

杉木人工林土壤微生物对林分密度的响应

李智超, 张勇强, 厚凌宇, 宋立国, 孙启武

(中国林业科学研究院 林业研究所 林木遗传育种国家重点实验室 国家林业和草原局森林培育重点实验室, 北京 100091)

摘要:【目的】为研究不同密度杉木 *Cunninghamia lanceolata* 人工林土壤微生物对碳源的利用情况及土壤理化性质与微生物多样性的相关关系。【方法】运用 Biolog 微平板技术, 对江西大岗山 5 种不同密度 38 年生杉木人工林(密度分别为 1 667、3 333、5 000、6 667 和 10 000 株·hm⁻², 造林前 3 a 抚育, 后基本无人工干扰)土壤微生物的功能多样性进行研究, 探讨了土壤微生物碳代谢对林分密度的响应及土壤理化性质与微生物碳代谢的关系。【结果】在杉木存活密度为 2 600~4 600 株·hm⁻² 时, 反映土壤微生物代谢功能多样性的平均颜色变化率较高。该密度范围下土壤微生物多样性高, 适合有机质的分解和养分的转化与积累; 不同密度杉木人工林土壤微生物对 6 种碳源的利用量不同, 密度在 2 600~4 600 株·hm⁻² 时, 土壤微生物利用的主要碳源为糖类, 其次为羧酸类和氨基酸类, 但密度小于或超出这一范围时, 土壤微生物对羧酸类的利用大于对糖类的利用; 主成分分析结果显示: α-D-乳糖对土壤微生物的利用贡献最大, 是杉木人工林中利用最多的物质; 相关性分析结果显示: 全氮和碱解氮与微生物多样性显著相关($P < 0.05$), 是微生物利用碳源的决定性因素。【结论】综合考虑微生物碳代谢与土壤理化性质, 符合杉木人工林可持续发展要求的理想林分密度为 2 600 株·hm⁻²。图 3 表 4 参 36

关键词: 森林土壤学; 杉木人工林; 微生物多样性; 林分密度; 公益林; Biolog-ECO; 大岗山

中图分类号: S714.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2020)01-0076-09

Response of soil microorganism to stand density in *Cunninghamia lanceolata* plantation

LI Zhichao, ZHANG Yongqiang, HOU Lingyu, SONG Ligu, SUN Qiwu

(State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: [Objective] To provide theoretical basis for the sustainable development of *Cunninghamia lanceolata* public welfare forest, a study is conducted of the response of soil microbial carbon metabolism to stand density and the relationship between soil physico-chemical properties and microbial carbon metabolism. [Method] With the Biolog-ECO method employed, five 38-year-old *C. lanceolata* plantations with various densities were selected in Dagang mountain to study the functional diversity of carbon-source metabolism. [Result] (1) When the survival density of *C. lanceolata* was 2 600–4 600 plants·hm⁻², the average color change rate (AWCD) which is reflective of the diversity of soil microbial metabolic function was higher and such density range comes with a high soil microbial diversity, which contributes to the soil organic matter decomposition and soil nutrients' transformation and accumulation. (2) The utilization amount of six carbon sources by soil microorganisms varies for *C. lanceolata* plantations of different densities. When the density was 2 600–4 600 plants·hm⁻², the main carbon sources were carbohydrates, followed by carboxylic acids and amino acids. When the density was lower or higher, the soil microorganisms utilized more carboxylic acids than carbohydrates. It is shown in the

收稿日期: 2019-03-01; 修回日期: 2019-07-05

基金项目: “十三五”国家重点研发计划项目(2017YFC0505605)

作者简介: 李智超, 从事土壤生态研究。E-mail: zyq199445@163.com。通信作者: 孙启武, 副研究员, 博士, 从事森林土壤研究。E-mail: soil2010@qq.com

principal component analysis that α -D-lactose contributed the greatest to the utilization of soil microorganisms and was the most utilized substance in *C. lanceolata* plantation. It is demonstrated in the correlation analysis that the total nitrogen and alkali-hydrolyzable nitrogen were significantly correlated with microbial diversity, and were the decisive factors for microbial carbon utilization. [Conclusion] With both the microbial carbon metabolism and soil physico-chemical properties taken into consideration, it was found that the density of 2 600 plants \cdot hm $^{-2}$ was the most suitable for the sustainable development of *C. lanceolata* plantation. [Ch, 3 fig. 4 tab. 36 ref.]

Key words: forest soil science; *Cunninghamia lanceolata* plantation; soil microbial diversity; stand density; public welfare forest; Biolog-ECO; Dagang mountain

杉木 *Cunninghamia lanceolata* 是中国南方最主要的用材树种, 主要分布在南方 16 个省(区)。第 8 次全国森林资源清查结果表明: 中国人工林面积达 6 933 万 hm 2 , 占全国森林面积的 33.3%, 其中杉木林面积达 1 096 万 hm 2 , 面积约占中国人工林总面积的 16%^[1]。随着杉木人工林种植面积扩大, 由于营林措施不合理(多代连栽、纯林化等)再加上杉木林自毒作用^[2], 使得在杉木林的整个生长发育过程中, 林地养分被大量消耗, 土壤微生物数量逐年减少, 生化活性和氧化代谢功能下降, 致使杉木人工林出现生产力下降和地力衰退的现象^[3-5], 严重影响其原有的生态和经济效益。这些问题已成为林业工作者持续关注重点^[6-7]。研究者们针对不同代、不同发育阶段杉木林的土壤理化性质、生物特性变化及其影响因素做了大量研究^[4,8], 其中, 许多研究者指出林下土壤中微生物的多样性能显著提高土壤质量进而影响杉木的产量与质量^[9]。大量对杉木人工林林分密度的研究也表明, 林分密度通过对照入地面光照的控制, 影响林下植物物种多样性及土壤水分, 进而影响微生物多样性^[10-12]。密度是人工林经营最重要的可控因子之一, 合理的林分密度对微生物多样性尤为重要^[13]。土壤微生物在维持生态系统整体服务功能方面具有重要作用, 土壤养分循环、净化环境以及陆地生态系统的稳定调节等都离不开土壤微生物^[14]。与土壤理化性质相比, 土壤微生物对外界环境的变化更为敏感。因此, 土壤微生物性质常被用作表征土壤质量的灵敏性指标, 而土壤微生物多样性是土壤微生物学研究中应用最广泛的指标之一^[15]。Biolog-ECO 微平板法是被广大研究者用来研究土壤微生物群落功能多样性的一种简单、快速的方法。该方法通过酶标仪快速检测每个孔的吸光度来计算微生物碳代谢情况^[16]。该方法不仅可以区分不同密度杉木人工林土壤微生物群落的主要碳源类型, 明确不同密度杉木人工林土壤微生物对不同碳源类型利用强度, 还可以比较土壤微生物群落对不同密度的响应, 为杉木人工林的密度选择、生长发育及可持续发展提供基础数据。本研究通过对 5 种不同密度杉木人工林土壤微生物碳代谢多样性的研究, 探索杉木人工林土壤微生物对林分密度及土壤养分的响应, 为杉木人工林可持续发展提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 区域概况

