

杜琳, 倪祥银, 卫芯宇, 杨静, 张可欣, 吴福忠. 中亚热带4种不同类型森林凋落叶对土壤非结构性碳水化合物化合物的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (3): 624-631

Du L, Ni XY, Wei XY, Yang J, Zhang KX, Wu FZ. Effects of foliar litter on the dynamics of soil non-structural carbohydrates in four different forests in the middle subtropical region [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2023, 29 (3): 624-631

中亚热带4种不同类型森林凋落叶对土壤非结构性碳水化合物化合物的影响

杜琳¹ 倪祥银^{1,2} 卫芯宇¹ 杨静¹ 张可欣¹ 吴福忠^{1,2}✉

¹福建师范大学湿润亚热带生态-地理过程教育部重点实验室 福州 350007

²福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站 三明 365002

摘要 非结构性碳水化合物(NSC)是土壤易降解有机质的重要组成部分,凋落叶作为土壤有机质的重要来源,可调控土壤NSC动态,且可能受到森林类型的重要影响。选取中亚热带米槠(*Castanopsis carlesii*)天然林、米槠次生林、米槠人工林和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林为研究对象,在一个生长季节分析凋落叶输入后土壤NSC(可溶性糖和淀粉)含量的动态变化。结果表明:4种类型森林中凋落叶与土壤NSC及其组分(可溶性糖和淀粉)的关系表现出明显的时间差异。4种类型森林土壤NSC含量在凋落叶添加初期均表现出显著降低,但之后有明显增加的趋势。相对于米槠天然林中凋落叶添加后土壤NSC含量在8月显著增加,其他3种森林中土壤NSC含量增加的时间明显提前,表现为2种米槠人工林在7月显著增加,杉木人工林中在6月显著增加。添加凋落叶后,米槠天然林土壤NSC含量在8月达到最大值3.50 $\mu\text{g/g}$,米槠人工林和杉木人工林土壤NSC含量分别在7月和8月达到最大值3.78 $\mu\text{g/g}$ 和4.15 $\mu\text{g/g}$ 。与天然林和次生林不同,2种人工林土壤可溶性糖含量对凋落叶输入的响应幅度相对较小,但含量更高的土壤淀粉对凋落叶的响应更为显著。可见人工林相对于天然林凋落叶与土壤NSC关系更加紧密,结果可为深入认识中亚热带森林地上-地下生态联系提供一定的基础数据。(图7 表2 参33)

关键词 非结构性碳水化合物;可溶性糖;淀粉;凋落叶;亚热带森林

Effects of foliar litter on the dynamics of soil non-structural carbohydrates in four different forests in the middle subtropical region

DU Lin¹, NI Xiangyin^{1,2}, WEI Xinyu¹, YANG Jing¹, ZHANG Kexin¹ & WU Fuzhong^{1,2}✉

¹Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-Geographical Processes of Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

²Sanming Forest Ecosystem National Field Observation and Research Station, Sanming 365002, China

Abstract Soil non-structural carbohydrates (NSC) are important for soil-labile organic matter. Foliar litter inputs in different forests may control their dynamic patterns because foliar litter is an essential source of soil organic matter. This study aimed to examine the relationship between foliar litter and soil NSC in different forests in subtropical regions. We selected a *Castanopsis carlesii* natural forest, a *C. carlesii* secondary forest, a *C. carlesii* plantation, and a *Cunninghamia lanceolata* plantation that shared similar soil, landscape, and climatic backgrounds before management. The content dynamics of soil NSC, including soluble sugar and starch, were investigated in treatments with or without foliar litter input during the growing season. The relationship between foliar litter, soil NSC, and its components (soluble sugar and starch) showed clear temporal differences among the four forest types. In the early stages, the input of foliar litter significantly decreased soil NSC content; however, it increased soil NSC content regardless of forest type. A significant increase in soil NSC content was observed after August in the *C. carlesii* natural forest treated with foliar leaf input, while the increase in soil NSC content in the other three forests occurred significantly earlier; a significant increase was observed after July in the *C. carlesii* forest and plantation and after June in the *C. lanceolata* plantation. Moreover, the *C. carlesii* natural forest displayed the highest value of soil NSC (3.50 $\mu\text{g/g}$) in August in the treatment with litter input. In contrast, the *C. carlesii* and *C. lanceolata* plantations showed the highest values (3.78 and 4.15 $\mu\text{g/g}$) in July and August, respectively. Additionally, soil-soluble sugar content showed less sensitive responses to litter input. In contrast, soil starch displayed a higher sensitivity to litter input in the two plantations than in the natural and secondary forests. The results suggest that the relationships between litter and soil NSC in the plantations

收稿日期 Received: 2022-04-17 接受日期 Accepted: 2022-08-02

国家自然科学基金项目(32171641, 31922052)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (32171641, 31922052)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: wufzchina@163.com)

could be more closely related to those in the natural forests, which provides new insights into understanding the above- and underground ecological connections in the regional forests.

Keywords non-structural carbohydrate; soluble sugar; starch; litter; subtropical forest

土壤中非结构性碳水化合物 (non-structural carbohydrates, NSC) 主要由可溶性糖和淀粉组成^[1], 是土壤活性有机质的重要组成成分之一^[2], 其不仅是土壤有机质和土壤微生物变化的重要指标^[3], 还能够与土壤中黏土等物质发生相互作用进而稳定土壤结构^[4], 对于维持土壤肥力和土壤环境的稳定具有不可忽视的作用. 森林凋落叶由地上植物有机体形成后作为养分的基本载体归还至地表^[5], 包括NSC等易分解组分能够在分解初期快速释放^[6], 成为土壤NSC的最初来源之一. 尽管有研究表明凋落叶输入可能直接提高土壤NSC的含量, 也可能促进微生物偏向利用外源有机物, 进而间接提高土壤NSC含量^[7]. 然而, 一些研究结果也发现凋落叶输入可能刺激微生物产生更多的胞外酶, 分解土壤原有机质, 引起“正激发效应”^[8-9], 可导致土壤NSC等易分解碳含量的降低. 这些不一致的结论可能与不同类型森林的凋落叶质量及林下环境密切相关, 但相关过程尚不清楚, 亟待关注. 充分认识不同类型森林凋落叶与土壤NSC的关系有助于深入了解土壤NSC的变化规律, 及以此为载体的森林物质循环过程.

我国亚热带森林被称为“北回归线荒漠带上的绿洲”, 是我国南方集体林区的主体, 在维持生物多样性、保持水土资源、应对气候变化等方面具有重要的作用^[10-11]. 随着山地开发和商品林建设, 该区域长期以来强烈的人为干扰导致天然林大面积消失, 取而代之的是整齐划一、结构简单但经济价值相对较高的人工林^[12]. 森林转换后森林环境和凋落叶质量也随之发生变化^[13]. 在多种因素综合影响下, 不同类型森林凋落叶与土壤中NSC的含量和动态变化的关系可能也不尽相同. 因此, 我们以米楮 (*Castanopsis carlesii*) 天然林、米楮次生林、米楮人工林和杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 人工林4种类型森林为研究对象, 在一个生长季节调查4种类型森林在添加/去除凋落叶后的土壤NSC (包括可溶性糖和淀粉) 含量变化规律, 以期为充分认识森林转换后的森林地上-地下生态联系提供一定的理论基础, 为区域森林经营与管理提供科学参考.

