



•研究报告•

模拟氮沉降和灌草去除对杉木人工林地 土壤微生物群落结构的影响

雷学明¹ 沈芳芳¹ 雷学臣¹ 刘文飞¹ 段洪浪¹ 樊后保¹ 吴建平^{2*}¹ (南昌工程学院江西省退化生态系统修复与流域生态水文重点实验室, 南昌 330099)² (云南大学生态学与进化生物学实验室, 昆明 650091)

摘要: 土壤微生物是陆地生态系统重要的分解者和地上-地下相互作用的纽带。本文以亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林为对象, 通过模拟林冠层氮沉降和林下灌草去除, 设置4种处理, 包括: 对照(CK)、灌草去除(UR)、氮沉降(N)和氮沉降加灌草去除(N × UR)的野外控制实验, 研究土壤微生物群落结构的响应。本实验分别于2016年4月(春季)和10月(秋季)采集0–10 cm层土壤样品, 运用磷脂脂肪酸法(PLFAs)分析土壤微生物群落结构。结果表明: (1) 10月份土壤微生物总PLFAs量及其他类群土壤微生物PLFAs量显著高于4月份($P < 0.05$), 真菌/细菌比值没有显著差异。土壤微生物PLFAs中细菌占优势, 其次为真菌, 放线菌的占比最小; (2) 相比CK处理, UR处理下土壤微生物总PLFAs量、细菌PLFAs量、革兰氏阴性菌PLFAs量和放线菌PLFAs量有增加趋势, 但未达到显著差异水平($P > 0.05$); (3) 相对CK, UR、N和N × UR处理降低了4月份土壤微生物多样性(H')和均匀度指数(J), 但提高了10月份土壤微生物多样性指数; (4) 冗余分析表明, 土壤硝态氮和总磷含量与土壤微生物群落之间呈现显著相关。本研究表明土壤微生物PLFAs在各处理下都表现出明显的季节动态; 短期内林下灌草去除对土壤微生物PLFAs影响表现出一定的促进作用, 氮沉降对土壤微生物群落影响还不甚明显, 需要长期的监测研究来评估两者及其交互作用对土壤微生物群落及其功能的影响。

关键词: 土壤微生物群落; 多样性; 氮沉降; 灌草去除; 杉木人工林

Assessing influence of simulated canopy nitrogen deposition and understory removal on soil microbial community structure in a *Cunninghamia lanceolata* plantation

Xueming Lei¹, Fangfang Shen¹, Xuechen Lei¹, Wenfei Liu¹, Honglang Duan¹, Houbao Fan¹, Jianping Wu^{2*}¹ Jiangxi Key Laboratory for Restoration of Degraded Ecosystems & Watershed Ecohydrology, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099² Laboratory of Ecology and Evolutionary Biology, Yunnan University, Kunming 650091

Abstract: Soil microorganisms have been recognized as important decomposers that link above- and below-ground processes in terrestrial ecosystems. In this study, we conducted an experiment to assess the influence of canopy nitrogen deposition and understory removal in a *Cunninghamia lanceolata* plantation. The effects of four treatments, i.e. control (CK), understory removal (UR), nitrogen deposition (N) and nitrogen deposition plus understory removal (N × UR) on soil microbial community were investigated using phospholipid fatty acids (PLFAs). Soil samples (0–10 layer) were collected in April (spring) and October (autumn), 2016. Results showed that the total soil microbial PLFAs and the other groups (bacteria, fungi and actinomycete) of soil microbial PLFAs in autumn were significantly higher than those in spring, but fungi/bacteria ratio did not change significantly between two sampling seasons. Bacteria dominated among different PLFAs groups, followed by fungi and actinomycetes. Relative to CK treatment, UR treatment had slightly higher total PLFAs, bacterial PLFAs, gram negative bacterial PLFAs and actinomycetes PLFAs

收稿日期: 2018-02-01; 接受日期: 2018-05-24

基金项目: 国家自然科学基金(31570444)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jianping.wu@ynu.edu.cn

although not significant at 0.05 level. Shannon-Wiener and Pielou indices of UR, N and N \times UR treatments decreased in April whereas Shannon-Wiener index was higher in October. Soil nitrate nitrogen and total phosphorus were significantly correlated with soil microbial community based on redundancy analysis. No significant effect of nitrogen deposition was observed probably due to the short period of study. But understory removal seems to promote the impact of nitrogen deposition. Seasonal variations were detected in this study suggesting that long-term experiments are required to explore the continuing effects of environmental changes on soil microbial communities and their functions.

Key words: soil microbial community; biodiversity; nitrogen deposition; understory removal; *Cunninghamia lanceolata* plantation

土壤微生物是陆地生态系统中生源要素(C, N, P等)迁移转化的引擎,在维系地上-地下相互作用、支撑生态系统过程和功能中发挥着重要的作用(陆雅海, 2015; 朱永官等, 2017)。对森林生态系统而言,土壤微生物与森林中养分循环、凋落物分解、土壤矿化和土壤结构等过程密切相关(刘彩霞等, 2015; 褚海燕等, 2017)。近年来,人类活动导致的大气氮沉降量增加,影响了陆地生态系统与氮相关的地球化学循环过程(Vitousek et al, 1997; Galloway et al, 2008; 吴建平和刘占锋, 2014)。氮沉降增加会导致土壤理化性质改变,直接或间接影响土壤微生物的生长和活性(Wu et al, 2013a; Zeng et al, 2016);同时,由于土壤微生物对微环境较敏感,其群落结构可以反映土壤中微生物的生态特征,在生态系统的环境发生变化时,导致土壤微生物群落结构及其多样性发生改变(Zak et al, 1996; 袁颖红等, 2012; 洪丕征等, 2016)。例如,施氮降低土壤真菌生物量,使得真菌和细菌生物量比率(F/B, fungi to bacteria ratio)降低(Frey et al, 2004),可能进一步降低土壤呼吸速率和土壤酶活性(曾清苹和何丙辉, 2016; 洪丕征等, 2016)。袁颖红等(2012)对杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林进行了7年氮沉降处理后发现,低氮处理能提高土壤微生物Shannon-Wiener多样性指数与均匀度指数,而中、高氮处理却表现了明显的抑制作用。黄幸然等(2016)通过磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acids, PLFAs)法研究了氮沉降对马尾松(*Pinus massoniana*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)、木荷(*Schima superba*)和马占相思(*Acacia mangium*) 4个树种土壤微生物群落结构发现,旱季土壤微生物PLFAs高于雨季,采样时间、氮处理水平和树种显著影响土壤微生物PLFAs,但是对土壤F/B值影响不显著。另外,有学者也认为氮沉降对微生物的影响较小(Nilsson et al, 2007),氮沉降对土壤

微生物的影响还需要进一步研究。

林下灌草是森林生态系统的重要组成部分,在维护森林多样性、生态功能稳定性、涵养水源和维持立地生产力等方面有重要作用(何艺玲和傅懋毅, 2002; Wu et al, 2011; Zhao et al, 2012)。以往研究主要注重于林木乔木层,对林下灌草生物量和养分循环如何影响乔木层及土壤环境的研究较少(Wan et al, 2014; Wu et al, 2014)。另外,林下植物的多样性改变了人工林结构的单一性特点,提高了生态系统稳定性和维护地力能力(贺同鑫等, 2015)。去除林下灌草是一种常用的林业管理措施,它能通过改变林内小气候和土壤环境等来影响土壤养分循环过程,进而对土壤微生物群落结构产生影响(Wu et al, 2011; Zhao et al, 2012)。一般认为,去除林下灌草会提高土壤氮矿化速率和微生物量(Matsushima & Chang, 2007; Houle & Moore, 2008; Wang et al, 2014),而对土壤微生物群落结构的影响研究还较少(Wu et al, 2011; 贺同鑫等, 2015)。森林中林下灌草对土壤微生物的影响及可能机制的研究还需加强。

