



式,防止在较浅的土层中根的冻伤(Scott-Denton *et al.*, 2006)。因此,土壤中的可溶性碳在冬季迅速增加,即发生在地下部分对光合产物的需求较低的时候。此外,晚冬/早春期间,由于土壤的冻融事件的频繁发生,也可能会裂解植物和土壤微生物细胞而增加土壤碳的可获取性。而土壤微生物生物量在夏季达到最小值,则可能是由于植物在夏季对土壤养分的大量需求限制了土壤微生物对养分的利用(Harte & Kinzig, 1993; Kaye & Hart, 1997; Barbhuiya *et al.*, 2004),土壤微生物与植物之间对养分的激烈竞争导致夏季土壤微生物量C、N、P含量较低。

热带森林土壤微生物生物量“冬高夏低”的季节波动格局不是很明显。只是观察到土壤微生物生物量C和N含量在秋季有轻微下降趋势,而土壤微生物生物量P含量几乎没有季节波动。可能的解释为:热带丰富的雨水,带来强烈的淋溶作用,溶解并带走几乎所有可溶解的矿物,如钾、钠、镁、钙等盐基,使土壤失去植物所需的养分而变得相对贫瘠。土壤微生物生物量在热带森林充当了具有生物活性的养分积累和储存库(Singh *et al.*, 1989)。当旱季(低周转时期)来临时,植物相对不活跃,不能有效地从土壤中吸取营养,这时土壤微生物生物量相对增加。当雨季(高周转时期)来临,土壤微生物迅速释放营养促进植物生长,此时土壤微生物生物量相对降低(Singh *et al.*, 1989)。比起温带森林和亚热带森林来说,热带植物常年处于生长季,休眠时间短(甚至没有),加之贫瘠的土壤使得植物和土壤微生物之间的养分竞争异常激烈,导致热带森林的土壤微生物生物量普遍低于温带森林和亚热带森林,并且四季都在矿化有机质供植物生长,故季节波动不明显。另外,针叶林和阔叶林的土壤微生物生物量的变化差异显著,但在四季的响应趋于一致,可能是由于针叶林的凋落物中含有大量的单宁、树脂和木质素等,这些物质很难分解,分解后又产生酸性物质,抑制土壤微生物活动。可见,土壤微生物量的季节波动与土壤中有效养分的可利用状况、植物根系对营养的竞争、凋落物的输入以及林木的生长节律有关,使得土壤微生物量在植物生长季维持在较低水平,而在休眠季维持在较高水平(Kaiser *et al.*, 2011),我们的假设与此一致。

土壤微生物生物量C:N反映了土壤中真菌和细菌的比例(Fauci & Dick, 1994)。土壤微生物生物量

C:N越高,土壤中真菌数量就越多。春季植物进入生长季,需要大量营养,土壤微生物开始矿化有机质供植物利用。而土壤真菌在有机质分解早期能大量繁殖,快速分解动植物残体中较简单的含N有机质,从而使得土壤微生物生物量C:N在春季和秋季可能增大;并且春季有早春地被植物残体的大量输入,秋季有植物叶和细根凋落物的输入,这些都是真菌擅长分解的,故C:N可能高。另外,最新研究发现北方和温带森林存在具有低N需求的外生菌根(ECM)系统,可分解难分解凋落物,直接吸收土壤中的有机小分子N来为植物提供有机/无机N;而亚热带和热带森林存在具有高N需求的丛枝菌根(AM)系统,分解易分解凋落物,消耗能量将有机N转化为无机N以供植物利用(Terrer *et al.*, 2018)。这在我们的结果中,对于温带森林春季土壤微生物生物量C:N显著高于其他3个季节,而秋季的C:N在温带森林、亚热带森林和热带森林都相对较高(图3),说明温带森林春季的ECM丰度高且活性强,为植物进入生长季的大量N需求正在源源不断地分解含N有机质或者直接吸收有机N;到了有机质分解中后期,复杂的难分解有机质需要靠细菌和放线菌来分解,故土壤微生物生物量C:N将下降;到了冬季,缺少新鲜的有机质的输入,土壤中易分解的有机质缺乏,从而造成主要是由细菌和放线菌群的活动来分解较难分解的有机质供植物的基础代谢和土壤微生物自身的能量需求;而在高温的夏季,植物代谢旺盛,向土壤中释放较多根际分泌物而刺激细菌繁殖(Nemergut *et al.*, 2005),从而夏季的C:N相应偏低。