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究样地位于福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站陈大观测点 (26°19'N, 117°36'E), 地处武夷山脉东南

面, 戴云山脉西北面, 以低山丘陵为主. 该区域平均海拔300 m, 属亚热带季风气候, 具有夏季高温多雨, 冬季温和少雨的特点, 年平均气温为19.5 °C, 年降水量1 610 mm, 3-8月为降水集中期^[10]. 土壤以红壤或红黄壤为主, 土壤容重为1.04 g/cm³. 该区域内生长着中亚热带典型的常绿阔叶林, 其中米楮是主要优势种, 但随着人类干扰和木材需求越来越强烈, 大面积的天然林被杉木等人工林所替代. 目前, 尽管福建省森林覆盖率达66.8%, 连续42年稳居全国首位, 但人工林面积约占全省森林覆盖面积的47.5%^[14].

1.2 样地设置

研究区域在1976年经择伐后, 天然更新形成了以米楮为建群种的天然常绿阔叶林. 2011年, 选择同一坡面典型样点采用随机区组设计设置12个20 m × 20 m的样地, 设置4种处理, 其中一部分皆伐并炼山后分别栽植2年生米楮 (2 400株/hm²) 和杉木幼苗 (2 860株/hm²), 形成米楮人工林和杉木人工林, 一部分皆伐后自然恢复形成以米楮为建群种的次生林, 另一部分作为对照保留米楮天然林, 每种处理3个样地重复. 在营林后的两年内, 于每年5月底和11月底进行除草等抚育工作, 不同林型土壤初始背景值见表1.

2021年1月, 在每种林型的3个重复样地中各随机设置1个1 m × 2 m的样方, 各样方的坡向、坡度、林冠密度等大致相同. 收集样地中0-20 cm的表层剖面土壤, 去除土壤中的凋落叶、石块等杂质, 将同一处理中3个重复样地内的土壤混合均匀后放入相应的土柱 (直径为11 cm, 高25 cm的PVC管) 中, 在PVC管侧壁均匀钻取100个小孔 (直径2 mm) 尽可能保持PVC管内外环境的一致性, 底部用尼龙网 (孔径1 mm) 包裹, 保证水气交换但避免大量土壤淋失. 土柱处理完成后放回样方中静置恢复, 用样方土壤填充PVC管周围空隙, 每个样方随机放置PVC管14个, 共计168个.

2021年3月凋落叶春季高峰期, 将每个样方中的土柱分为两个部分 (各7个PVC管), 一部分土柱不添加凋落叶, 另一部分土柱添加凋落叶. 凋落叶添加量依据课题组前期对该区域各森林类型凋落叶年凋落量的调查研究^[15], 计算该区域单位面积上的凋落叶实际凋落量, 以土柱的横截面积确定凋落叶添加量. 米楮3种类型森林单个土柱中添加4.42 g (烘干重) 凋落叶, 其总碳含量为47 7405.07 µg/g, 总氮含量为20

表1 4种不同类型森林土壤初始背景值 (平均值±标准偏差, N = 3)
Table 1 Initial background values of four forest soil types (mean ± SD, N = 3)

森林类型 Forest type	非结构性碳水化合物 Non-structural carbohydrates (w/µg g ⁻¹)	有机碳 Soil organic carbon (w/g kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen (w/g kg ⁻¹)	C/N	pH
米楮天然林 <i>Castanopsis carlesii</i> natural forest	3.04 ± 0.08b	24.70 ± 1.56b	1.68 ± 0.14a	14.75 ± 0.33ab	4.76 ± 0.03a
米楮次生林 <i>C. carlesii</i> secondary forest	3.57 ± 0.07a	26.98 ± 0.18a	1.88 ± 0.13a	14.45 ± 0.88b	4.79 ± 0.02a
米楮人工林 <i>C. carlesii</i> plantation	3.05 ± 0.01b	22.34 ± 0.37c	1.40 ± 0.02b	15.93 ± 0.03a	4.75 ± 0.05a
杉木人工林 <i>Cunninghamia lanceolata</i> plantation	3.08 ± 0.19b	26.78 ± 0.21a	1.70 ± 0.04a	15.77 ± 0.46a	4.74 ± 0.03a

同列不同小写字母表示各林型之间差异显著 (P < 0.05).
Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among forest types (P < 0.05).

313.62 $\mu\text{g/g}$, 总磷含量为730 $\mu\text{g/g}$, 杉木人工林单个土柱中添加4.86 g (烘干重), 其总碳含量为47 5637.44 $\mu\text{g/g}$, 总氮含量为10 913.25 $\mu\text{g/g}$, 总磷含量为370 $\mu\text{g/g}$. 在每个样方上方一定距离处布设尼龙网 (孔径2 mm), 拦截外源凋落叶输入, 确保实验不受自然条件下凋落叶输入的影响. 采用自动土壤温湿度测定探头动态监测土柱中土壤的温湿度, 4种森林类型土壤体积含水量和土壤温度动态见图1.

1.3 样品采集

从2021年4月起, 逐月采集土柱中土壤样品, 每次每个样方随机采集两个土柱 (分别是添加和去除凋落叶), 将其迅速带回实验室, 置于室温风干. 将土壤样品研磨并过100目筛后用于测定土壤淀粉和可溶性糖的含量.

1.4 指标测定

NSC是可溶性糖 (葡萄糖、蔗糖、果糖等) 和淀粉的总和^[1].

可溶性糖的提取: 称取全土样品0.1 g, 加入80%乙醇10 mL, 萃取24 h后用4000 r/min 离心5 min, 将离心后的上清液倾入100 mL容量瓶; 在残留沉淀物中再加入80%乙醇5 mL, 继续离心5 min, 获取上清液; 定容后即可用于可溶性糖浓度测定^[16].

淀粉的提取: 将上述提取后的残余物60 $^{\circ}\text{C}$ 烘干后, 加入蒸馏水10 mL; 混匀后置于沸水浴糊化15 min; 冷却至60 $^{\circ}\text{C}$ 以下, 加入0.5%的淀粉酶溶液1 mL, 置于60 $^{\circ}\text{C}$ 恒温水浴锅保温1 h后, 加热至沸腾, 使酶失活; 然后以7 000 r/min离心5 min, 压滤、定容后即可用于淀粉浓度测定^[16].