已有研究表明,施加的氮素一方面会优先被林下灌草吸收固定,在一定程度上会降低乔木层对养分吸收的能力,此时去除灌草后能减少灌草与林木对养分的竞争,可进一步促进乔木层生长;另外,施加氮素后,林下灌草对氮素快速吸收,减少了氮的流失量,降低了土壤侵蚀和养分损失(何艺玲和傅懋毅, 2002; Wan et al, 2014)。关于氮沉降和去除林下灌草复合处理对森林生态系统的研究还不多见,主要集中在对土壤化学性质、生物学性质等的研究(林贵刚等, 2012)。杉木是我国南方主要的用材树种之一,因生长快、经济价值高而被广泛栽培,在维持全球碳平衡方面起着重要的作用。施氮肥和去除林下灌草是在杉木人工林栽培中常用的管理措施,然而它们的交互作用对土壤微生物群落结构

的影响还不清楚。因此,本文以杉木人工林为对象,运用PLFAs法分析氮沉降和去除林下灌草对土壤微生物群落结构及其多样性的影响,以期为全球变化背景下的杉木人工林可持续经营提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验地概况

实验样地位于福建省三明市沙县官庄国有林场(117°43'29" E, 26°30'47" N)。属中亚热带季风气候,气候温和,日照充足,年平均气温19.6℃,年平均降水量1,628 mm,无霜期271天。有明显的雨季、干季之分,雨季为4-9月,占全年降水量的66.8%,干季为10月至翌年3月。实验地位于该林场的罗溪工区,平均海拔100 m左右,土壤为山地红壤。实验林为2008年营造的杉木人工林,面积为4 ha,林下植被以粉单竹(*Bambusa chungii*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)、菝葜(*Smilax china*)、地稔(*Melastoma dodecandrum*)等植物为主。

1.2 样地设计

选择了8块林分和立地条件相似的实验样地(15 m × 15 m),样地间设置3-10 m不等的缓冲带,采用随机区组实验设计,设置2个氮沉降处理。氮沉降量参照Wei等(2012)研究提出的杉木人工林氮饱和标准(25 kg N·ha⁻¹·yr⁻¹),分为不施氮处理(0 kg N·ha⁻¹·yr⁻¹)和施氮处理(25 kg N·ha⁻¹·yr⁻¹),各处理重复4次。同时,在各样地嵌套人工去除林下灌草处理,面积为5 m × 10 m。本实验处理共有4种,分别为对照(CK)、灌草去除(UR)、氮沉降(N)和氮沉降 × 灌草去除(N × UR)。

于2013年12月进行了样地本底调查。杉木林龄为6年、密度为35.55棵/100 m²、平均胸径为7.34 cm、平均树高为5.11 m。表层土壤有机碳、全氮和全磷含量分别为33.37 g/kg、1.91 g/kg和0.28 g/kg, pH值为4.44。自2014年6月开始,使用硝酸铵(NH₄NO₃)作为氮源模拟氮沉降处理,每2个月进行一次氮沉降处理,处理时将269 g NH₄NO₃颗粒溶解在15 L水中以溶液的形式于月中旬在样地内均匀地喷洒模拟氮沉降。用汽油型高压喷雾器将溶液往林冠上层喷施(最高可达19 m),用来区别以往直接将氮素喷施林下灌草层的方式,更接近真实的氮沉降。对照样地喷洒等剂量的水,以减少因外加水对林木生长及其土壤环境造成的影响。

1.3 样品采集

于2016年4月和10月下旬采集非根际土壤样品,分别代表春季和秋季。在每个样方内先移除地表凋落物,用内径为3 cm的不锈钢土钻按照S形采集5钻土,取土深度为0-10 cm,混合为一个单独样品(约500 g),装入自封袋中并编号,共采集32个土壤样品(4个处理 × 4个重复 × 2次采样时间)。采回的土样挑出植物根系和砂石,过2 mm土筛,混合均匀,冷冻干燥后置于-24℃冰箱中冷冻待测。

1.4 土壤指标测定方法

1.4.1 土壤理化性质测定

土壤理化性质测定方法参照鲁如坤(1998)编著的《土壤农业化学分析方法》:土壤含水量(SWC)采用烘干法;pH值采用电位法;有机碳(SOC)含量采用重铬酸钾氧化法;全氮(TN)含量采用半微量凯氏法;全磷(TP)采用硫酸-高氯酸消煮,钼锑抗比色法;硝态氮(NO₃-N)和铵态氮(NH₄⁺-N)含量采用KCl溶液浸提,流动注射分析仪测定;速效磷(AP)含量采用氟化铵-盐酸浸提法测定。

1.4.2 土壤微生物磷脂脂肪酸测定

磷脂脂肪酸(PLFAs)是构成活体细胞膜的重要组成部分,可以用来估算土壤微生物生物量及其群落结构。基于Bligh-Dyer方法(Bligh & Dyer, 1959),将土壤样品中提取出的磷脂脂肪酸,通过气相色谱仪分析。主要包括土壤浸提、脂肪酸分离、提纯和甲醇脂化等过程。上机测定时将提取的磷脂脂肪酸用正己烷溶解,定容到200 μL,以19:0 (0.023 mg/mL)为内标,在气相色谱仪(Agilent 7890A)上采用MIDI微生物鉴定系统(MIDI, Inc., Newark, DE)进行分析,测定各磷脂脂肪酸含量(Wu et al, 2011, 2013a, b)。

磷脂脂肪酸含量计算公式:

$$PLFAs\ (nmol/g) = (R_S \times C_{19:0} \times V) / (R_{19:0} \times m \times FAME)$$
式中, R_S 为目标样品微生物标记的响应值, $R_{19:0}$ 为内标19:0标记的响应值, $C_{19:0}$ 为内标19:0的响应值, V 为溶解样品体积(μL), m 为土壤干重质量(g), FAME为脂肪酸甲酯的摩尔质量(g/mol)。本文选取的磷脂脂肪酸及其分类详见表1。

1.5 数据统计与分析

采用SPSS 19.0进行方差分析(One-Way ANOVA)和最小显著差异法(least-significant difference, LSD)来检验不同处理间土壤理化性质和微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)含量的差异显著性,三因素方差分析

表1 土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)分类
Table 1 Soil microbes as indicated by phospholipid fatty acids (PLFAs)

微生物类型 Microbial group	特征磷脂脂肪酸 Phospholipids fatty acid characteristics	参考文献 References
细菌 Bacteria	i15:0, a15:0, 15:0, i16:0, 16:1 ω9c, 16:1 ω7c, 16:1 ω7t, i17:0, 17:0, a17:0, cy 17:0, 18:1 ω5c, 18:1 ω7c, i19:0, cy 19:0	Frostegård & Bååth, 1996; Zogg et al, 1997; Marhan et al, 2007; Wu et al, 2013a, b
革兰氏阳性菌 Gram-positive bacteria	i14:0, i15:0, a15:0, i16:0, i17:0, a17:0	Zak et al, 1996; Yang et al, 2016
革兰氏阴性菌 Gram-negative bacteria	16:1 ω7c, cy 17:0, 18:1 ω7c, cy 19:0	Zak et al, 1996; Wu et al, 2013a, b
真菌 Fungi	18:1 ω9c, 18:2 ω6c, 18:3 ω6c	Frostegård & Bååth, 1996
放线菌 Actinomycetes	10Me 16:0, 10Me 17:0, 10Me 18:0	Zak et al, 1996

(1) ω、c和t分别表示脂肪端、顺式空间构造和反式空间构造; (2) i、a、cy和Me分别表示反异构、异构、环丙基脂肪酸和甲基分支脂肪酸。
(1) ω, c and t refer to aliphatic end, cis configuration and trans configuration, respectively. (2) i, a, cy and Me refer to iso, anteroiso, cyclopropyl branching fatty acids, respectively.