研究区位于江西省新余市分宜县(27°30'~27°45'N, 114°30'~114°45'E), 该地区属于低山丘陵地貌。属亚热带季风气候, 全年平均气温 17.2 °C, 年均降水量 1 600.0 mm, 年均无霜期 270.0 d。雨量充沛, 阳光充足, 气候温和, 无霜期长。母岩以千枚岩为主, 土壤为黄、红壤, 地带性植被为常绿阔叶林。本研究选择地形地貌、海拔、母岩、土壤类型等相同的 1980 年造杉木人工林实验样地(表 1)进行, 研究地造林密度不同且造林后没有任何人为干扰, 杉木人工林林分结构简单, 乔木以杉木为主。林下灌木层物种主要以杜茎山 *Maesa japonica*、草珊瑚 *Sarcandra glabra*、菝葜 *Smilax china*、珍珠莲 *Ficus sarmen-tosa*、青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*、大青 *Clerodendrum cyrtophyllum*、细枝柃 *Eurya loquaiana*、毛冬青 *Ilex pubescens*、鸡骨柴 *Elsholtzia fruticosa* 为主, 林下草本层物种主要以双盖蕨 *Diplazium*、边缘鳞盖蕨 *Microlepia marginata*、黑足鳞毛蕨 *Dryopteris fuscipes*、团叶陵齿蕨 *Lindsaea orbiculata*、莎草 *Cyperus rotundus*、淡竹叶 *Lophatherum gracile*、薹草 *Carex* spp.、荇草 *Arthraxon hispidus* 为主。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集及样地介绍 2018 年 10 月, 选择 1980 年造 5 种不同密度(1 667、3 333、5 000、6 667、

表 1 样地概况

Table 1 Basic condition of plots

样地号	种植密度/(株·hm ⁻²)	株行距/(m × m)	郁闭度	存活密度/(株·hm ⁻²)	树高/m	胸径/cm
A	1 667	3.0 × 2.0	0.79 ± 0.01 a	80.66 ± 2.70 a	13.00 ± 0.54 a	20.93 ± 0.80 a
B	3 333	2.0 × 1.5	0.81 ± 0.01 b	77.44 ± 2.40 a	12.30 ± 0.30 b	18.76 ± 0.75 b
C	5 000	2.0 × 1.0	0.82 ± 0.01 c	73.31 ± 1.70 b	11.71 ± 0.26 b	16.63 ± 0.50 c
D	6 667	1.5 × 1.0	0.85 ± 0.01 cd	69.33 ± 1.60 c	10.95 ± 0.28 c	14.79 ± 0.59 d
E	10 000	1.0 × 1.0	0.93 ± 0.01 d	57.80 ± 1.92 d	10.46 ± 0.53 d	14.05 ± 0.85 d

说明：同列数值后不同小写字母表示不同林分密度间林木生长状况差异显著($P < 0.05$)

10 000 株·hm⁻²杉木人工林实验样地，样地海拔高度为 190~210 m，坡向均为南坡，坡度约 15°~20°。每块样地造林面积 1 000 m²(33 m × 33 m)，并在相应样地下方按照同样造林密度设置 2 组重复样地，造林前 3 a 进行抚育，后基本无人工干扰，为长期自然发展形成。在每块 1 000 m²样地中间位置选取 20 m × 20 m 样方，在样方内采用 S 形取样法采集 5 点 0~20 cm 土壤样品混合，去除凋落物并分为 2 份，一份装入土袋带回实验室风干过筛，做土壤理化性质，另一份装入无菌密封袋并放入恒温箱，及时运回实验室放入 4 ℃冰箱，24 h 内进行样品处理及 Biolog 分析。每块样地用钢制环刀(直径 5 cm，容积 100 cm³)取 3 个原状土，带回实验室做土壤物理性质分析。

1.2.2 土壤理化性质的测定 土壤容重采用环刀法^[17]；土壤 pH 值采用电位法，用水浸提测定(水土质量比 2.5:1.0)；土壤有机质采用重铬酸钾氧化外加热法；全氮用硫酸铜、硫酸钾、硫酸消煮，凯氏定氮法测量；全磷、全钾采用硝酸、盐酸、氢氟酸微波消解，流动分析仪法(Spectro Analytical Instruments, Spectro Arcos ICP, Kleve, 德国)测量；有效磷采用氟化铵和盐酸浸提，流动分析仪测量；速效钾采用乙酸铵浸提，流动分析仪测量；碱解氮采用扩散法^[18]。