可溶性糖和淀粉浓度测定: 取待测溶液1 mL, 转移到玻璃管中, 加入1 mL (溶于80%乙醇的) 28%苯酚溶液, 然后立即将5 mL浓硫酸加入液面, 摇晃玻璃管1 min, 静置15 min, 采用紫外可见分光光度计在490 nm处测吸光值, 再根据蔗糖的标准曲线计算出可溶性糖和淀粉的浓度.

1.5 数据分析

采用重复测量方差分析 (ANOVA) 检验不同月份、凋落叶处理和森林类型对土壤NSC、可溶性糖和淀粉含量的影响. 采用独立样本T检验比较土壤NSC、可溶性糖和淀粉含量在同一时期、同一森林类型、不同凋落叶处理之间的差异显著性. 采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 同一时期、不同森林类型之间添加与去除凋落叶处理后土壤NSC、可溶性糖和淀粉含量变化的差异显著性. 采用Pearson法进行各因子之间的相关性分析.

2 结果与分析

2.1 凋落叶输入对土壤非结构性碳水化合物的影响

尽管凋落叶添加/去除和森林类型对土壤非结构性碳水

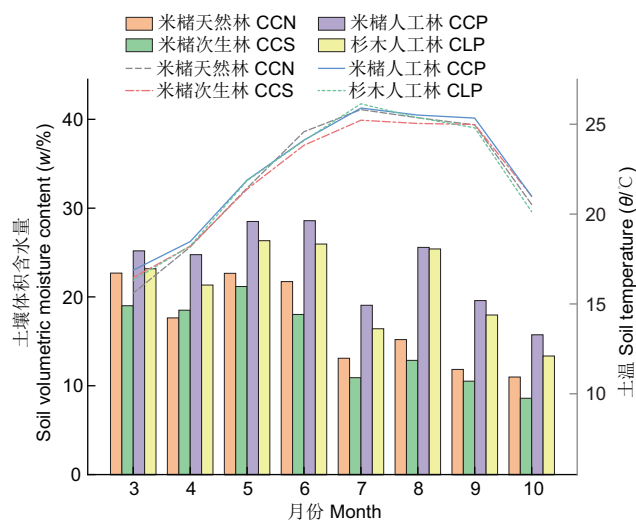


图1 4种类型森林土壤体积含水量和土壤温度动态. CCN: 米槠天然林; CCS: 米槠次生林; CCP: 米槠人工林; CLP: 杉木人工林. 下同.

Fig. 1 Dynamics of soil volumetric moisture content and soil temperature in four forests. CCN: *Castanopsis carlesii* natural forest; CCS: *Castanopsis carlesii* secondary forest; CCP: *Castanopsis carlesii* plantation; CLP: *Cunninghamia lanceolata* plantation. The same as below.

化合物含量并无显著影响 ($P > 0.05$), 但二者交互作用以及与月份之间的综合作用显著影响土壤非结构性碳水化合物含量 ($P < 0.001$, 表2). 米槠天然林中凋落叶添加显著增加了4月-8月土壤非结构性碳水化合物含量, 但降低了8月之后土壤非结构性碳水化合物含量 (图2A). 米槠次生林和人工林中凋落叶对土壤非结构性碳水化合物含量的影响规律基本相似, 均表现为在5月显著降低而7月显著增加 (图2B), 但8-10月米槠人工林凋落叶添加的影响更为明显 (图2C). 相对而言, 杉木人工林中凋落叶添加显著降低了5月土壤非结构性碳水化合物含量, 显著增加了6-8月土壤非结构性碳水化合物含量 (图2D). 与添加凋落叶相比, 4种类型森林土壤中非结构性碳水化合物含量在凋落叶去除后分解初期总体上表现出升高的趋势, 5月之后, 非结构性碳水化合物含量减少, 以杉木人工林含量减少更为显著 (图3A).

2.2 凋落叶输入对土壤可溶性糖的影响

凋落叶添加/去除、森林类型以及不同月份之间均显著影响土壤可溶性糖含量 ($P < 0.01$, 表2). 米槠天然林中凋落叶添加显著降低了5-7月土壤可溶性糖含量, 却显著增加了10月土壤可溶性糖含量 (图4A). 米槠次生林和米槠人工林土壤可溶性糖含量受凋落叶处理后变化动态基本一致, 均表现为5-7月显著降低 (图4C), 米槠次生林8-10月土壤可溶性糖含量受凋落叶添加后降低更为显著 (图4B). 相比之下, 杉木人工林

表2 不同月份、凋落叶处理、森林类型对土壤非结构性碳水化合物、可溶性糖和淀粉影响的重复测量方差分析

Table 2 Repeated measures ANOVA testing for the effects of month, litter addition, forest type, and their interactions on soil non-structural carbohydrates, soluble sugar, and starch

因子 Factor	d_f	非结构性碳水化合物 Non-structural carbohydrates		可溶性糖 Soluble sugar		淀粉 Starch	
		F	P	F	P	F	P
月份 Month	6	38.355	0.000	474.405	0.000	108.369	0.000
凋落叶 Litter	1	2.108	0.166	122.389	0.000	13.258	0.002
林型 Type	3	2.532	0.094	74.850	0.000	8.086	0.002
月份×凋落叶 Month × litter	6	36.478	0.000	96.906	0.000	34.350	0.000
月份×林型 Month × type	18	13.847	0.000	19.540	0.000	13.262	0.000
凋落叶×林型 Litter × type	3	22.717	0.000	16.920	0.000	11.998	0.000
月份×凋落叶×林型 Month × litter × type	18	12.086	0.000	9.457	0.000	8.038	0.000

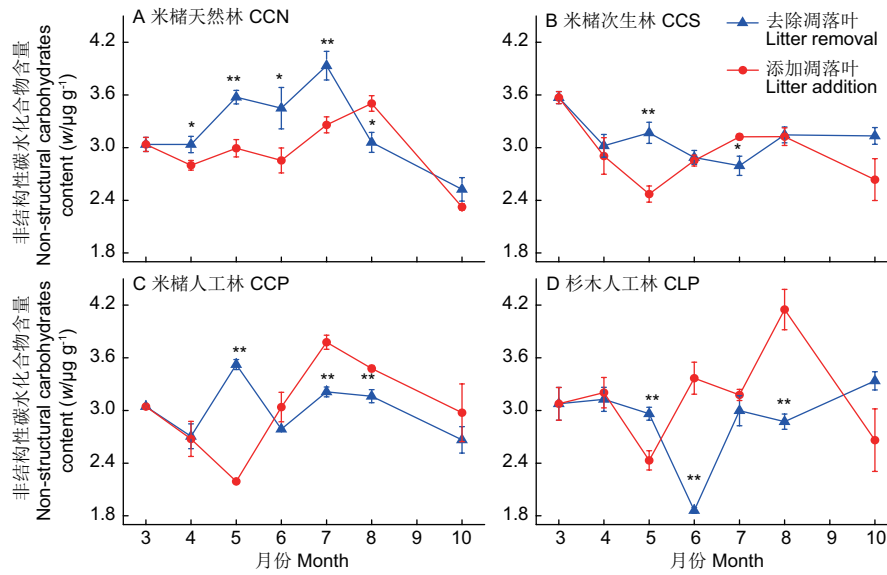


图2 4种类型森林中土壤非结构性碳水化合物含量的动态。图中误差棒为标准差 ($N = 3$)。星号表示显著性水平 (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$)。

Fig. 2 Dynamics of soil non-structural carbohydrate contents in four forests. Bars on columns are standard deviations ($N = 3$). Star symbol indicates a significant difference (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).