(Three-Way ANOVA)统计氮沉降、灌草去除以及季节对土壤微生物PLFAs量的影响, 显著性水平设置为 $P < 0.05$ 。根据土壤微生物种类及其PLFAs量计算微生物相对丰度(R)、Shannon-Wiener指数(H')和Pielou均匀度指数(J)来分析微生物多样性(戈峰, 2002)。多元统计分析软件Canoco 4.5进行冗余分析(redundancy analysis, RDA), 利用Excel 2013进行数据预处理和作图。

2 结果

2.1 不同处理下土壤理化性质

不同处理下的土壤理化性质见表2。土壤pH值

介于 $(4.34 \pm 0.01) - (4.70 \pm 0.19)$ 之间; 含水率介于 $(32.26 \pm 2.41) - (40.85 \pm 2.14)\%$ 之间; 有机碳含量介于 $(28.57 \pm 3.95) - (41.16 \pm 3.55)$ g/kg之间; 土壤全氮含量在春季的N处理下表现为最低 (1.70 ± 0.21) g/kg; 土壤TP含量与TN含量有类似的趋势, 具体表现为春季最低, 为 0.17 ± 0.01 g/kg; 土壤有效性养分中仅春季 NO_3^- -N含量表现为 $\text{N} \times \text{UR}$ 最高 (0.21 ± 0.07) g/kg, 相同季节下各处理间 NH_4^+ -N和AP的含量均无显著性差异($P > 0.05$)。

随着季节变化, 不同处理下土壤TP含量表现为秋季 $>$ 春季, 而土壤 NH_4^+ -N含量表现为秋季 $<$ 春季($P < 0.05$), 其他土壤理化性质未表现出明显的

表2 不同处理下土壤理化性质
Table 2 Soil physical-chemical properties under different treatments

	处理 Treat-ment	含水率 SWC (%)	pH	有机碳 SOC (g/kg)	全氮 TN (g/kg)	全磷 TP (g/kg)	硝态氮 NO_3^- -N (mg/kg)	铵态氮 NH_4^+ -N (mg/kg)	速效磷 AP (mg/kg)
春季 Spring	CK	$40.85 \pm 2.14^{\text{Aa}}$	$4.45 \pm 0.11^{\text{Aa}}$	$41.16 \pm 3.55^{\text{Aa}}$	$2.29 \pm 0.19^{\text{Aa}}$	$0.19 \pm 0.01^{\text{Bab}}$	$0.06 \pm 0.01^{\text{Ab}}$	$10.97 \pm 1.21^{\text{Aa}}$	$5.20 \pm 0.60^{\text{Aa}}$
	UR	$40.80 \pm 4.38^{\text{Aa}}$	$4.35 \pm 0.01^{\text{Aa}}$	$36.08 \pm 2.86^{\text{Aa}}$	$2.04 \pm 0.16^{\text{Ab}}$	$0.21 \pm 0.01^{\text{Ba}}$	$0.05 \pm 0.01^{\text{Ab}}$	$10.74 \pm 1.07^{\text{Aa}}$	$4.91 \pm 0.99^{\text{Aa}}$
	N	$32.26 \pm 2.41^{\text{Aa}}$	$4.34 \pm 0.01^{\text{Aa}}$	$30.74 \pm 4.77^{\text{Aa}}$	$1.70 \pm 0.21^{\text{Ab}}$	$0.17 \pm 0.01^{\text{Bb}}$	$0.09 \pm 0.04^{\text{Ab}}$	$12.79 \pm 2.47^{\text{Aa}}$	$3.37 \pm 0.55^{\text{Aa}}$
	$\text{N} \times \text{UR}$	$33.76 \pm 2.16^{\text{Aa}}$	$4.40 \pm 0.01^{\text{Aa}}$	$38.53 \pm 2.82^{\text{Aa}}$	$2.20 \pm 0.13^{\text{Ab}}$	$0.20 \pm 0.01^{\text{Bab}}$	$0.21 \pm 0.07^{\text{Aa}}$	$15.29 \pm 1.65^{\text{Aa}}$	$4.04 \pm 0.52^{\text{Aa}}$
秋季 Autumn	CK	$38.99 \pm 3.26^{\text{Aa}}$	$4.70 \pm 0.19^{\text{Aa}}$	$37.92 \pm 5.78^{\text{Aa}}$	$1.75 \pm 0.62^{\text{Aa}}$	$0.83 \pm 0.09^{\text{Aa}}$	$0.20 \pm 0.05^{\text{Aa}}$	$3.80 \pm 0.35^{\text{Ba}}$	$1.38 \pm 0.72^{\text{Ba}}$
	UR	$34.81 \pm 1.54^{\text{Aa}}$	$4.39 \pm 0.06^{\text{Aa}}$	$37.73 \pm 7.78^{\text{Aa}}$	$2.15 \pm 0.53^{\text{Aa}}$	$0.57 \pm 0.11^{\text{Ab}}$	$0.15 \pm 0.02^{\text{Aa}}$	$4.46 \pm 0.32^{\text{Ba}}$	$3.46 \pm 1.07^{\text{Aa}}$
	N	$32.35 \pm 2.12^{\text{Aa}}$	$4.37 \pm 0.03^{\text{Aa}}$	$28.57 \pm 3.95^{\text{Aa}}$	$2.03 \pm 0.46^{\text{Aa}}$	$0.55 \pm 0.07^{\text{Ab}}$	$0.22 \pm 0.02^{\text{Aa}}$	$4.22 \pm 0.40^{\text{Ba}}$	$0.98 \pm 0.33^{\text{Ba}}$
	$\text{N} \times \text{UR}$	$35.75 \pm 2.73^{\text{Aa}}$	$4.35 \pm 0.05^{\text{Aa}}$	$34.81 \pm 1.76^{\text{Aa}}$	$2.20 \pm 0.30^{\text{Aa}}$	$0.87 \pm 0.10^{\text{Aab}}$	$0.33 \pm 0.09^{\text{Aa}}$	$4.21 \pm 0.36^{\text{Ba}}$	$2.52 \pm 1.01^{\text{Aa}}$

(1) CK: 对照; UR: 灌草去除处理; N: 氮沉降处理; $\text{N} \times \text{UR}$: 氮沉降和灌草去除交互处理; (2) SWC: 土壤含水率; SOC: 土壤有机碳; TN, 全氮; TP: 全磷; AP: 有效磷; (3)表中数值表示为平均值 \pm 标准误($n = 4$); (4)不同字母表示差异达到0.05显著水平, 其中不同大写字母表示不同季节同一处理间的差异, 不同小写字母表示同一季节不同处理间的差异。
(1) CK, Control; UR, Understory removal; N, Nitrogen deposition; $\text{N} \times \text{UR}$, Interactions between nitrogen deposition and understory removal; SWC, Soil water moisture; SOC, Soil organic carbon; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorus; AP, Available phosphorus; (3) The values in the Table are expressed as mean \pm standard error ($n = 4$); (4) Different letters refer to significant difference at 0.05 level, different capital letters indicate significant difference among different seasons under the same treatment, and different lowercase letters indicate significant difference among different treatments in the same season.

