

# 黄土丘陵沟壑区不同植被类型土壤微生物特性\*

张燕燕 曲来叶 陈利顶\*\* 卫伟

(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)

**摘要** 采用熏蒸-提取法、Biolog 微平板培养法,研究了定西典型人工乔木林、人工灌木林、农田、撂荒地、天然草地等植被类型下 0~20 cm 土层土壤微生物生物量和土壤微生物群落代谢多样性,并通过通径分析的方法解释了土壤微生物与土壤养分的关系,从土壤微生物的角度对当地典型植被类型做出了评价。结果表明:相对于耕作而言,退耕还林(草)对恢复土壤微生物资源具有积极意义,研究区垄坡荒地、撂荒地和油松林的土壤微生物生物量碳较高,其次为柠条林、苜蓿地、侧柏-山杏和道沿荒地,以小麦和马铃薯农田较低;研究区垄坡荒地、撂荒地、油松林、柠条林和苜蓿地的土壤微生物生物量氮较高,小麦和马铃薯农田较低;具有根瘤固氮菌的植被(柠条和苜蓿)的土壤微生物生物量氮占全氮的比例最高;农田由于长期生物量损耗且补充不足,其土壤微生物的储量和活性均很低,而通过种植人工乔木林、灌木林或弃耕撂荒,土壤微生物数量和活性能恢复到天然草地的水平,且效果随恢复年限的增加而更显著;柠条灌木林通过 20 a 的恢复,其地下微生物数量与 50 a 林龄的油松林相近,其微生物活性和土壤养分利用效率甚至超过了油松林。综合考虑不同立地条件下植被的土壤微生物特性,认为豆科灌木(如柠条)是恢复植被的较好选择。

**关键词** 植被类型 微生物生物量 微生物熵 微生物群落代谢活性 微生物群落代谢多样性 通径分析

文章编号 1001-9332(2010)01-0165-09 中图分类号 S154.2 文献标识码 A

**Soil microbial properties under different vegetation types in Loess hilly region.** ZHANG Yan-yan, QU Lai-ye, CHEN Li-ding, WEI Wei (State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.* 2010 21(1): 165-173.

**Abstract:** By using fumigation-extract (FE) method and Biolog Ecoplate, this paper investigated the microbial biomass and diversity in 0-20 cm soil layer under five vegetation types, including artificial woodland, shrubland, cropland, abandoned farmland, and natural grassland, in Dingxi of Gansu Province. In the meanwhile, the relationships between soil microbes and soil nutrients were studied by path analysis, and the five typical vegetation types were evaluated from the aspect of soil microbes. Relative to cropland, "grain for green" project played a key role in improving soil microbial resources. Microbial biomass carbon was the highest in ridge grassland, abandoned farmland, and pine woodland, followed by in *Caragana korshinskii* land, *Medicago sativa* land, restored land, and roadside land, and in wheat field and potato field. Microbial biomass nitrogen was the highest in ridge land, abandoned farmland, *Pinus tabulaeformis* woodland, *Caragana korshinskii* land, and *Medicago sativa* land, followed by in restored land and roadside land, and in wheat field and potato field. *Caragana korshinskii* land and *Medicago sativa* land, due to the existence of N-fixing rhizobium, had the highest ratio of soil microbial biomass nitrogen to soil total nitrogen. Owing to the continual biomass loss and rare feedback, cropland had the lowest quantity and activity of soil microbes. Through planting trees, shrubs and grasses or through fallowing, soil microbial biomass and activity were recovered, and the effect was increased with time. In 20-year old *Caragana korshinskii* land, the quantity and activity of soil microbes were similar to those in 50-year old *Pinus tabulaeformis* woodland, and the microbial community catabolic activity and soil nutrient use efficiency were

\* 国家自然科学基金项目(40801041, 40621061)和国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAC01A06)资助。

\*\* 通讯作者。E-mail: liding@cees.ac.cn

2009-06-05 收稿, 2009-10-22 接受。

higher. Considering the features of soil microbes under test vegetation types, *Caragana korshinskii* would be a good choice for local vegetation restoration.

**Key words:** vegetation type; microbial biomass; microbial quotient; microbial community catabolic activity; microbial community catabolic diversity; path analysis.

土壤微生物是衡量土壤质量的重要指标,通常包括微生物生物量、微生物多样性和活性等几个方面,对于评价植被的生态环境效应具有重要意义。土壤微生物生物量指土壤中体积小于  $5 \times 10^3 \mu\text{m}^3$  的活体生物总量,代表参与土壤能量和养分循环以及有机物质转化所对应微生物的数量;土壤微生物活性包括群落代谢活性、酶活性等,代表土壤中整个微生物群落或其中一些特殊种群的活跃程度<sup>[1]</sup>。受测量手段限制,往往以某一侧面(如三大类群、优势微生物类群、生物大分子等)来间接描述土壤微生物的多样状况<sup>[2]</sup>。在以往的研究中,上述土壤微生物指标被广泛应用于评价不同植被类型、植被恢复阶段、植被种植年限、农田管理措施等。一般而言,在植被更新的最初 20~50 a 内,地上植被覆盖越佳、植被生长年限越长、土壤质量越健康,其土壤微生物生物量和微生物活性越高<sup>[3-6]</sup>。在植被-土壤系统中,土壤微生物不仅参与养分循环和物质代谢过程,直接影响地球生物化学循环,对植物凋落物降解、养分循环与平衡、土壤理化性质改善起着重要作用<sup>[1,7]</sup>,还能通过改善土壤有机质等非生物因子间接影响植被生长<sup>[8-9]</sup>。土壤微生物既受地上植被的影响,又通过其自身性质的改变反过来作用于植被,与植被形成相互作用的反馈体系<sup>[10-11]</sup>。土壤中微生物生物量越高、微生物群落活跃程度越高,一定程度上代表该生态系统具有越强的物质循环能力和支持植被生长发育的能力。