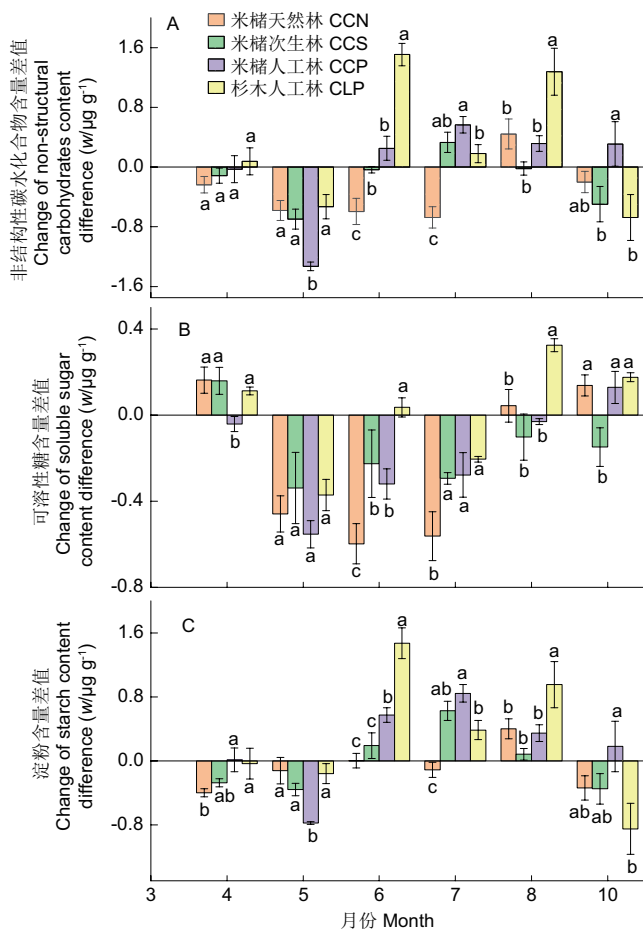


图3 4种森林类型土壤非结构性碳水化合物、可溶性糖和淀粉(添加凋落叶处理减去去除凋落叶处理)含量差值变化。图中误差棒为标准差 ($N = 3$)。同月份不同小写字母表示各林型之间差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 3 Differences of non-structural carbohydrates, soluble sugar, and starch contents (that of addition minus that of removal) in four forests. Bars on columns are standard deviations ($N = 3$). Different lowercase letters in the same month indicate significant differences among forest types ($P < 0.05$).

凋落叶添加显著降低了5月、7月土壤可溶性糖含量,显著增加了8-10月土壤可溶性糖含量(图4D)。与添加凋落叶相比,4种类型森林土壤中可溶性糖在凋落叶去除后分解初期含量降低,但在5-7月之后都呈现增加的趋势,其中米楮天然林增加更为显著,8月之后其含量总体上呈现出下降的趋势(图3B)。

2.3 凋落叶输入对土壤淀粉的影响

统计结果表明,凋落叶添加/去除、森林类型以及采样月份显著影响土壤淀粉含量 ($P < 0.01$, 表2)。米楮天然林凋落叶添加显著降低了4月和10月土壤淀粉含量,但增加了8月土壤淀粉含量(图5A)。米楮次生林凋落叶添加显著降低了5月土壤淀粉含量,而增加了7月土壤淀粉含量(图5B)。米楮人工林和杉木人工林土壤淀粉含量受凋落叶添加波动较大,均表现在6-8月显著增加,不同之处在于米楮人工林在5月显著降低(图5C),而杉木人工林在10月显著降低(图5D)。与添加凋落叶相比,4种森林类型土壤中淀粉含量在凋落叶去除后变化趋势与土壤非结构性碳水化合物基本相似(图3C)。

2.4 4种不同类型森林土壤NSC含量与其他因子的关系

由图6可以看出,凋落叶添加后米楮天然林土壤NSC含量与土壤C/N呈显著正相关,米楮人工林土壤NSC含量与土壤温度呈显著正相关,与土壤体积含水量呈显著负相关。4种类型森林土壤可溶性糖含量均与土壤温度负相关,与土壤体积含水量呈显著正相关。与之相反,米楮3种林型土壤淀粉含量与土壤温度呈正相关,与土壤体积含水量呈负相关。由图7可以看出凋落叶去除后米楮天然林土壤NSC含量与土壤温度呈显著正相关,而米楮次生林土壤NSC含量与土壤温度呈显著负相关,土壤体积含水量仅与杉木人工林显著负相关。4种类型森林土壤可溶性糖含量均与土壤体积含水量呈显著正相关,而土壤淀粉含量与土壤体积含水量呈显著负相关。与米楮3种林型相比,杉木人工林土壤NSC及其组分受土壤背景养分含量影响显著。

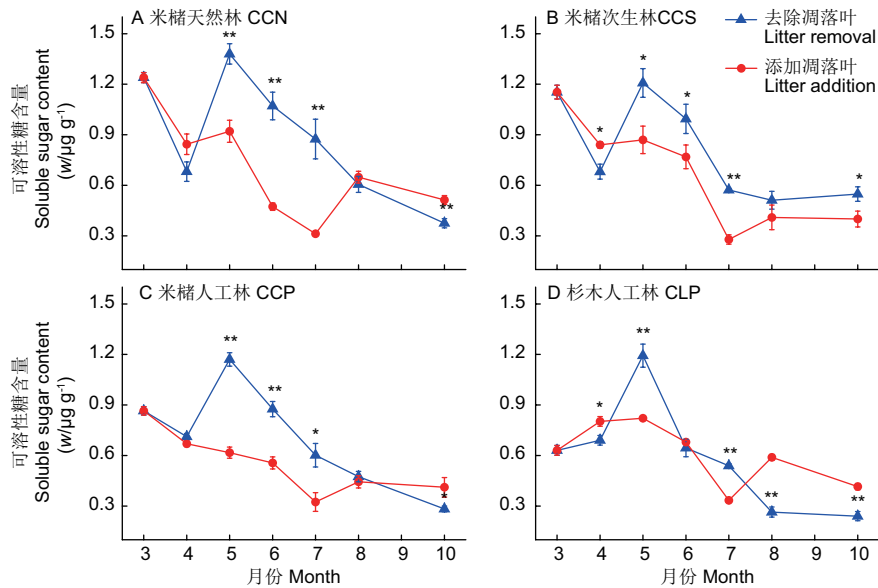


图4 4种类型森林中土壤可溶性糖含量的动态。图中误差棒为标准差 ($N=3$)。星号表示显著性水平 (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$)。

Fig. 4 The dynamics of soil soluble sugar contents in four forests. Bars on columns are standard deviations ($N=3$). Star symbol indicates a significant difference (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).