变化趋势($P > 0.05$)。

2.2 不同处理对各类群土壤微生物PLFAs量的影响

如表3所示, 春季, 土壤微生物总PLFAs量、细菌PLFAs量、放线菌PLFAs量和革兰氏阴性菌PLFAs量的变化趋势表现为UR > CK > N > N × UR。与对照CK相比, UR处理下总PLFAs量、细菌PLFAs量、放线菌PLFAs量和革兰氏阳性菌PLFAs量分别升高4.83%、6.74%、10.39%和16.26% ($P > 0.05$), 而N和N × UR处理下总PLFAs量、细菌PLFAs量、放线菌PLFAs量和革兰氏阴性菌PLFAs量分别降低5.23%、4.57%、1.63%、3.13%和22.49%、21.79%、26.07%、17.73% ($P > 0.05$)。土壤真菌PLFAs量和革兰氏阴性菌PLFAs量的变化趋势表现为CK > UR > N > N × UR。与对照CK相比, UR、N和N × UR处理下真菌PLFAs量分别降低3.38%、3.41%和31.35% ($P > 0.05$), 革兰氏阴性菌PLFAs量分别降低2.92%、7.67%和27.89% ($P > 0.05$)。春季土壤F/B值范围为0.34–0.40, UR和N × UR处理降低了土壤F/B值。

秋季, UR和N处理提高了土壤微生物总PLFAs量、细菌PLFAs量、真菌PLFAs量和放线菌PLFAs量。与对照CK相比, UR处理下微生物总PLFAs量升高25.94% ($P < 0.05$), 而UR、N和N × UR处理下真菌PLFAs量分别升高24.07%、12.85%和16.71% ($P > 0.05$), 放线菌PLFAs量分别升高5.80%、3.16%和6.15% ($P > 0.05$)。革兰氏阳性菌PLFAs量和革兰氏阴性菌PLFAs量也表现出UR处理高于CK处理, 分

别升高11.26%和11.50% ($P > 0.05$)。秋季 F/B值介于0.34–0.38, 其变化幅度相对较小。

随着季节变化, 不同处理下各类群土壤微生物PLFAs量均表现为秋季 > 春季。秋季土壤微生物的总PLFAs量相比春季, CK、UR、N和N × UR处理分别升高了78.68%、111.47%、88.17%和120.62% ($P < 0.05$); 秋季细菌PLFAs量相比春季, CK、UR和N处理分别升高21.69%、25.66%和30.80% ($P > 0.05$), N × UR处理升高64.05% ($P < 0.05$); 秋季真菌PLFAs量相比春季, CK、UR和N处理分别升高6.07%、36.21%和23.93% ($P > 0.05$), N × UR处理升高80.32% ($P < 0.05$); 秋季放线菌PLFAs量相比春季, CK、UR和N处理分别升高15.89%、11.07%和21.53% ($P > 0.05$), N × UR处理升高了66.39% ($P < 0.05$); 秋季CK、UR、N和N × UR处理下土壤革兰氏阳性菌PLFAs量较春季显著提高, 分别为119.20%、109.77%、132.15%和165.00% ($P < 0.05$); 秋季革兰氏阴性菌PLFAs量相比春季, CK、UR和N处理分别升高了5.12%、20.20%和12.27% ($P > 0.05$), N × UR处理升高了53.21% ($P < 0.05$)。

2.3 不同处理对土壤微生物群落结构的影响

用三因素方差分析探讨季节变化、氮沉降、灌草去除及氮沉降和灌草去除间交互作用对土壤微生物PLFAs的影响(表4)。季节显著影响微生物总量、细菌量、革兰氏阳性菌量、真菌量和放线菌量($P < 0.05$); 氮沉降、灌草去除及其两者间交互作用对土

表3 不同处理下土壤各类群微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)量(单位: nmol/g)

Table 3 The amount of soil microbial phospholipid fatty acids (PLFAs) under different treatments (unit: nmol/g)

	处理 Treatment	微生物总量 Total PLFAs	细菌量 Bacterial PLFAs	革兰氏阳性菌 量 G ⁺ PLFAs	革兰氏阴性菌 量 G ⁻ PLFAs	真菌量 Fungal PLFAs	放线菌量 Actinomycetes PLFAs	真菌:细菌 F/B ratio
春季 Spring	CK	75.01 ± 5.44 ^{Ba}	21.02 ± 1.47 ^{Aa}	10.21 ± 0.61 ^{Ba}	8.21 ± 0.61 ^{Aa}	8.07 ± 1.21 ^{Aa}	4.91 ± 0.29 ^{Aa}	0.38 ± 0.04 ^{Aa}
	UR	78.63 ± 4.87 ^{Ba}	22.37 ± 2.15 ^{Aa}	11.87 ± 0.73 ^{Ba}	7.97 ± 0.94 ^{Aa}	7.80 ± 1.80 ^{Aa}	5.42 ± 0.31 ^{Aa}	0.34 ± 0.06 ^{Aa}
	N	71.09 ± 12.45 ^{Ba}	20.06 ± 4.30 ^{Aa}	9.89 ± 2.30 ^{Ba}	7.58 ± 1.52 ^{Aa}	7.80 ± 1.53 ^{Aa}	4.83 ± 1.14 ^{Aa}	0.40 ± 0.01 ^{Aa}
	N × UR	58.14 ± 7.12 ^{Ba}	16.44 ± 2.40 ^{Ba}	8.40 ± 1.41 ^{Ba}	5.92 ± 0.72 ^{Ba}	5.54 ± 0.54 ^{Ba}	3.63 ± 0.68 ^{Ba}	0.35 ± 0.02 ^{Aa}
秋季 Autumn	CK	132.03 ± 10.74 ^{Ab}	25.58 ± 1.59 ^{Aa}	22.38 ± 2.08 ^{Aa}	8.63 ± 0.78 ^{Aa}	8.56 ± 1.16 ^{Aa}	5.69 ± 0.26 ^{Aa}	0.34 ± 0.05 ^{Aa}
	UR	166.28 ± 9.36 ^{Aa}	28.11 ± 2.60 ^{Aa}	24.90 ± 2.23 ^{Aa}	9.58 ± 1.21 ^{Aa}	10.62 ± 0.68 ^{Aa}	6.02 ± 0.39 ^{Aa}	0.38 ± 0.02 ^{Aa}
	N	134.77 ± 14.07 ^{Aab}	26.24 ± 2.39 ^{Aa}	22.96 ± 2.75 ^{Aa}	8.51 ± 0.87 ^{Aa}	9.66 ± 1.04 ^{Aa}	5.87 ± 0.87 ^{Aa}	0.37 ± 0.03 ^{Aa}
	N × UR	128.27 ± 10.60 ^{Ab}	26.97 ± 3.75 ^{Aa}	22.26 ± 1.88 ^{Aa}	9.07 ± 1.40 ^{Aa}	9.99 ± 1.14 ^{Aa}	6.04 ± 0.90 ^{Aa}	0.38 ± 0.04 ^{Aa}

(1) CK: 对照; UR: 灌草去除处理; N: 氮沉降处理; N × UR: 氮沉降和灌草去除交互处理; (2)表中数值表示为平均值 ± 标准误($n = 4$)。不同字母表示差异达到0.05显著水平, 其中不同大写字母表示不同季节同一处理间的差异, 不同小写字母表示同一季节不同处理间的差异。

(1) CK, Control; UR, Understory removal; N, Nitrogen deposition; N × UR, Interactions between nitrogen deposition and understory removal; (2) The values in the Table are expressed as mean ± standard error ($n = 4$). Different letters refer to significant difference at 0.05 level, different capital letters indicate significant difference among different seasons under the same treatment, and different lowercase letters indicate significant difference among different treatments in the same season.