1.2.3 Biolog-ECO 技术及微生物多样性计算方法 采用含有 31 种碳源的 Biolog-ECO 分析土壤微生物群落的代谢特征。采用 CLASSEN 等^[19]的方法制备生态板接种液。首先称取相当于 30 g 烘干土的鲜土加入到盛有 270 mL 质量分数为 0.85%的氯化钠溶液的三角瓶中 180 转·min⁻¹ 震荡 30 min，取 3 mL 上清液加入到 27 mL 氯化钠溶液，混匀后再取 3 mL 上清液加入到 27 mL 氯化钠溶液，土壤溶液最终稀释至 10⁻³。向 ECO 板的各孔中加入 150 μL 的稀释液。将接种好的微孔板放在 28 ℃的恒温培养箱中。分别于 24、48、72、96、120、144、168、192 h 在 MicroLogTM Version 4.20.05 微孔板读数仪(Biolog Inc, 美国)上进行测定，读取波长分别为 590 nm(颜色+浊度)和 750 nm(浊度)的数值。采用所有测定数据计算平均颜色变化率(AWCD)，采用 96 h 测定数据计算土壤微生物群落的功能多样性，用丰富度指数(R)、Shannon-Wiener 指数(H')、Pielou 指数(J)、Simpson 指数(D)、McIntosh 指数(U)表示^[20-23]。运用 R i386 3.3.1 软件，对样地林分状况、土壤理化性质、AWCD 值和微生物碳代谢多样性指数进行单因素方差分析，并利用邓肯氏检验将相同指标在不同密度下的差异性用小写字母进行标注($P < 0.05$)；对 96 h 各土样 AWCD 值进行主成分分析，确定微生物主要利用的碳源类型；对土壤理化性质与微生物碳代谢多样性指数进行相关性分析。运用 Excel 处理相关数据，GraphPad PRISM®软件绘图。

2 结果与分析

2.1 样地概况及土壤性质差异

通过资料查询及对样方内林木状况调查，得知随着种植密度的增加，林地郁闭度逐渐增加，杉木存活率、树高、胸径逐渐减小，且这些变化在多数林分密度间差异显著($P < 0.05$)。这是由杉木的种间竞争决定的，种植密度越大，对水肥气热等条件需求越高，越影响单株生长状况。

不同密度杉木人工林土壤的理化性质各不相同(表 2)。土壤有机质、全氮、全磷在林分密度适中时质量分数较高，而 pH、全钾、有效磷、速效钾则是在林分密度较低或较高时质量分数较高，碱解氮则无明显规律。表明不同的养分指标对林分密度具有不同方向的响应。单因素方差分析显示：不同密度的土壤理化性质差异显著($P < 0.05$)，尤其是全磷、碱解氮、有效磷，在各林分密度间均差异显著($P < 0.05$)。

2.2 不同密度杉木人工林土壤微生物利用总碳源动力学特征

Biolog 生态板板孔平均颜色变化率(AWCD)反映了土壤微生物利用单一碳源的能力，是土壤微生物

表 2 土壤理化性质

Table 2 Physical and chemical properties of soil

样地号	pH	容重/ (g·cm ⁻³)	有机质/ (g·kg ⁻¹)	全氮/ (g·kg ⁻¹)	全磷/ (g·kg ⁻¹)	全钾/ (g·kg ⁻¹)	碱解氮/ (mg·kg ⁻¹)	有效磷/ (mg·kg ⁻¹)	速效钾/ (mg·kg ⁻¹)
A	4.41	1.37 ± 0.15 b	28.82 ± 0.91 b	1.86 ± 0.05 b	0.13 ± 0.01 e	24.81 ± 0.53 a	49.12 ± 0.24 c	1.38 ± 0.01 a	62.67 ± 0.51 a
B	4.25	1.29 ± 0.10 c	29.26 ± 0.05 a	1.90 ± 0.11 a	0.28 ± 0.00 c	22.30 ± 0.51 bc	63.20 ± 0.52 b	1.35 ± 0.01 b	58.75 ± 0.52 b
C	4.26	1.43 ± 0.00 a	21.98 ± 0.01 c	1.68 ± 0.04 c	0.20 ± 0.00 d	21.61 ± 0.50 c	38.96 ± 0.56 d	1.26 ± 0.01 d	49.91 ± 0.55 c
D	4.31	1.41 ± 0.10 a	28.54 ± 0.50 ab	1.86 ± 0.11 ab	0.34 ± 0.00 b	24.14 ± 0.54 a	66.62 ± 0.50 a	1.23 ± 0.01 e	40.35 ± 0.51 d
E	4.44	1.36 ± 0.03 b	21.96 ± 0.27 c	1.45 ± 0.01 d	0.42 ± 0.00 a	22.88 ± 0.55 b	19.08 ± 0.56 e	1.29 ± 0.01 c	59.22 ± 0.53 b

说明：同列不同数值后小写字母表示不同林分密度间土壤性质差异显著 ($P < 0.05$)

活性及群落功能多样性的重要指标^[24]，计算不同植被类型土壤 AWCD 值的 3 次重复平均值，绘制 AWCD 值随时间动态变化曲线(图 1)。结果显示：随着时间的增加，AWCD 值不断增加，表明土壤微生物对 31 种碳源的综合利用随时间逐渐增加。从图 1 可以看出：AWCD 值变化曲线在 144 h 时有明显的变化，培养 24~144 h 时间内，AWCD 值上升较快，表明微生物对碳源的利用速率较快。144 h 后，AWCD 值上升速率明显降低且趋于平缓，微生物对碳源的利用逐渐达到平衡甚至减弱。培养 24~144 h 时间内，5 个样地杉木人工林土壤微生物对 31 种碳源的综合利用程度从大到小依次为样地 D、样地 C、样地 B、样地 A、样地 E。从土壤微生物对碳源的综合利用情况可以看出：林分密度适中时，微生物利用碳源的能力较强，且利用程度显著 ($P < 0.05$) 大于高密度和低密度林分。