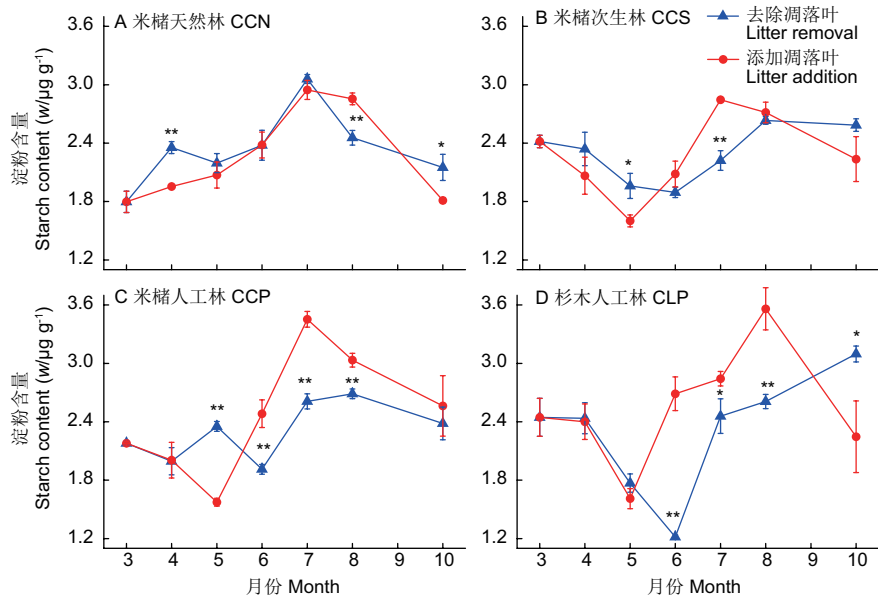


图5 4种类型森林中土壤淀粉含量的动态。图中误差棒为标准差 ($N=3$)。星号表示显著性水平 (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$)。

Fig. 5 The dynamics of soil starch contents in four forests. Bars on columns are standard deviations ($N=3$). Star symbol indicates a significant difference (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).

3 讨论

凋落叶作为森林土壤碳和养分的重要来源,其质量和化学组成深刻影响着森林土壤中有机质的积累和养分周转动态^[17-18],且可能对NSC等土壤易分解有机质的作用更为显著,而凋落叶本身性质和分解环境条件都会随着时间的变化发生改变,所以分解时间也是值得关注的重要因素。本研究结果发现:不同森林类型凋落叶对土壤NSC的作用主要受到季节的影响。4种类型森林土壤NSC含量在凋落叶添加初期均表现出显著降低,但之后明显增加的趋势。相对于米楮天然林中凋落叶添加后土壤NSC含量在8月显著增加,其他3种森林类型中土壤NSC含量增加的时间明显提前,表现为2种米楮林在7月显著增加,杉木人工林在6月显著增加。这一方面表明了凋落叶

输入后,为微生物生长和繁殖提供了能量和物质,促进原有土壤有机质分解,可能产生了“正激发效应”^[19-20],使凋落叶添加初期土壤NSC含量出现显著降低的现象。另一方面,天然林转换为人工林后,凋落叶质量和土壤环境发生变化,对土壤生物群落活性产生不同的作用,进而影响土壤有机碳的含量和分解速率。与米楮天然林相比,米楮人工林土壤碳和氮含量都显著降低(表1),且其他3种森林类型土壤微生物群落结构可能相对单一,丰富度较低^[21],土壤NSC输入后正激发效应更加明显^[22],对原有有机质的分解更快,且持续性弱,故凋落叶输入后显著增加土壤NSC含量时间有所提前。另外,与米楮人工林相比,杉木人工林C/N高(米楮凋落叶23.50 < 杉木凋落叶43.58)^[23],凋落叶质量低,凋落叶中难分解的木质素等组分含量较高^[24],为微生物提供的氮源相对较少,不利于土壤微生物

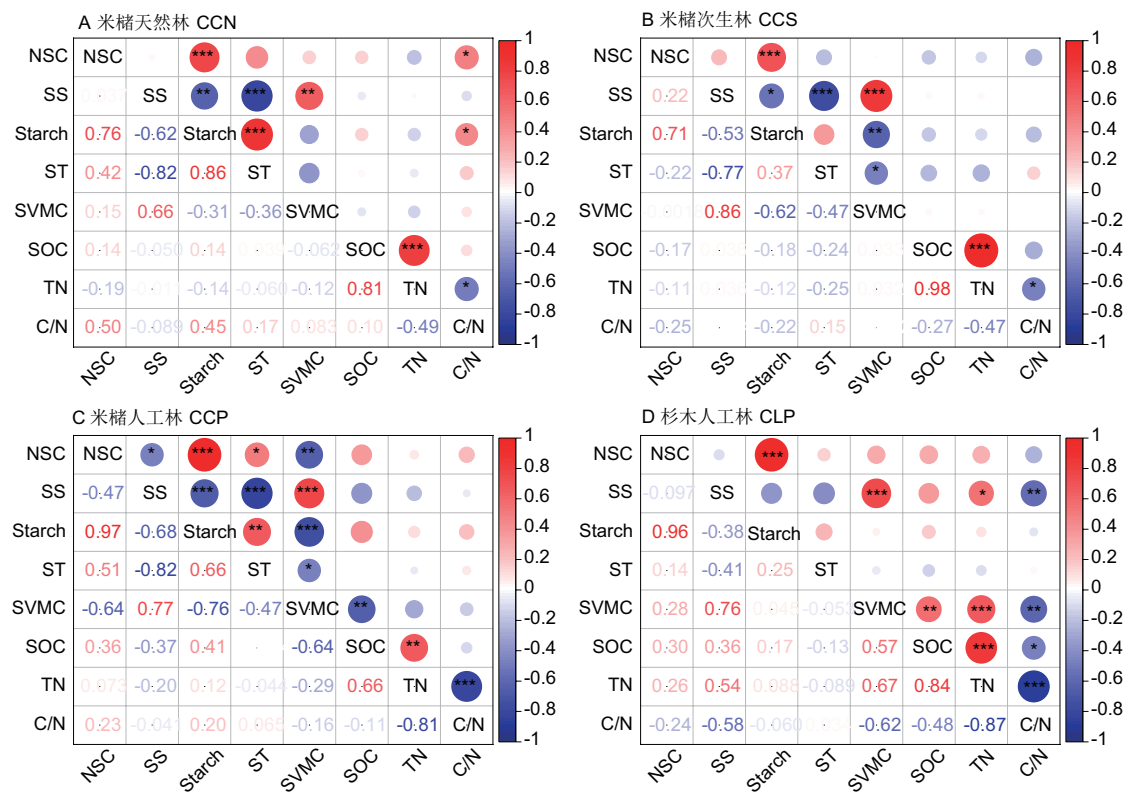


图6 4种不同类型森林添加凋落叶后土壤NSC含量与其他因子的相关关系。NSC: 非结构性碳水化合物; SS: 可溶性糖; ST: 土壤温度; SVMC: 土壤体积含水量; SOC: 有机碳; TN: 总氮; C/N: 碳氮比。图中星号表示显著性水平 (* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$)。