表4 三因素方差分析氮沉降、灌草去除及两者交互作用和季节对土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)的影响
Table 4 The effects of nitrogen deposition, understory removal, the interactions between nitrogen deposition and understory removal and seasons on soil microbial phospholipid fatty acids (PLFAs) analyzed by Three-Way ANOVA

变量 Variables	N		UR		N × UR		季节 Season	
	F	P	F	P	F	P	F	P
微生物总量 Total PLFAs	3.736	0.077	0.383	0.548	3.220	0.098	54.433	< 0.001
细菌量 Bacterial PLFAs	0.864	0.371	0.016	0.902	0.733	0.409	11.335	0.003
革兰氏阳性菌量 G ⁺ PLFAs	1.431	0.255	0.166	0.691	1.691	0.218	88.942	< 0.001
革兰氏阴性菌量 G ⁻ PLFAs	1.365	0.265	0.020	0.891	0.412	0.533	4.105	0.055
真菌量 Fungal PLFAs	0.510	0.489	0.002	0.965	1.628	0.226	8.117	0.009
放线菌量 Actinomycetes PLFAs	0.772	0.397	0.010	0.922	0.968	0.345	5.481	0.029
真菌: 细菌 F/B ratio	0.246	0.629	0.089	0.771	0.199	0.663	0.004	0.953

(1) N: 氮沉降处理; UR: 灌草去除处理; N × UR: 氮沉降和灌草去除交互处理。
(1) N, Nitrogen deposition; UR, Understory removal; N × UR, Interactions between nitrogen deposition and understory removal; Season, Sampling time.

壤各类群微生物PLFAs量无显著影响($P > 0.05$); 土壤F/B值对各处理及季节变化无显著响应($P > 0.05$)。

土壤微生物PLFAs的相对丰度分析结果表明, 细菌占主导(其中革兰氏阳性菌占据优势地位), 其次为真菌, 而放线菌占比最少(图1a, b)。春季, 革兰氏阳性菌相对丰度表现出UR > CK ($P < 0.05$), 而革兰氏阴性菌相对丰度表现出相反趋势, 即CK > UR ($P < 0.05$)。真菌和放线菌相对丰度在春季和秋季的变化范围较小。就季节变化而言, 革兰氏阳性菌相对丰度由(32.72–36.27)% (春季)提高到了(47.28–49.28)% (秋季) ($P < 0.05$), 然而, 其他类群土壤微生物相对丰度却有着不同程度的降低趋势($P < 0.05$)。通过微生物群落多样性指数分析可知(表5),

春季H'和J分别表现为CK > N > UR > N × UR和CK > UR > N > N × UR; 而秋季H'则表现为CK < N < N × UR < UR, J表现为UR < N (CK) < N × UR。

2.4 土壤微生物与土壤环境因子关系

为分析土壤微生物群落结构对土壤环境因子的响应, 本文选取春季和秋季的8种土壤环境因子(包括SWC、pH、SOC、TN、TP、NO₃⁻-N、NH₄⁺-N和AP), 对春季和秋季土壤微生物特征PLFAs与土壤环境因子间进行冗余分析(RDA)。结果表明第一轴Axis1可以解释变量的58.3%, 第二轴Axis2可以解释变量的6.5%, 累积贡献率达到了64.8% (图2 a, b)。由图2a可见, 土壤环境因子中NO₃⁻-N和TP含量对土壤微生物群落结构有显著影响($P < 0.05$)。具体表现出NO₃⁻-N含量与PLFAs i14:0、15:0、i15:0、

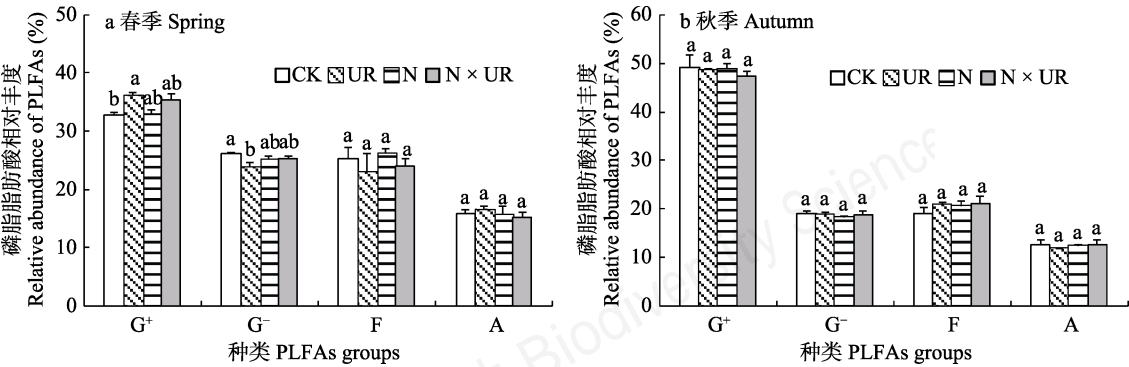


图1 不同处理下土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)相对丰度。(1) CK: 对照; UR: 灌草去除处理; N: 氮沉降处理; N × UR: 氮沉降和灌草去除交互处理;(2) G⁺: 革兰氏阳性菌; G⁻: 革兰氏阴性菌; F: 真菌; A: 放线菌。
Fig. 1 Relative abundance of the soil microbial PLFAs under different treatments. (1) CK, Control; UR, Understory removal; N, Nitrogen deposition; N × UR, Interactions between nitrogen deposition and understory removal; (2) G⁺, Gram-positive bacteria; G⁻, Gram-negative bacteria; F, Fungi; A, Actinomycetes.

表5 不同处理下土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)多样性指数

Table 5 Diversity indices of soil microbial phospholipid fatty acids (PLFAs) under different treatments

处理 Treat- ment	春季 Spring		秋季 Autumn	
	Shannon- Wiener (H')	Pielou (J)	Shannon- Wiener (H')	Pielou index (J)
CK	1.53 ± 0.02^{Aa}	0.46 ± 0.01^{Aa}	1.40 ± 0.01^{Ba}	0.42 ± 0.01^{Aa}
UR	1.46 ± 0.05^{Aab}	0.45 ± 0.01^{Aa}	1.46 ± 0.02^{Aa}	0.41 ± 0.01^{Aa}
N	1.47 ± 0.05^{Aab}	0.44 ± 0.02^{Aa}	1.41 ± 0.02^{Aa}	0.42 ± 0.01^{Aa}
N × UR	1.36 ± 0.02^{Ab}	0.42 ± 0.01^{Ab}	1.43 ± 0.01^{Aa}	0.43 ± 0.01^{Aa}