2.3 不同密度杉木人工林土壤微生物群落对各类碳源的利用

ECO 板上的 31 种碳源可以根据其化学基团的性质，分为 6 大类，即碳水化合物类、羧酸类、氨基酸类、多聚物类、酚类和胺类。选取培养时间为 96 h 的数据分析不同群落土壤微生物对这 6 类碳源的利用情况。结果如图 2：各密度不同类碳源间差异多达到显著水平 ($P < 0.05$)；在样地 B、样地 C、样地 D 的 3 种密度下，微生物对糖类利用最多，羧酸类其次；在样地 A 和样地 E 这 2 种密度下，微生物对羧酸类利用最多，糖类其次；除糖类和羧酸类外，在杉木人工林中其他碳源被微生物群落利用程度从大到小依次为氨基酸类、多聚物类、酚类(胺类)；5 种不同密度杉木人工林下土壤微生物对 6 类不同碳源的综合利用程度从大到小依次为样地 D、样地 C、样地 B、样地 A 和样地 E，与图 1 各孔平均颜色变化率相同；5 种不同密度下微生物对不同碳源的利用程度从大到小依次为碳水化合物类、羧酸类、氨基酸类、多聚物类、酚类、胺类。

2.4 不同密度杉木人工林土壤微生物多样性指数

微生物多样性指数可用来表征微生物对 31 种碳源综合利用程度。根据 96 h 的 AWCD 值计算得到不同密度杉木人工林土壤微生物群落的丰富度指数、Shannon-Wiener 指数、McIntosh 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数(表 3)。丰富度指数代表微生物群落对碳源利用数目的多少，样地 C 的丰富度指数最高，对碳源利用的数目最多，其次为样地 B，样地 E 对碳源利用的数目最少。Shannon-Wiener 指数反映微生物群落物种变化度和差异度，样地 D 的微生物群落变化度和差异度最大，密度在样地 D 以下的杉木人工林微生物群落变化度随密度减小而减小，样地 E 的微生物群落变化度和差异度最小。McIntosh 指数反映对碳源利用种类

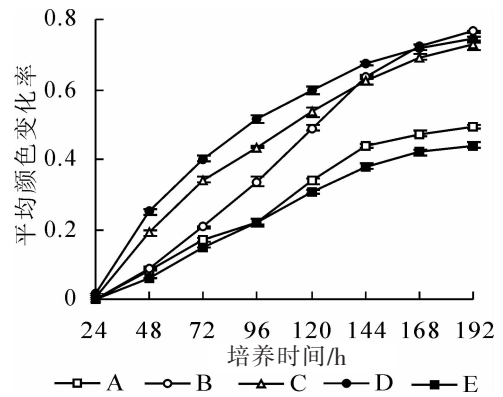


图 1 不同密度杉木人工林土壤微生物群落 AWCD 值随时间变化

Figure 1 Changes of AWCD of soil microbial communities in *C. lanceolata* plantations with different densities over time

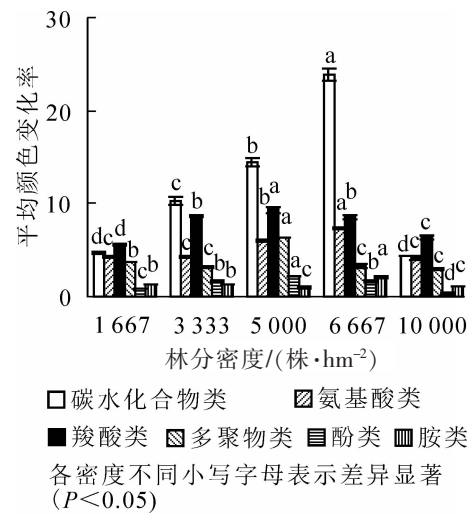


图 2 不同密度杉木人工林土壤微生物对不同碳源的利用

Figure 2 Carbon sources utilization in *C. lanceolata* plantation with different densities

数的不同,并能区分不同利用程度,其规律与 Shannon-Wiener 指数基本一致。Simpson 指数反映土壤微生物种最常见物种,数据表明密度为样地 A 和样地 E 中的微生物物种最常见。Pielou 指数反映了全部微生物种群个体数目的分配状况,数据表明其规律与 Shannon-Wiener 指数、McIntosh 指数基本一致。综合微生物多样性指数,在培养时间为 96 h 时,微生物对 31 种碳源综合利用程度从大到小依次为样地 D、样地 C、样地 B、样地 A、样地 E,即林分密度在 1 667~6 667 株·hm⁻² 以内时,微生物对 31 种碳源综合利用随林分密度的增大而增大,在 6 667~10 000 株·hm⁻² 以内时,可能随林分密度的增大而减小,至 10 000 株·hm⁻² 时,微生物对 31 种碳源的利用已小于林分密度为 1 667 株·hm⁻²。

表 3 不同密度杉木人工林土壤微生物群落多样性指数

Table 3 Diversity indices for soil microbial communities of different *C. lanceolata* plantations

群落编号	丰富度指数	Shannon-Wiener 指数	McIntosh 指数	Simpson 指数	Pielou 指数
A	20.26 ± 1.83 c	1.48 ± 0.02 c	3.13 ± 0.03 c	0.96 ± 0.01 a	0.43 ± 0.00 d
B	24.16 ± 2.29 a	2.11 ± 0.03 b	4.47 ± 0.03 b	0.93 ± 0.01 ab	0.61 ± 0.01 c
C	25.18 ± 2.84 a	2.54 ± 0.02 a	6.00 ± 0.05 ab	0.89 ± 0.01 b	0.74 ± 0.01 b
D	22.60 ± 2.63 b	2.92 ± 0.02 a	6.55 ± 0.04 a	0.86 ± 0.01 c	0.85 ± 0.02 a
E	18.49 ± 1.26 c	1.43 ± 0.01 c	3.09 ± 0.02 c	0.96 ± 0.02 a	0.42 ± 0.01 d