Fig. 6 Correlations between soil NSC content and other factors after foliar litter addition in four different forests. NSC: Non-structural carbohydrates; SS: Soluble sugar; ST: Soil temperature; SVMC: Soil volumetric moisture content; SOC: Soil organic carbon; TN: Total nitrogen; C/N: Carbon / nitrogen. Star symbol indicates a significant difference (* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$).

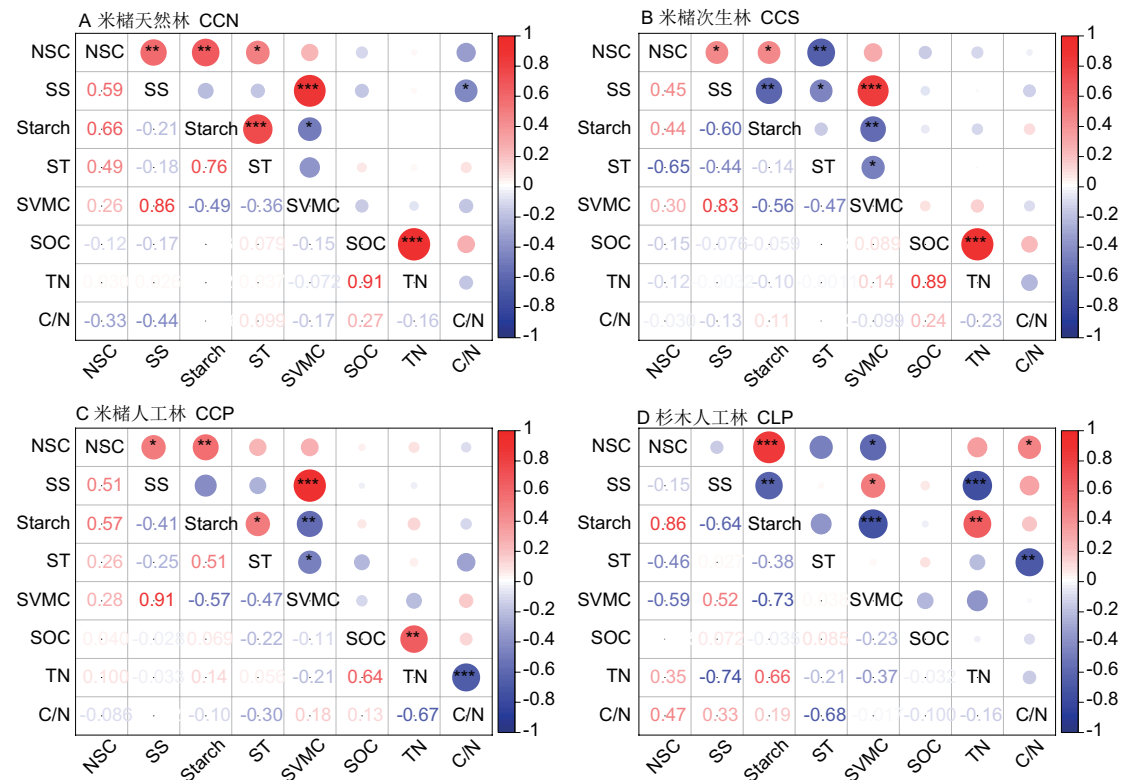


图7 4种不同类型森林去除凋落叶后土壤NSC含量与其他因子的相关关系。NSC: 非结构性碳水化合物; SS: 可溶性糖; ST: 土壤温度; SVMC: 土壤体积含水量; SOC: 有机碳; TN: 总氮; C/N: 碳氮比。图中星号表示显著性水平 (* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$)。

Fig. 7 Correlations between soil NSC content and other factors after foliar litter removal in four different forests. NSC: Non-structural carbohydrates; SS: Soluble sugar; ST: Soil temperature; SVMC: Soil volumetric moisture content; SOC: Soil organic carbon; TN: Total nitrogen; C/N: Carbon / nitrogen. Star symbol indicates a significant difference (* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$).

物生长繁衍^[25],凋落叶分解初期养分释放缓慢,缺氮时土壤微生物倾向于分解难矿化但含有氮素的有机质,从而满足自身对氮的需求,进而导致有机质分解速率的加快,故凋落叶输入后显著增加土壤NSC含量时间提前更加明显,这说明天然林土壤对外源NSC的添加产生的“激发效应”更持久。张政等^[26]在三明格氏栲阔叶林的研究也发现可利用碳含量高的凋落叶减缓了原有土壤有机碳的分解。

NSC作为容易被降解的活跃有机质输入土壤后,其含量的动态变化过程受到环境变化、土壤本身性质和微生物等多种因素共同作用的影响。这些因素对土壤中NSC含量的影响实际上驱动了NSC输入土壤中的含量和土壤微生物消耗量之间的平衡。总体来看,米楮次生林、米楮人工林和杉木人工林在3-5月土壤中NSC含量呈现下降趋势,这可能是凋落叶输入后,且土壤温度逐渐增加,使处于休眠状态的微生物活跃起来,土壤中原有的有机质分解速率加快^[27-28]。5月以后,“激发效应”强度逐渐减弱,土壤微生物对外源NSC添加的敏感度降低,土壤中NSC含量表现出上升趋势。在6月之后,添加凋落叶的土壤中NSC含量减少,这可能是由于土壤温度较高,增加了土壤微生物活性,同时使土壤微生物群落结构向真菌主导转移^[9],土壤NSC分解加速,导致土壤NSC含量降低。另外,米楮天然林前期土壤NSC含量没有明显下降,可能与天然林相对稳定的土壤微环境和比较丰富的土壤可利用有机质相关^[29],使得天然林土壤NSC对外源凋落叶输入的影响缓冲性更强^[30]。