(1) CK: 对照; UR: 灌草去除处理; N: 氮沉降处理, N × UR: 氮沉降和灌草去除交互处理; (2)表中数值表示平均值 ± 标准误($n=4$)。不同字母表示差异达到0.05显著水平, 其中不同大写字母表示不同季节同一处理间的差异, 不同小写字母表示同一季节不同处理间的差异。

(1) CK, Control; UR, Understory removal; N, Nitrogen deposition; N × UR, Interactions between nitrogen deposition and understory removal; (2) The values in the Table are expressed as mean ± standard error ($n=4$). Different letters refer to significant difference at 0.05 level, different capital letters indicate significant difference among different seasons under the same treatment, and different lowercase letters indicate significant difference among different treatments in the same season.

a15:0、16:1 ω 7c、18:1 ω 9c和18:2 ω 6c呈显著正相关, 与其他特征PLFAs呈显著负相关。TP含量与PLFAs i14:0、i15:0、a15:0、16:1 ω 7c和18:3 ω 6c呈显著正相关, 与其他特征PLFAs呈显著负相关。而其他环境因子与特征PLFAs之间未达到显著相关($P > 0.05$)。

由图2b可见, 春季和秋季的土壤微生物群落分别分布在第二、三象限和第一、四象限, 第一轴 Axis1 主要解释了春季和秋季之间土壤微生物群落结构的变异。随着季节变化, 秋季中PLFAs i14:0、i15:0、a15:0、16:1 ω 7c、18:2 ω 6c和18:3 ω 6c与春季有显著差异($P < 0.05$)。

3 讨论

本研究中, 秋季土壤微生物PLFAs量要显著高于春季($P < 0.05$), 与大部分研究结果类似(Irenem et al, 2009; 罗达等, 2014; 黄幸然等, 2016)。这可能是由于虽然春季土壤温度、湿度及降水量较秋季升高, 更有利于土壤微生物的活动, 然而由于植物快速生长期对养分的需求增加, 土壤中微生物可利用底物低于秋季, 限制了土壤微生物的生长(Frey et al, 2004; Moore-Kucera & Dick, 2008)。秋季杉木凋落物累积量较大, 且开始进入快速分解和淋溶期, 土壤中可利用的养分和底物增加, 有利于土壤微生物的生长和活动, 且秋季中土壤有效N、P养分被大量利用, 使得秋季土壤微生物PLFAs量增加(刘文飞和樊

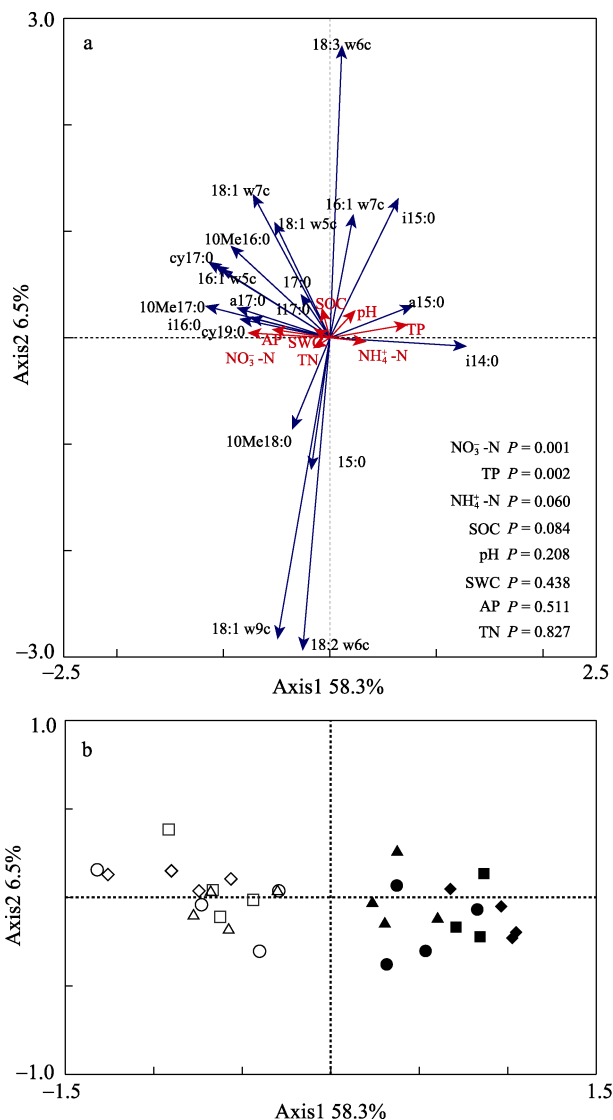


图2 土壤微生物群落结构与土壤环境因子之间的冗余分析。图a为环境因子与微生物PLFAs群落冗余分析; 图b为冗余分析中各处理的排列。其中○ CK对照; □ UR灌草去除处理; ◇ N氮沉降处理; △ N × UR氮沉降和灌草去除交互处理。空心表示春季采样, 实心表示秋季采样。

Fig. 2 Redundancy analysis (RDA) of soil microbial community structure and soil environmental factors. ○ CK, Control, □ UR, Understory removal; ◇ N, Nitrogen deposition; △ N × UR, Interactions between nitrogen deposition and understory removal, where hollow and solid were expressed as sampling in spring and autumn, respectively.

后保, 2011; 罗达等, 2014)。秋季土壤微生物PLFAs量升高主要是由于革兰氏阳性菌含量及其相对丰度显著提高($P < 0.05$) (表3, 图1)。在春季和秋季中土壤细菌PLFAs都占据优势, 放线菌的占比最小, 与已有研究报道类似(Wu et al, 2011; 曾清苹和何丙辉, 2016)。同时图2结果显示, 除土壤湿度外, 土壤

中 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和TP含量也显著影响土壤微生物各类群PLFAs量,进而影响土壤微生物的生长和活性(黄幸然等, 2016)。

多数研究报道,氮沉降对土壤微生物的影响多为负效应(刘蔚秋等, 2010)。本研究中,春季各类土壤微生物PLFAs量在氮沉降处理下相比对照处理均有着不同程度的下降趋势,而秋季除土壤总PLFAs量外的其他类别微生物PLFAs量在氮沉降处理下相比对照处理有着上升趋势。这仍可能是秋季土壤微生物底物增加所导致的结果,如袁颖红等(2013)对连续7年氮沉降后杉木人工林土壤微生物多样性研究表明,随着外加氮源,土壤氮素不断累积以及土壤蔗糖酶的活性提高,改变了土壤C/N值和土壤中营养元素的可利用性,为微生物的生长繁殖提供了良好的养分基础,导致土壤微生物群落结构发生变化。由于本研究氮沉降处理时间较短,氮沉降对土壤微生物的影响还需要长期的监测。

另外,林下灌草去除处理升高了土壤微生物总PLFAs量,这与黄玉梅等(2014)的结论相反。可能有两方面原因: (1)林下灌草去除后显著地升高了土壤表层的温度且增加了养分释放速率(Wang et al, 2014),本实验样地未发表的数据也表明UR处理加快了凋落物对森林生态系统的养分归还速率。在亚热带地区板栗(*Castanea mollissima*)林中开展的林下灌草去除实验结果也表明,灌草去除后土壤 CO_2 和 N_2O 排放相对于对照处理显著增加,也说明土壤微生物活性增加(Zhang et al, 2014); (2)由于研究区杉木林为幼林,对养分需求较大,短时间的林下灌草去除减缓了养分竞争,为微生物的生长繁殖提供了良好环境。例如,在幼年桉树(*Eucalyptus urophylla*)人工林中也报道了由于植物之间的养分竞争,林下灌草去除后有利于目标树种的成活(Sun et al, 2017)。本实验中土壤 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和TP含量与微生物群落呈显著相关,也支持了这一观点。