土壤微生物生物量N含量能够反映土壤供N能力的大小,而土壤微生物生物量P含量是植物有效P的重要来源,故土壤微生物生物量N:P的大小反映植物某段时期对N和P的需求大小。如果土壤微生物生物量N:P在季节交替中变小,则表明这个季节植物对N的需求大过对P的需求;如果N:P变大,则表明这个季节植物对P的需求大过对N的需求。而土壤微生物生物量C:P反映土壤微生物对土壤P有效性的调节潜力。如果土壤微生物生物量C:P在季节交替中变小,则土壤微生物具有较大的通过循环周转而释放P的潜力,进而发挥补充有效P库的功能;如果土壤微生物生物量C:P比值在季节交替中变大,则由于土壤微生物处于缺P状态,具有同化土壤有效P的趋势(He *et al.*, 1997),从而与作物争夺土壤中的

有效P。本研究发现热带森林土壤微生物生物量N:P和C:P在夏季高于其他3个季节, 反映出热带森林土壤肥力低且相对贫瘠, 是一个受P限制的生态系统 (Li *et al.*, 2014), 在夏季, 由于植物的旺盛生长和雨水强烈的淋溶作用, 植物对P的需求增加, 而此时土壤微生物也处于缺P状态, 因此土壤微生物可能有加大同化土壤有效P的趋势。

## 参考文献

- Barbhuiya AR, Arunachalam A, Pandey HN, Arunachalam K, Khan ML, Nath PC (2004). Dynamics of soil microbial biomass C, N and P in disturbed and undisturbed stands of a tropical wet-evergreen forest. *European Journal of Soil Biology*, 40, 113–121.
- Bonan GB (2014). Connecting mathematical ecosystems, real-world ecosystems, and climate science. *New Phytologist*, 202, 731–733.
- Brookes PC, Ocio JA, Wu J (1990). The soil microbial biomass: Its measurement, properties and role in nitrogen carbon dynamics following substrate incorporation. *Soil Microorganisms*, 35, 39–51.
- Brooks PD, Williams MW, Schmidt SK (1996). Microbial activity under alpine snowpacks, Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, 32, 93–113.
- Brooks PD, Williams MW, Schmidt SK (1998). Inorganic N and microbial biomass dynamics before and during spring snowmelt. *Biogeochemistry*, 43, 1–15.
- Cleveland CC, Liptzin D (2007). C:N:P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85, 235–252.
- Deng M, Liu L, Jiang L, Liu W, Wang X, Li S, Yang S, Wang B (2018). Ecosystem scale trade-off in nitrogen acquisition pathways. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1724–1734.
- Devi NB, Yadava PS (2006). Seasonal dynamics in soil microbial biomass C, N and P in a mixed-oak forest ecosystem of Manipur, North-east India. *Applied Soil Ecology*, 31, 220–227.
- Edwards KA, McCulloch J, Peter Kershaw G, 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.
- Fang CM, Smith P, Moncrieff JB, Smith JU (2005). Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature*, 433, 57–59.
- Fauci MF, Dick RP (1994). Soil microbial dynamics: Short- and long-term effects of inorganic and organic nitrogen. *Soil Science Society of America Journal*, 58, 801–806.
- Feng WT, Zou XM, Schaefer D (2009). Above- and below-ground carbon inputs affect seasonal variations of soil microbial biomass in a subtropical monsoon forest of southwest China. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 978–983.
- Fierer N, Strickland MS, Liptzin D, Bradford MA, Cleveland CC (2009). Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters*, 12, 1238–1249.
- Groffmann PM, Zak DR, Christensen S, Mosier A, Tiedje JM (1993). Early spring nitrogen dynamics in a temperate forest landscape. *Ecology*, 74, 1579–1585.
- Harte J, Kinzig AP (1993). Mutualism and competition between plants and decomposers: Implications for nutrient allocation in ecosystems. *The American Naturalist*, 141, 829–846.
- He ZL, Wu J, O'Donnel AG, Syers JK (1997). Seasonal responses in microbial biomass carbon, phosphorus and sulphur in soils under pasture. *Biology and Fertility of Soils*, 24, 421–428.
- 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, Richter A (2011). Plants control the seasonal dynamics of microbial N cycling in a beech forest soil by belowground C allocation. *Ecology*, 92, 1036–1051.
- Kaye JP, Hart SC (1997). Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 139–143.
- Koranda M, Kaiser C, Fuchslueger L, Kitzler B, Sessitsch A, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A (2013). Seasonal variation in functional properties of microbial communities in beech forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 60, 95–104.
- Landgraf D, Klose S (2002). Mobile and readily available C and N fractions and their relationship to microbial biomass and selected enzyme activities in a sandy soil under different management systems. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165, 9–16.
- Li P, Yang YH, Han WX, Fang JY (2014). Global patterns of soil microbial nitrogen and phosphorus stoichiometry in forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 979–987.
- Lipson DA, Schadt CW, Schmidt SK (2002). Changes in soil microbial community structure and function in an alpine dry meadow following spring snow melt. *Microbial Ecology*, 43, 307–314.
- Lipson DA, Schmidt SK, Monson RK (1999). Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. *Ecology*, 80, 1623–1631.
- Lipson DA, Schmidt SK, Monson RK (2000). Carbon availability and temperature control the post-snowmelt decline in alpine soil microbial biomass. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, 441–448.