土壤中可溶性糖和淀粉的含量也表现出明显的时间变化动态。在7月之前,凋落叶输入后米楮3种森林类型土壤中可溶性糖含量整体上都呈现出下降趋势。主要原因可能是,可溶性糖主要由单糖组成,其分子结构简单,且土温逐渐增高,土壤微生物优先对其进行分解以补充自身能量,与此同时,该时期正值雨季,土壤可溶性糖极易被淋溶流失。7月之后,土壤含水量降低,环境适宜度下降,不利于土壤微生物群落生长繁殖,有机质分解速率减慢。然而,杉木人工林土壤可溶性糖含量初期略有上升,这可能是由于针叶林难分解物质和酚类物质含量较高,容易形成酸性粗腐殖质,抑制了土壤微生物活性^[31]。

与米楮天然林和米楮次生林相比,2种人工林可溶性糖初始含量相对较低,这可能与林型转换后其土壤结构、微生物生物量和群落结构的变化有关^[32],同时,人工林对养分的消耗旺盛,保肥蓄肥能力差,营养元素易发生流失。米楮次生林、米楮人工林和杉木人工林土壤中淀粉含量变化规律与可溶性糖相似,但变化幅度不同,在分解初期土壤淀粉含量下降可能是易分解有机质输入后刺激了土壤微生物对土壤原有淀粉的分解^[27],5月之后土壤微生物对土壤原有淀粉的利用强度减小,另外添加凋落叶可能促进了真菌和细菌微生物的生长繁殖,凋落叶中淀粉的不断输入增加了土壤中淀粉储量。米楮天然林初期淀粉含量变化比较平缓,可能是由于天然林生长比较缓慢,土壤环境较为稳定,土壤微生物活动及其氧化代谢能力较强,抗干扰能力也优于人工林^[33],在凋落叶输入后土壤微环境变化不明显。

4 结论

综上所述,4种类型森林中凋落叶与土壤NSC及其组分(可溶性糖和淀粉)的关系表现出明显的时间差异,这与土壤温度和含水量等环境因子的动态密切相关。凋落叶添加初期均显著降低了4种类型森林土壤NSC含量,但相对于米楮天然林在8月开始显著增加,2种米楮林在7月显著增加,且在杉木人工林中表现更为明显,其在6月即显著增加。随着凋落叶分解时间的增加,不同森林类型凋落叶对土壤可溶性糖和淀粉含量的影响也存在显著差异,与天然林和次生林相比,凋落叶输入后人工林可溶性糖含量的响应幅度相对较小,但土壤淀粉含量响应幅度要更加显著。由此可见,与天然林相比,人工林凋落叶与土壤NSC关系更加紧密,天然林土壤NSC对外源凋落叶的影响缓冲性更强。这些结果为深入认识亚热带森林凋落叶驱动的物质循环过程提供了一定的基础数据。另外,土壤团聚体对土壤有机质具有物理保护的作用,影响微生物对土壤NSC(可溶性糖和淀粉)利用的可及性,在今后的研究中可以综合分析不同类型森林土壤团聚体动态过程和微生物群落结构特征,深入认识土壤NSC(可溶性糖和淀粉)对凋落叶输入的响应规律。

参考文献 [References]

- Hoch G, Popp M, Korner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline [J]. *Oikos*, 2002, **98** (3): 361-374
- Ball BC, Cheshire MV, Robertson EAG, Hunter EA. Carbohydrate composition in relation to structural stability, compactibility and plasticity of two soils in a long-term experiment [J]. *Soil Tillage Res*, 1996, **39**: 143-160
- Valerie V, Klement R, Pavel F. Aliphatic, cyclic, and aromatic organic acids, vitamins, and carbohydrates in soil: a review [J]. *Sci World J*, 2013, doi: 10.1155/2013/524239
- 郭景恒, 朴河春, 张晓山, 刘启明. 生态系统转换对土壤中碳水化合物影响[J]. 生态学报, 2002, **22** (8): 1367-1370 [Guo JH, Piao HC, Zhang XS, Liu QM. Effects of ecosystem alternation on soil carbohydrates [J]. *Acta Ecol Sin*, 2002, **22** (8): 1367-1370]
- 林波, 刘庆, 吴彦, 何海. 森林凋落物研究进展[J]. 生态学杂志, 2004, **23** (1): 60-64 [Liu B, Liu Q, Wu Y, He H. Advances in the studies of forest litter [J]. *Chin J Ecol*, 2004, **23** (1): 60-64]
- Cotrufo MF, Soong JL, Andrew J, Horton AJ, Campbell EE, Haddix ML, Wall DH, Parton WJ. Formation of soil organic matter via biochemical [J]. *Nat Geosci*, 2015, **8**: 776-779
- Leff JW, Wieder WR, Taylor PG, Townsend AR, Nemergut DR, Grandy AS, Cleveland CC. Experimental litterfall manipulation drives large and rapid changes in soil carbon cycling in a wet tropical forest [J]. *Glob Chang Biol*, 2012, **18** (9): 2969-2979
- Sulzman EW, Brant JB, Bowden RD, Lajtha K. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest [J]. *Biogeochemistry*, 2005, **73** (1): 231-256
- Pisani O, Lin LH, Lun OOO, Lajtha K, Nadelhoffer KJ, Simpson AJ, Simpson MJ. Long-term doubling of litter inputs accelerates soil organic matter degradation and reduces soil carbon stocks [J]. *Biogeochemistry*, 2016, **127** (1): 1-14