土壤微生物中F/B值可以用来评估微生物群落结构对环境变化的响应(Michaels & Johannes, 2010)。结果显示,真菌与细菌生物量的比值变化不显著主要是由真菌生物量和细菌生物量变化不显著所导致。黄幸然等(2016)运用PLFAs法研究氮沉降对不同乡土树种土壤微生物群落结构发现,采样时间、氮沉降水平和树种对土壤微生物PLFAs量有着显著影响,但没有显著地改变土壤F/B值,与本研

究得出的结果类似。另外,在一个恢复了27年的亚热带森林中,也报道了有乔木恢复的森林土壤F/B值与只有灌草恢复下土壤中F/B值差异不显著(Fu et al, 2015)。这可能是因为土壤生态系统具有一定的抗干扰性和可恢复性,短期内真菌和细菌对于处理的适应性有着类似的变化趋势。Shannon-Wiener指数(H')和Pielou均匀度指数(J)结果也表明,只有春季氮沉降和林下灌草去除两者交互作用对土壤微生物多样性指数和均匀度指数影响显著。冗余度分析表明季节差异对土壤微生物群落结构影响最大,灌草去除与对照处理之间的土壤微生物群落也有较明显的差异。由于不同季节水热和生物环境的变化,土壤微生物在季节上的动态已有较多的研究(Schadt et al, 2003; Wu et al, 2011)。灌草去除减少了植物生物量,对土壤微生物群落施加了影响(Fu et al, 2015),在亚热带多个森林的研究中表明除灌草生物量外,灌草的多样性也是土壤微生物群落结构的主要驱动者(Yin et al, 2016),说明其内在机制还有待进一步研究。

总之,本研究表明短期内较低的氮沉降对土壤微生物群落结构的影响通常表现为不显著,而林下灌草去除对土壤微生物群落结构影响已经初显。由于土壤微生物群落结构显示出季节的动态,在不同季节土壤微生物对氮沉降和灌草去除的响应也可能不同,因此还需要长期的监测来进一步探讨氮沉降对土壤微生物群落结构及其功能的影响。

参考文献

- Bligh EG, Dyer WJ (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. Canadian Journal of Biochemistry and Physiology, 37, 911–917.
- Chu HY, Wang YF, Shi Y, Lü XT, Zhu YG, Han XG (2017) Current status and development trend of soil microbial biogeography. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 32, 585–592. (in Chinese with English abstract) [褚海燕, 王艳芬, 时玉, 吕晓涛, 朱永官, 韩兴国 (2017) 土壤微生物生物地理学研究现状与发展态势. 中国科学院院刊, 32, 585–592.]
- Frey SD, Knorr M, Parrent JL, Simpson RT (2004) Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. Forest Ecology and Management, 196, 159–171.
- Frostegård A, 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.

- Fu X, Yang F, Wang J, Di Y, Dai X, Zhang X, Wang H (2015) Understory vegetation leads to changes in soil acidity and in microbial communities 27 years after reforestation. *Science of the Total Environment*, 502, 280–286.
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai Z, Frenay JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008) Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889–892.
- Ge F (2002) *Modern Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [戈峰 (2002) 现代生态学. 科学出版社, 北京.]
- 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. (in Chinese with English abstract) [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.]
- He YL, Fu MY (2002) Review of studies on understorey of plantations. *Forest Research*, 15, 727–733. (in Chinese with English abstract) [何艺玲, 傅懋毅 (2002) 人工林林下植被的研究现状. 林业科学研究, 15, 727–733.]
- Hong PZ, Liu SR, Yu HL, Hao J (2016) Effects of simulated nitrogen deposition on soil microbial biomass and community structure in a young plantation of *Castanopsis hystrix*. *Journal of Shandong University (Natural Science)*, 51, 18–28. (in Chinese with English abstract) [洪丕征, 刘世荣, 于浩龙, 郝建 (2016) 模拟氮沉降对红椎人工幼龄林土壤微生物生物量和微生物群落结构的影响. 山东大学学报(理学版), 51, 18–28.]
- Houle D, Moore JD (2008) Soil solution, foliar concentrations and tree growth response to 3-year of ammonium-nitrate addition in two boreal forests of Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 255, 2049–2060.
- Huang XR, Guo PP, Wu WW, Hu BY, Yi ZG (2016) Influence of simulated nitrogen deposition enhancement on soil microbial community of different tree species. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 1420–1426. (in Chinese with English abstract) [黄幸然, 郭萍萍, 吴旺旺, 胡宝叶, 易志刚 (2016) 模拟氮沉降增加对不同树种土壤微生物群落结构的影响. 生态学杂志, 35, 1420–1426.]
- Huang YM, Yang WQ, Zhang J, Lu CT, Liu X, Wang W, Guo W, Zhang DJ (2014) Response of soil microorganism and soil enzyme activity to understory plant removal in the subalpine coniferous plantation of western Sichuan. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 4183–4192. (in Chinese with English abstract) [黄玉梅, 杨万勤, 张健, 卢昌泰, 刘旭, 王伟, 郭伟, 张丹桔 (2014) 川西亚高山针叶林土壤微生物及酶对林下植物去除的响应. 生态学报, 34, 4183–4192.]
- Irenem U, Annc K, Rosemarie M (2009) Flooding effects on soil microbial communities. *Applied Soil Ecology*, 42, 1–8.
- Lin GG, Zhao Q, Zhao L, Li HC, Zeng DH (2012) Effects of understory removal and nitrogen addition on the soil chemical and biological properties of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Keerqin sandy land. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 1188–1194. (in Chinese with English abstract) [林贵刚, 赵琼, 赵蕾, 李慧超, 曾德慧 (2012) 林下植被去除与氮添加对樟子松人工林土壤化学和生物学性质的影响. 应用生态学报, 23, 1188–1194.]
- Liu CX, Jiao RZ, Dong YH, Sun QW, Zhou XW, Li FQ (2015) Effect of nitrogen deposition on soil microbial community structure determined with the PLFA method. *Scientia Silvae Sinicae*, 51(6), 155–162. (in Chinese with English abstract) [刘彩霞, 焦如珍, 董玉红, 孙启武, 周新武, 李峰卿 (2015) 应用PLFA方法分析氮沉降对土壤微生物群落结构的影响. 林业科学, 51(6), 155–162.]
- Liu WF, Fan HB (2011) Impacts of nitrogen deposition on C, N, and P fluxes in the litterfall of Chinese fir plantation. *Scientia Silvae Sinicae*, 47(3), 89–95. (in Chinese with English abstract) [刘文飞, 樊后保 (2011) 杉木人工林凋落物 C, N, P归还量对氮沉降的响应. 林业科学, 47(3), 89–95.]
- Liu WQ, Liu BY, Wang J, Lei CY (2010) Responses of soil microbial communities to moss cover and nitrogen addition. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1691–1698. (in Chinese with English abstract) [刘蔚秋, 刘滨扬, 王江, 雷纯义 (2010) 不同环境条件下土壤微生物对模拟大气氮沉降的响应. 生态学报, 30, 1691–1698.]
- Lu RK (1998) *Soil Agrochemistry Analysis Protocols*. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [鲁如坤 (1998) 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Lu YH (2015) Recent development of soil microbiology and future perspectives. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 30, 257–265. (in Chinese with English abstract) [陆雅海 (2015) 土壤微生物学研究现状与展望. 中国科学院院刊, 30, 257–265.]
- Luo D, Shi ZM, Tang JC, Liu SR, Lu LH (2014) Soil microbial community structure of monoculture and mixed plantation stands of native tree species in south subtropical China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 2543–2550. (in Chinese with English abstract) [罗达, 史作民, 唐敬超, 刘世荣, 卢立华 (2014) 南亚热带乡土树种人工纯林及混交林土壤微生物群落结构. 应用生态学报, 25, 2543–2550.]
- Marhan S, Kandeler E, Scheu S (2007) Phospholipid fatty acid profiles and xylanase activity in particle size fractions of forest soil and casts of *Lumbricus terrestris* L. (Oligochaeta, Lumbricidae). *Applied Soil Ecology*, 35, 421–422.
- Matsushima M, Chang SX (2007) Effects of understory removal, N fertilization, and litter layer removal on soil N cycling in a 13-year-old white spruce plantation infested with Canada bluejoint grass. *Plant and Soil*, 292, 243–258.
- Michaels S, Johannes R (2010) Considering fungal: Bacterial dominance in soils—methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 1385–1395.
- Moore-Kucera J, Dick RP (2008) PLFA profiling of microbial community structure and seasonal shifts in soils of a Douglas fir chronosequence. *Microbial Ecology*, 55, 500–511.
- Nilsson LO, Bååth E, Falkengren-erup U, Wallander H (2007) Growth of ectomycorrhizal mycelia and composition of soil microbial communities in oak forest soils along a nitrogen