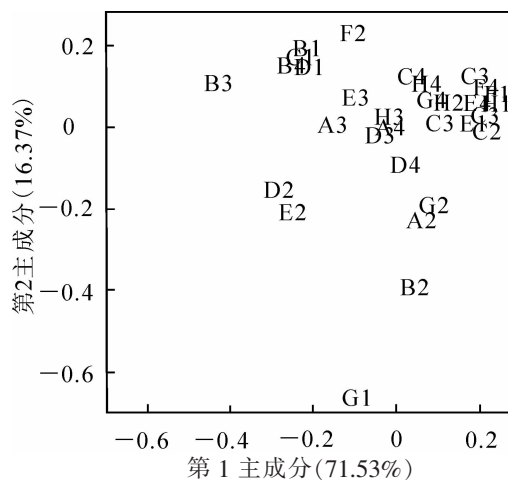
说明: 同列不同字母表示同一指数在不同林分密度间差异显著($P < 0.05$)

2.5 土壤微生物利用碳源的主成分分析

对不同密度杉木人工林生态板培养 96 h 的 AWCD 值表征的微生物利用单一碳源特性进行主成分分析。根据主成分提取原则^[25],提取与土壤微生物碳源利用功能多样性相关的 2 个主成分累计贡献率达到 87.90%。其中第 1 主成分的方差贡献率为 71.53%,第 2 主成分的方差贡献率为 16.37%,因其他主成分的方差贡献率较小,故只分析第 1 主成分和第 2 主成分(图 3)。由各孔 AWCD 值贡献率得分,第 1 主成分得分为正的共有 17 种,得分最高的为 α -D-乳糖(α -D-lactose),其中碳水化合物类 6 种,氨基酸类 4 种,羧酸类 2 种,多聚物 2 种,胺类 2 种,酚类 1 种。第 2 主成分得分为正的共有 21 种,其中碳水化合物类 3 种,氨基酸类 4 种,羧酸类 7 种,多聚物 4 种,胺类 2 种,酚类 1 种。由此说明:对杉木人工林土壤微生物利用的碳源贡献率种类最多的是碳水化合物类,其次是氨基酸类。

2.6 不同密度杉木人工林土壤理化性质与微生物多样性相关性分析

不同密度下杉木人工林理化性质与微生物多样性相关性(表 4)显示:土壤容重、有机质、全磷和全钾质量分数与表示微生物多样性的各指数均无相关性;土壤全氮仅与微生物丰富度指数显著正相关($P < 0.05$);土壤碱解氮质量分数与表示微生物多样性的所有指数都有显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)相关性;土壤有效磷和速效钾质量分数与 Shannon-Wiener 指数、McIntosh 指数、Simpson 指数、Pielou 指数显著($P < 0.05$)或极显著相关($P < 0.01$),但其相关性与碱解氮相关性相反。综上所述,在本研究的



G1. D-纤维二糖; H1. α -D-乳糖; A2. β -甲基-D-葡萄糖苷; B2. D-木糖; C2. 1-赤藓糖醇; D2. D-甘露醇; E2. N-乙酰-D-葡萄糖胺; G2. L-磷酸葡萄糖; H2. D,L- α -磷酸甘油; A3. D-半乳糖酸- γ -内酯; A4. L-精氨酸; B4. L-天门冬酰胺; C4. L-苯丙氨酸; D4. L-丝氨酸; E4. L-苏氨酸; F4. 甘氨酸-L-谷氨酸; F2. 葡萄糖酰胺; B3. D-半乳糖醛酸; B1. 丙酮酸甲酯; E3. γ -羟丁酸; F3. 衣康酸; G3. α -丁酮酸; H3. D-苹果酸; C3. 2-羟基苯甲酸; D3. 4-羟基苯甲酸; C1. 吐温 40; D1. 吐温 80; E1. α -环式糊精; F1. 肝糖; G4. 苯乙胺; H4. 腐胺

图 3 杉木人工林土壤微生物对 31 种碳源主成分分析

Figure 3 Principal component analysis for carbon utilization of soil microbial communities

杉木林中，土壤碳与微生物多样性相关性弱，而土壤氮磷钾与微生物多样性存在相关性，特别是速效养分与微生物多样性相关性显著($P < 0.01$)。

表 4 理化性质与微生物多样性相关性

Table 4 Correlation between physicochemical properties and microbial diversity

项目	丰富度指数	Shannon-Wiener 指数	McIntosh 指数	Simpson 指数	Pielou 指数
容重	-0.158	0.284	0.353	-0.337	0.273
有机质	0.458	0.327	0.261	-0.258	0.322
全氮	0.666*	0.468	0.419	-0.390	0.468
全磷	-0.261	0.143	0.142	-0.172	0.148
全钾	-0.406	-0.069	-0.077	-0.004	-0.079
碱解氮	0.742**	0.694**	0.642*	-0.612*	0.690**
有效磷	-0.112	-0.640*	-0.670*	0.581*	-0.620*
速效钾	-0.417	-0.926**	-0.938**	0.925**	-0.921**