- 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. [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.]
- López-Mondéjar R, Voříšková J, Větrovský T, Baldrian P (2015). The bacterial community inhabiting temperate deciduous forests is vertically stratified and undergoes seasonal dynamics. *Soil Biology & Biochemistry*, 87, 43–50.
- Medlyn BE, Zaehle S, De Kauwe MG, Walker AP, Dietze MC, Hanson PJ, Hickler T, Jain AK, Luo Y, Parton W, Prentice IC, Thornton PE, Wang S, Wang YP, Weng E, Iversen CM, McCarthy HR, Warren JM, Oren R, Norby RJ (2015). Using ecosystem experiments to improve vegetation models. *Nature Climate Change*, 5, 528–534.
- Muller RN, Herbert Bormann F (1976). Role of *Erythronium americanum* Ker. in energy flow and nutrient dynamics of a northern hardwood forest ecosystem. *Science*, 193, 1126–1128.
- Neill C, Gignoux J (2006). Soil organic matter decomposition driven by microbial growth: A simple model for a complex network of interactions. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 803–811.
- Nemergut DR, Costello EK, Meyer AF, Pescador MY, Weintraub MN, Schmidt SK (2005). Structure and function of alpine and arctic soil microbial communities. *Research in Microbiology*, 156, 775–784.
- Schimel JP, Weintraub MN (2003). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: A theoretical model. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 549–563.
- Schmidt SK, Lipson DA (2004). Microbial growth under the snow: Implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils. *Plant and Soil*, 259, 1–7.
- 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.
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989). Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature*, 338, 499–500.
- Terrer C, Vicca S, Stocker BD, Hungate BA, Phillips RP, Reich PB, Finzi AC, Prentice IC (2018). Ecosystem responses to elevated CO<sub>2</sub> governed by plant-soil interactions and the cost of nitrogen acquisition. *New Phytologist*, 217, 507–522.
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry*, 19, 703–707.
- Wang GB, Ruan HH, Tang YF, Luan YL, Chen YQ, Tao ZF (2008). Seasonal fluctuation of soil microbial biomass carbon in secondary oak forest and *Pinus taeda* plantation in north subtropical area of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 37–42. [王国兵, 阮宏华, 唐燕飞, 栾以玲, 陈月琴, 陶忠芳 (2008). 北亚热带次生栎林与火炬松人工林土壤微生物生物量碳的季节动态. *应用生态学报*, 19, 37–42.]
- 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. [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.]
- Warren M, Zou XM (2003). Seasonal nitrogen retention in temperate hardwood forests: The “vernal dam” hypothesis and case studies. *Acta Phytoecologica Sinica*, 27, 11–15. [Warren M, 邹晓明 (2003). 温带阔叶林中氮的保留机制: “春坝”假设及研究实例. *植物生态学报*, 27, 11–15.]
- Yang K, Zhu JJ, Zhang JX, Yan 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. [杨凯, 朱教君, 张金鑫, 闫巧玲 (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.]
- Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, Teeri JA, Fogel R, Randlett DL (1993). Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil*, 151, 105–117.
- Zak DR, Pregitzer KS, King JS, Holmes WE (2000). Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> fine roots and the response of soil microorganisms: A review and hypothesis. *New Phytologist*, 147, 201–222.

责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 李 敏 实习编辑: 赵 航