- 10 杨静, 张耀艺, 谭思懿, 王定一, 岳楷, 倪祥银, 廖姝, 吴福忠, 杨玉盛. 亚热带不同树种土壤水源涵养功能[J]. 生态学报, 2020, **40** (13): 4594-4604 [Yang J, Zhang YY, Tan SY, Wang DY, Yue K, Ni XY, Liao Z, Wu FZ, Yang YS. Soil water conservation functions of different plantations in subtropical forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, **40** (13): 4594-4604]
- 11 杨玉盛, 谢锦升, 盛浩, 陈光水, 李旭. 中亚热带山区土地利用变化对土壤有机碳储量和质量的影响[J]. 地理学报, 2007, **62** (11): 1123-1131 [Yang Y S, Xie J S, Sheng H, Chen GS, Li X. The impact of land use/cover change on storage and quality of soil organic carbon in mid-subtropical mountainous area of southern China [J]. *Acta Geogr Sin*, 2007, **62** (11): 1123-1131]
- 12 刘鑫, 杨玉盛, 朱锦懋, 谢锦升, 司友涛. 中亚热带森林转换对土壤可溶性有机质数量与光谱学特征的影响[J]. 生态学报, 2015, **35** (19): 6288-6297 [Liu Z, Yang YS, Zhu JM, Xie JS, Si YT. Effects of forest conversion on quantities and spectroscopic characteristics of soil dissolved organic matter in subtropical China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35** (19): 6288-6297]
- 13 王小红, 杨智杰, 刘小飞, 杨玉盛, 吴君君, 付林池, 陈坦, 李伟. 天然林转换成人工林对土壤团聚体稳定性及有机碳分布的影响[J]. 水土保持学报, 2014, **28** (6): 177-182, 189 [Wang XH, Yang ZJ, Liu XF, Yang YS, Wu JJ, Fu LC, Chen T, Li W. Effects of natural forest converted to plantations on soil organic carbon distribution and stability of aggregates in middle-subtropics of China [J]. *J Soil Water Conserv*, 2014, **28** (6): 177-182, 189]
- 14 国家林业和草原局. 国家森林资源报告2014-2018[R]. 北京: 中国林业出版社, 2019 [National Forestry and Grassland Administration. National Forest Resources Report 2014-2018 [R]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2019]
- 15 Ni XY, Lin CF, Chen GS, Xie JS, Yang ZJ, Liu XF, Xiong DH, Xu C, Yue K, Wu FZ, Yang YS. Decline in nutrient inputs from litterfall following forest plantation in subtropical China [J]. *For Ecol Manag*, 2021, **496**: 119445
- 16 Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue [J]. *J Exp Bot*, 1993, **44** (10): 1627-1629
- 17 张楠, 杨智杰, 胥超, 刘小飞, 熊德成, 林成芳. 中亚热带森林转换对凋落物养分归还及养分利用效率的影响[J]. 应用生态学报, 2022, **33** (2): 321-328 [Zhang N, Yang ZJ, Xu C, Liu XF, Xiong DC, Lin CF. Effects of forest conversion on litterfall nutrient return and nutrient use efficiency in mid-subtropical China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2022, **33** (2): 321-328]
- 18 冯瑞芳, 杨万勤, 张健. 人工林经营与全球变化减缓[J]. 生态学报, 2006, **26** (11): 3870-3877 [Feng RF, Yang WQ, Zhang J. Artificial forest management for global change mitigation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, **26** (11): 3870-3877]
- 19 Xiao C W, Guenet B, Zhou Y, Su JQ, Janssens IA. Priming of soil organic matter decomposition scales linearly with microbial biomass response to litter input in steppe vegetation [J]. *Oikos*, 2015, **124** (5): 649-657
- 20 梅孔灿, 陈岳民, 范跃新, 周嘉聪, 张秋芳, 程蕾, 曾泉鑫, 徐建国, 元晓春, 崔琚琰, 刘苑苑. 凋落叶和磷添加对马尾松林土壤碳激发效应的影响[J]. 土壤学报, 2022, **59** (9): 1089-1099 [Mei KC, Chen YM, Fan YX, Zhou JC, Zhang QF, Cheng L, Zeng QX, Xu JG, Yuan XC, Cui JY, Liu YY. Effects of litters and phosphorus addition on soil carbon priming effect in *Pinus massoniana* forest [J]. *Acta Pedol Sin*, 2022, **59** (9): 1089-1099]
- 21 杨玉盛, 何宗明, 邹双全, 俞新妥. 格氏栲天然林与人工林根际土壤微生物及其生化特性的研究[J]. 生态学报, 1998, **18** (2): 88-92 [Yang YS, He ZM, Zhou SQ, Yu XT. A study on the soil microbes and biochemistry of rhizospheric and total soil in natural forest and plantation of *Castanopsis kauakamii* [J]. *Acta Ecol Sin*, 1998, **18** (2): 88-92]
- 22 Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review [J]. *Biol Fert Soils*, 2008, **45** (2): 115-131
- 23 Mesquita RD, Workman SW, Neely CL. Slow litter decomposition in a Cecropia-dominated secondary forest of central Amazonia [J]. *Soil Biol Biochem*, 1998, **30** (2): 167-175
- 24 郭培培, 江洪, 余树全, 马元丹, 窦荣鹏, 宋新章. 亚热带6种针叶和阔叶树种凋落叶分解比较[J]. 应用与环境生物学报, 2009, **15** (5): 655-659 [Guo PP, Jiang H, Yu SQ, Ma YD, Dou RP, Song XZ. Comparison of litter decomposition of six species of coniferous and broad-leaved trees in subtropical China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2009, **15** (5): 655-659]
- 25 李雪, 万晓华, 周富伟, 邹秉章, 王思荣. 南亚热带6种人工林土壤微生物生物量和群落结构特征[J]. 亚热带资源与环境学报, 2020, **15** (1): 33-40 [Li X, Wan XH, Zhou FW, Zhou BZ, Wang SR. Characteristics of soil microbial biomass and community structure under six different tree species plantations in southern subtropical of China [J]. *J Subtrop Res Environ*, 2020, **15** (1): 33-40]
- 26 张政, 蔡小真, 唐偲頔, 郭剑芬. 可溶性有机质输入对杉木人工林表层土壤有机碳矿化的激发效应[J]. 生态学报, 2017, **37** (22): 7660-7667 [Zhang Z, Cai XZ, Tang CD, Guo JF. Priming effect of dissolved organic matter in the surface soil of a *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (22): 7660-7667]
- 27 Kuzyakov Y. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter [J]. *Soil Biol Biochem*, 2010, **42** (9): 1363-1371
- 28 Craig ME, Geyer KM, Beidler KV, Brzostek ER, Frey SD, Grand AS, Liang C, Phillips RP. Fast-decaying plant litter enhances soil carbon in temperate forests but not through microbial physiological traits [J]. *Nat Commun*, 2022, **13**:1229
- 29 Demoling F, Figueroa D, Baath E. Comparison of factors limiting bacterial growth in different soils [J]. *Soil Biol Biochem*, 2007, **39** (10): 2485-2495
- 30 Wang QK, Wang SL, He TX, Liu L, Wu JB. Response of organic carbon mineralization and microbial community to leaf litter and nutrient additions in subtropical forest soils [J]. *Soil Biol Biochem*, 2014, **71**: 13-20
- 31 杨万勤, 邓仁菊, 张健. 森林凋落物分解及其对全球气候变化的响应[J]. 应用生态学报, 2007, **18** (12): 2889-2895 [Yang WQ, Deng RJ, Zhang J. Forest litter decomposition and its responses to global climate change [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18** (12): 2889-2895]
- 32 刘宝, 王民煌, 余再鹏, 林思祖, 林开敏. 中亚热带天然林改造成人工林后土壤呼吸的变化特征[J]. 林业科学, 2019, **55** (4): 1-12 [Liu B, Wang MH, Yu ZP, Lin SZ, Lin KM. Characterization of soil respiration after conversion from natural forest to plantations in central-subtropical area [J]. *Sci Silv Sin*, 2019, **55** (4): 1-12]
- 33 何毓蓉, 廖超林, 张保华. 长江上游人工林与天然林土壤结构质量及保水抗蚀性研究[J]. 水土保持学报, 2005, **19** (5): 3-6 [He Y R, Liao C L, Zhang B H. Study on soil structural quality and water conservation-antierodibility under plantation and natural forests in upper reaches of Yangtze river [J]. *J Soil Water Conserv*, 2005, **19** (5): 3-6]