说明：* 表示在 0.05 水平(双侧)上显著相关，** 表示在 0.01 水平(双侧)上显著相关

3 讨论

3.1 土壤微生物碳代谢对林分密度的响应

土壤微生物碳代谢水平一定程度上反映森林整体生长情况。微生物代谢活性越高，能力越强，反映地上植物生长状况越好。土壤微生物对于土壤养分的分解和转化意义重大，一方面对土壤有机物质起分解作用，使有机物质转化成有效养分，另一方面，对土壤中的无机营养元素起固持和保蓄作用。微生物量越大，土壤保肥作用越强，并使土壤养分趋于积累^[26-27]。土壤理化性质及生物学特性直接受到林内水、热、光及林木根系对土壤养分的吸收利用的影响，而这些因素和林分密度密切相关，因此，寻找合适的林分密度，对森林生态的可持续发展十分重要。对不同密度杉木人工林土壤微生物碳代谢进行比较的过程中发现，38 年生杉木林现存密度为 3 333、5 000 和 6 667 株·hm⁻² 时，微生物碳代谢能力较强，土壤水热条件好，适合杉木林土壤微生物发挥作用。杉木林密度为 1 667 株·hm⁻² 时，林地郁闭度低，透光性较高，影响林下土壤水分的保存，从而使微生物的代谢功能降低。种植密度为 10 000 株·hm⁻² 时，由于郁闭度的增高，林地的透光量的减少，会导致林下植被多样性及林下温度降低，从而降低了林下调落物种类和数量及微生物的代谢速率，同样导致微生物的代谢作用降低。对比各密度林下土壤养分含量，得知杉木密度为 5 000 和 6 667 株·hm⁻² 时，对土壤养分的消耗增大，表现为土壤养分含量的降低及微生物碳代谢的后劲不足，不利于杉木人工林的可持续发展。因此，本研究中该地区 38 年生杉木人工林在种植密度为 3 333 株·hm⁻² 时最好，此时林地杉木的存活数量约为 2 600 株·hm⁻²，这一结果可以为杉木公益林的长期可持续发展提供建议。

3.2 杉木人工林土壤微生物主要利用碳源类型

由不同密度杉木人工林土壤微生物群落对各类碳源的利用得出：不同密度杉木人工林土壤微生物对不同种类碳源的利用程度不同。在林分密度适中时，土壤微生物对糖类的利用最高，而林分密度过大或过小时，土壤微生物对羧酸类的利用大于糖类。杉木人工林对 6 种碳源的利用量从大到小依次为糖类、羧酸类、氨基酸类、多聚物类、酚类(胺类)，而主成分分析则显示糖类对第 1 主成分贡献最大，其次为氨基酸类。结果表明：糖类、氨基酸类、羧酸类为杉木林下微生物主要利用的碳源，且杉木人工林土壤微生物利用最大的碳源为 α -D-乳糖，表明 α -D-乳糖在杉木人工林物质组成和能量转换中不可或缺。这一结果可为不同密度杉木林施肥方法提供思路，在种植不同密度杉木林时，应根据其需要的营养物质施用合适的肥料，以保障林木快速生长。

3.3 土壤理化性质与微生物多样性的关系

土壤微生物量库的微小变化都会影响到养分的循环和有效性，而土壤理化性质与土壤微生物多存在密切的正相关关系^[28]，但不同生态系统土壤理化性质与微生物多样性的关系缺乏可比性^[29-31]，在这方面的研究应更加广泛和深入。本研究中的土壤理化性质与代表微生物多样性的各指数和 AWCD 值均为种植

密度 3 333 株·hm⁻² 的最大, 6 666 株·hm⁻² 次之, 5 000 株·hm⁻² 最小, 表明杉木人工林土壤理化性质与微生物存在正相关关系, 但由于本研究所选择的样地为近自然状态不同密度杉木林, 受密度等影响, 样地环境因子比较复杂, 因此土壤某些理化性质与微生物多样性的相关性并不明显。由不同密度杉木人工林土壤理化性质与微生物多样性指数的相关性看出, 速效养分质量分数, 特别是碱解氮, 与微生物多样性相关性显著 ($P < 0.05$), 是影响微生物发挥作用的重要因素^[32-33]。有研究表明: 碱解氮是影响土壤微生物量碳积累的最重要养分因子, 全氮和碱解氮是影响微生物量氮、微生物呼吸强度和微生物熵的重要养分因子^[34-35]。靳正忠等^[36]也认为: 全氮和碱解氮是影响微生物量的主导因子。这些结论与本研究结果一致。

4 结论

不同密度杉木人工林土壤微生物存在差异, 林分密度在 2 600~4 600 株·hm⁻² 时, 反映土壤微生物代谢功能多样性的平均颜色变化率(AWCD)差异并不显著。该密度范围下土壤微生物碳代谢活性最高, 最适合有机质的分解及养分的转化与积累。不同密度杉木人工林土壤微生物对 6 种碳源的利用量不同, 密度在 2 600~4 600 株·hm⁻² 时, 土壤微生物利用的主要碳源为糖类, 其次为羧酸类和氨基酸类, 但密度小于或超出这一范围时, 土壤微生物对羧酸类的利用将大于对糖类的利用。主成分分析结果显示: α -D-乳糖对土壤微生物的利用贡献最大, 是杉木人工林中利用最多的物质。相关性分析结果显示: 全氮和碱解氮与微生物多样性相关性显著 ($P < 0.05$), 且速效养分与微生物多样性的相关性比全量更加显著 ($P < 0.05$)。综合考虑微生物碳代谢多样性与土壤理化性质, 认为符合杉木人工林可持续发展战略的理想林分密度为 2 600 株·hm⁻²。