- deposition gradient. *Oecologia*, 153, 375–384.
- Schadt C, Martin A, Lipson D, Schmidt S (2003) Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in Tundra soil. *Science*, 301, 1359–1361.
- Sun ZY, Huang YH, Yang L, Schaefer V, Chen YQ (2017) Plantation age, understory vegetation, and species-specific traits of target seedlings alter the competition and facilitation role of *Eucalyptus* in South China. *Restoration Ecology*, 31, 1–10.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737–750.
- Wan SZ, Zhang CL, Chen YQ, Zhao J, Wang XL, Wu JP, Zhou LX, Lin YB, Liu ZF, Fu SL (2014) The understory fern *Dicranopteris dichotoma* facilitates the overstory *Eucalyptus* trees in subtropical plantations. *Ecosphere*, 5(5), 51.
- Wang FM, Zou B, Li HF, Li ZA (2014) The effect of understory removal on microclimate and soil properties in two subtropical lumber plantations. *Journal of Forest Research*, 19, 238–243.
- Wei XH, Blanco JA, Jiang H, Kimmins JPH (2012) Effects of nitrogen deposition on carbon sequestration in Chinese fir forest ecosystems. *Science of the Total Environment*, 416, 351–361.
- Wu JP, Liu WF, Fan HB, Huang GM, Wan SZ, Yuan YH, Ji CF (2013a) Asynchronous responses of soil microbial community and understory plant community to simulated nitrogen deposition in a subtropical forest. *Ecology and Evolution*, 3, 3895–3905.
- Wu JP, Liu ZF (2014) Effects of abiotic factors on forest net ecosystem production. *Plant Science Journal*, 32, 97–104. [吴建平, 刘占锋 (2014) 环境因子对森林净生态系统生产力的影响. *植物科学学报*, 32, 97–104.]
- 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, 6262.
- Wu JP, Liu ZF, Sun YX, Zhou LX, Lin YB, Fu SL (2013b) Introduced *Eucalyptus urophylla* plantations change the composition of the soil microbial community in subtropical China. *Land Degradation and Development*, 24, 400–406.
- Wu JP, Liu ZF, Wang XL, Sun YX, Zhou LX, Lin YB, Fu SL (2011) 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.
- Yang W, Yan YE, Jiang F, Leng X, Chen XL, An SQ (2016) Response of the soil microbial community composition and biomass to a short-term *Spartina alterniflora* invasion in a coastal wetland of eastern China. *Plant and Soil*, 408, 1–14.
- Yin K, Zhang L, Chen D, Tian Y, Zhang F, Wen M, Yuan C (2016) Understory herb layer exerts strong controls on soil microbial communities in subtropical plantations. *Scientific Reports*, 6, 27066.
- Yuan YH, Fan HB, Li HX, Liu WF, Shen FF, Guo HB (2012) Effects of simulated nitrogen deposition on soil microorganism in a Chinese fir plantation. *Scientia Silvae Sinicae*, 48(9), 8–14. (in Chinese with English abstract) [袁颖红, 樊后保, 李辉信, 刘文飞, 沈芳芳, 郭虎波 (2012) 模拟氮沉降对杉木人工林土壤微生物的影响. *林业科学*, 48(9), 8–14.]
- Yuan YH, Fan HB, Liu WF, Huang RZ, Shen FF, Hu F, Li HX (2013) Effects of simulated nitrogen deposition on soil enzyme activities and microbial community functional diversities in a Chinese fir plantation. *Soils*, 45, 120–128. (in Chinese with English abstract) [袁颖红, 樊后保, 刘文飞, 黄荣珍, 沈芳芳, 胡锋, 李辉信 (2013) 模拟氮沉降对杉木人工林(*Cunninghamia lanceolata*)土壤酶活性及微生物群落功能多样性的影响. *土壤*, 45, 120–128.]
- Zak DR, Ringelberg DB, Pregitzer KS, Randlett DL, White DC, Curtis P (1996) Soil microbial communities beneath *Populus grandidentata* crown under elevated atmospheric CO₂. *Ecological Applications*, 6, 257–262.
- Zeng J, Liu XJ, Song L, Lin XG, Zhang HZ, Shen CC, Chu HY (2016) Nitrogen fertilization directly affects soil bacterial diversity and indirectly affects bacterial community composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 92, 41–49.
- Zeng QP, He BH (2016) Effect of nitrogen deposition on soil microbial community structure determined with the PLFA method under the Masson Pine forest from Mt. Jinyun, Chongqing. *Environmental Science*, 37, 3590–3597. (in Chinese with English abstract) [曾清苹, 何丙辉 (2016) 应用PLFA法分析氮沉降对缙云山马尾松林土壤微生物群落结构的影响. *环境科学*, 37, 3590–3597.]
- Zhang JJ, Li YG, Chang SX, Jiang PK, Zhou GM, Liu J, Wu JS, Shen ZM (2014) Understory vegetation management affected greenhouse gas emissions and labile organic carbon pools in an intensively managed Chinese chestnut plantation. *Plant and Soil*, 376, 363–375.
- Zhao J, Wan SZ, Li ZA, Shao YH, Xu GL, Liu ZF, Zhou LX, Fu SL (2012) *Dicranopteris*-dominated understory as major driver of intensive forest ecosystem in humid subtropical and tropical region. *Soil Biology and Biochemistry*, 49, 78–87.
- Zhu YG, Shen RF, He JZ, Wang YF, Han XG, Jia ZJ (2017) China soil microbiome initiative: Progress and perspective. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 32, 554–565. (in Chinese with English abstract) [朱永官, 沈仁芳, 贺纪正, 王艳芬, 韩兴国, 贾仲君 (2017) 中国土壤微生物组: 进展与展望. *中国科学院院刊*, 32, 554–565.]
- Zogg GP, Zak DR, Ringelberg DB, MacDonald NW, Pregitzer KS, White DC (1997) Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Science Society of America*, 61, 475–481.

(责任编辑: 贺纪正 责任编辑: 时意专)