5 参考文献

- [1] 李裕元, 郑纪勇, 邵明安. 子午岭天然林与人工林群落特征比较研究[J]. 西北植物学报, 2005, **25**(12): 2447 - 2456.
LI Yuyuan, ZHENG Jiyong, SHAO Ming'an. Comparison of the attributes of natural forests and plantation in Ziwuling mountain [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2005, **25**(12): 2447 - 2456.
- [2] 马祥庆, 刘爱琴, 黄宝龙. 杉木人工林自毒作用研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2000, **24**(1): 12 - 16.
MA Xiangqing, LIU Aiqin, HUANG Baolong. A study on self-poisoning effects of Chinese fir plantation [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2000, **24**(1): 12 - 16.
- [3] 陈龙池, 汪思龙, 陈楚莹. 杉木人工林衰退机理探讨[J]. 应用生态学报, 2004, **15**(10): 1953 - 1957.
CHEN Longchi, WANG Silong, CHEN Chuying. Degradation mechanism of Chinese fir plantation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, **15**(10): 1953 - 1957.
- [4] 陈楚莹, 张家武, 周崇莲, 等. 改善杉木人工林的林地质量和提高生产力的研究[J]. 应用生态学报, 1990, **1**(2): 97 - 106.
CHEN Chunying, ZHANG Jiawu, ZHOU Chonglian, et al. Researchs on improving the quality of forest land and productivity of artificial *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1990, **1**(2): 97 - 106.
- [5] 盛炜彤, 杨承栋, 范少辉. 杉木人工林的土壤性质变化[J]. 林业科学研究, 2003, **16**(4): 377 - 385.
SHENG Weitong, YANG Chengdong, FAN Shaohui. Variation of soil properties of Chinese fir plantation [J]. *For Res*, 2003, **16**(4): 377 - 385.
- [6] 孙冬婧, 温远光, 罗应华, 等. 近自然化改造对杉木人工林物种多样性的影响[J]. 林业科学研究, 2015, **28**(2): 202 - 208.
SUN Dongjing, WEN Yuanguang, LUO Yinghua, et al. Effect of close-to-nature management on species diversity in a *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. *For Res*, 2015, **28**(2): 202 - 208.
- [7] 巢林, 洪滔, 李键, 等. 中亚热带不同林龄杉木人工林径级结构与林下物种多样性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2015, **24**(2): 88 - 96.
CHAO Lin, HONG Tao, LI Jian, et al. Analyses on diameter class structure and species diversity of understory of artificial forest of *Cunninghamia lanceolata* with different forest ages in mid-subtropical region [J]. *J Plant Resour Environ*, 2015, **24**(2): 88 - 96.

- [8] 马瑞丰, 刘金福, 张广帅, 等. 格氏栲林土壤生态化学计量和微生物群落特征及其关联性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2015, **24**(1): 19 – 27.
MA Ruifeng, LIU Jinfu, ZHANG Guangshuai, *et al.* Soil ecological stoichiometric and microbial community characteristics of *Castanopsis kawakamii* forest and their relevance analysis [J]. *J Plant Resour Environ*, 2015, **24**(1): 19 – 27.
- [9] 盛炜彤. 不同密度杉木人工林林下植被发育与演替的定位研究[J]. 林业科学研究, 2001, **14**(5): 463 – 471.
SHENG Weitong. A long-term study on development and succession of undergrowth vegetations in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations with different density [J]. *For Res*, 2001, **14**(5): 463 – 471.
- [10] 相聪伟, 张建国, 段爱国, 等. 杉木人工林材种结构的立地及密度效应研究[J]. 林业科学研究, 2015, **28**(5): 654 – 659.
XIANG Congwei, ZHANG Jianguo, DUAN Aiguo, *et al.* Effects of site quality and planting density on wood assortment rate in Chinese fir plantation [J]. *For Res*, 2015, **28**(5): 654 – 659.
- [11] 刘玉宝. 29 年生杉木林下植物多样性与密度的关系[J]. 福建林学院学报, 2005, **25**(1): 1 – 4.
LIU Yubao. Relationship between undergrowth species diversity and stand density of 29-year-old Chinese fir plantation [J]. *J Fjiang Coll For*, 2005, **25**(1): 1 – 4.
- [12] 贾亚运, 何宗明, 周丽丽, 等. 造林密度对杉木幼林生长及空间利用的影响[J]. 生态学杂志, 2016, **35**(5): 1177 – 1181.
JIA Yayun, HE Zongming, ZHOU Lili, *et al.* Effects of planting densities on the growth and space utilization of young *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. *Chin J Ecol*, 2016, **35**(5): 1177 – 1181.
- [13] 车少辉, 张建国. 基于自稀疏理论的杉木人工林密度指标研究[J]. 植物研究, 2012, **32**(3): 343 – 347.
CHE Shaohui, ZHANG Jianguo. Comparative study on stand density measures based on self-thinning theory for Chinese fir plantation [J]. *Bull Bot Res*, 2012, **32**(3): 343 – 347.
- [14] 向泽宇, 张莉, 张全发, 等. 青海不同林分类型土壤养分与微生物功能多样性[J]. 林业科学, 2014, **50**(4): 22 – 31.
XIANG Zeyu, ZHANG Li, ZHANG Quanfa, *et al.* Soil nutrients and microbial functional diversity of different stand types in Qinghai Province [J]. *Sci Silv Sin*, 2014, **50**(4): 22 – 31.
- [15] 魏晓骁, 陈爱玲, 王士亚, 等. 杉木连栽林土壤微生物碳源利用比较[J]. 应用与环境生物学报, 2016, **22**(3): 518 – 523.
WEI Xiaoxiao, CHEN Ailing, WANG Shiya, *et al.* A comparative study of soil microbial carbon source utilization in different successive rotation plantations of Chinese fir [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2016, **22**(3): 518 – 523.
- [16] 李民义, 张建军, 郭宝妮, 等. 晋西黄土区不同密度油松人工林林下植物多样性及水文效应[J]. 生态学杂志, 2013, **32**(5): 1083 – 1090.
LI Minyi, ZHANG Jianjun, GUO Baoni, *et al.* Understory plant species diversity and hydrological effect of *Pinus tabulaeformis* plantations with different stand densities in Loess Plateau of Western Shanxi, China [J]. *Chin J Ecol*, 2013, **32**(5): 1083 – 1090.
- [17] 马雪华, 王淑元. 森林生态系统定位研究方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994: 213 – 253.
- [18] 国家林业局. 森林土壤分析方法: LY/T 1210-1275-1999[S]. 北京: 中国标准出版社, 2000.
- [19] CLASSEN A T, BOYLE S I, HASKINS K E, *et al.* Community-level physiological profiles of bacteria and fungi: plate type and incubation temperature influences on contrasting soils [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2010, **44**(3): 319 – 328.
- [20] ROGERS B F, TATE R L. Temporal analysis of the soil microbial community along a toposequence in Pineland soils [J]. *Soil Biol Biochem*, 2001, **33**(10): 1389 – 1401.
- [21] GRIZZLE H W, ZAK J C. A microtiter plate procedure for evaluating fungal functional diversity [J]. *Mycologia*, 1999, **98**(2): 353 – 363.
- [22] PIELOU E C. *Mathematical Ecology* [M]. [s.l.]: John Wiley & Sons Inc, 1977.
- [23] MAGURRAN A E. *Ecological Diversity and Its Measurement* [M]. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- [24] 邵元元, 王志英, 邹莉, 等. 百菌清对落叶松人工防护林土壤微生物群落的影响[J]. 生态学报, 2010, **31**(3): 819 – 829.
SHAO Yuanyuan, WANG Zhiying, ZOU Li, *et al.* Effect of chlorothalonil on soil microbial community of *Larix* artificial shelter-forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **31**(3): 819 – 829.

- [25] 鲁顺保, 郭晓敏, 芮亦超, 等. 澳大利亚亚热带不同森林土壤微生物群落对碳源的利用[J]. 生态学报, 2012, **32**(9): 2820 – 2826.
- LU Shunbao, GUO Xiaomin, RUI Yichao, *et al.* Utilization of carbon sources by the soil microbial communities of different forest types in subtropical Australia [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, **32**(9): 2820 – 2826.
- [26] 黄贤松, 吴承祯, 洪伟, 等. 2种杉木人工林密度与立木生物量的研究[J]. 福建林学院学报, 2011, **31**(2): 102 – 105.
- HUANG Xiansong, WU Chenzhen, HONG Wei, *et al.* The relationship between stand density and biomass of two rotation Chinese fir plantations [J]. *J Fujian Coll For*, 2011, **31**(2): 102 – 105.
- [27] 何友军, 王清奎, 汪思龙, 等. 杉木人工林土壤微生物生物量碳氮特征及其与土壤养分的关系[J]. 应用生态学报, 2006, **17**(12): 2292 – 2296.
- HE Youjun, WANG Qingkui, WANG Silong, *et al.* Characteristics of soil microbial biomass carbon and nitrogen and their relationship with soil nutrients in *Cunninghamia lanceolata* plantations [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, **17**(12): 2292 – 2296.
- [28] 王笛, 马风云, 姚秀粉, 等. 黄河三角洲退化湿地土壤养分、微生物与土壤酶特性及其关系分析[J]. 中国水土保持科学, 2012, **10**(5): 94 – 98.
- WANG Di, MA Fengyun, YAO Xiufen, *et al.* Properties of soil microbes, nutrients and soil enzyme activities and their relationship in a degraded wetland of Yellow Review Delta [J]. *Sci Soil Water Conserv*, 2012, **10**(5): 94 – 98.
- [29] 杨万勤, 王开运. 森林土壤酶的研究进展[J]. 林业科学, 2004, **40**(2): 152 – 159.
- YANG Wanqin, WANG Kaiyun. Advances in forest soil enzymology [J]. *Sci Silv Sin*, 2004, **40**(2): 152 – 159.
- [30] 徐恒, 廖超英, 李晓明, 等. 榆林沙区人工固沙林土壤养分、微生物数量和酶活性研究[J]. 西北林学院学报, 2008, **23**(3): 12 – 15.
- XU Heng, LIAO Chaoying, LI Xiaoming, *et al.* Soil nutrient, microorganism and enzyme activities under different artificial sand-fixing forests in the sandy area of Yulin [J]. *J Northwest For Univ*, 2008, **23**(3): 12 – 15.
- [31] 于洋, 王海燕, 丁国栋, 等. 华北落叶松人工林土壤微生物数量特征及其与土壤性质的关系[J]. 东北林业大学学报, 2011, **39**(3): 76 – 80.
- YU Yang, WANG Haiyan, DING Guodong, *et al.* Quantitative characteristics of soil microbe and its relationship with soil properties in *Larix principis-rupprechtii* plantations [J]. *J Northeast For Univ*, 2011, **39**(3): 76 – 80.
- [32] 张勇强, 李智超, 厚凌宇, 等. 林分密度对杉木人工林下物种多样性和土壤养分的影响[J]. 土壤学报, 2020, **57**(1): 239 – 250.
- ZHANG Yongqiang, LI Zhichao, HOU Lingyu, *et al.* Effects of stand density on understory species diversity and soil nitrogen in Chinese fir plantation [J]. *Acta Pedol Sin*, 2020, **57**(2): 239 – 250.
- [33] 王清奎, 汪思龙. 杉木纯林、混交林土壤微生物特性和土壤养分的比较研究[J]. 林业科学研究, 2008, **19**(2): 131 – 135.
- WANG Qingkui, WANG Silong. Soil microbial properties and nutrient in pure and mixed Chinese fir plantation [J]. *For Res*, 2008, **19**(2): 131 – 135.
- [34] 惠竹梅, 岳泰新, 张振文. 行间生草葡萄园土壤微生物量与土壤养分的通径分析[J]. 草地学报, 2011, **19**(6): 969 – 974.
- HUI Zhumei, YUE Taixin, ZHANG Zhenwen. Path analysis between soil microbial biomass and soil nutrient contents in cover cropping system of vineyard [J]. *Acta Agrectir Sin*, 2011, **19**(6): 969 – 974.
- [35] 王鑫朝, 韩一林, 李美, 等. 放牧对冷蒿根际土壤微生物量碳、氮和土壤呼吸的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2017, **34**(5): 798 – 807.
- WANG Xinchao, HAN Yilin, LI Mei, *et al.* Effects of grazing on microbial biomass C, N and respiration in *Artemisia frigida* rhizosphere soil [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2017, **34**(5): 798 – 807.
- [36] 靳正忠, 雷加强, 徐新文, 等. 塔里木沙漠公路防护林土壤微生物生物量与土壤环境因子的关系[J]. 应用生态学报, 2009, **20**(1): 51 – 57.
- JIN Zhengzhong, LEI Jiaqiang, XU Xinwen, *et al.* Relationships of soil microbial biomass with soil environmental factors in Tarim Desert highway shelter-forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2009, **20**(1): 51 – 57.