黄土丘陵沟壑区是我国生态脆弱、水土流失严重的区域,新中国成立以来的各个时期均开展了不同形式的植树造林和生态恢复工程:从 1956 年单纯的试验植树造林,到 20 世纪 70 年代末、80 年代初,为遏制水土流失进行的大面积人工培育和飞播造林,20 世纪末,国家在西部实施了退耕还林还草工程和天然林保护工程。由于国家在治理水土流失、恢复生态环境上的各种尝试,使该地区保留了大量立地条件、树种迥然不同的植被恢复类型。以往的研究侧重于生态恢复重建的试验与示范,注重恢复有效的植物群落模式试验和恢复过程中的植物多样性和小气候变化,相对缺乏对动物、土壤生物(尤其是微生物)的研究<sup>[12]</sup>。本文以定西典型人工乔木林、人工

灌木林、农田、撂荒地、天然草地等植被类型下表层(0~20 cm)土壤微生物为研究对象,采用熏蒸-提取法、Biolog 微平板培养法探讨了土壤微生物生物量和土壤微生物群落代谢多样性,并通过途径分析的方法解释了土壤微生物与土壤养分的关系,旨在从土壤微生物的角度对当地典型植被类型做出评价,为该地区植被恢复提供参考。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

岷口林业试验场位于甘肃省定西市安定区北部的龙滩流域(35°46' N, 104°29' E),属典型黄土丘陵沟壑区,海拔 1800~2000 m,年均气温 6.7 °C,年均降水量 390 mm,年蒸发量 1727 mm,气候干旱。自 1956 年成立以来,林场开展了一系列植树造林工程。早期尝试白榆(*Ulmus pumila*)、山杏(*Prunus ansu*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)、旱柳(*Salix matsudana*)等树种造林失败后,选出油松(*Pinus tabulaeformis*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、柠条(*Caragana korshinskii*)等具有较强抗寒耐旱特性树种来造林,并在剪子岔、李家湾等地形成长势良好的纯林。1984 年林场所在的龙滩流域被列为全国八片水土保持重点治理小流域之一,在此背景下在大沟里等地播种了一批柠条种子,除 1995 年平茬之外未进行薪柴收割、放牧,形成了较大规模的灌木林地<sup>[13]</sup>。2000 年安定区被列为国家级退耕还林试点区,2002 年该工程进入全面实施期,25°以上的坡地退耕还林还草,造林整地采用反坡台形式,反坡台内造林、坡面种草,造林树种以山毛桃(*Prunus davidiana*)或山杏与侧柏混交林为主,草种以紫花苜蓿(*Medicago sativa*)为主。

### 1.2 样品采集与测定

2008 年 10 月,选择研究区以下典型植被类型 0~20 cm 土层作为研究对象:人工乔木林(油松)、人工灌木林(柠条)、退耕林地(侧柏-山杏混交)、农田(马铃薯、小麦、苜蓿)、天然草地(垄坡、道旁)、撂荒地。1)油松为 50 a 成熟纯林,整地类型为反坡台,台宽 1.5 m,每隔 5~6 m 分布 3 株,株距 0.7 m,反坡台长度约 30 m。油松沿反坡台设置 3 个 30 m × 2 m

样带,样带间隔 10 m,在每个样带上每隔 6 m 取 0 ~ 20 cm 土样,取 5 个样混为 1 个重复,共计 3 个重复。

2) 柠条林为 20 a 成熟纯林,整地类型为反坡台,台宽 1 m,株距 1 ~ 1.5 m,反坡台长度约 60 m。柠条林沿反坡台设置 6 个 60 m × 3 m 样带,分别位于北、东、西 3 个坡面上,每个坡面各设置 2 条样带。由于样带较长,在相邻的 3 行反坡台上,每行取 3 个点,共 9 个土样混合为 1 个重复;在反坡台的前、中、后端各取 1 个重复,共计 3 个重复。

3) 侧柏-山杏混交林为 6 a 林地,为 2002 年退耕换地时种苗,面积较小,样地约 20 m × 10 m,沿水平阶设置 3 个样方,每个样方内取 6 个点混合为 1 个重复,共计 3 个重复。

4) 马铃薯、小麦水平梯田位于较平缓的塬台,各设置 3 个样方,每个样方面积约 150 m<sup>2</sup>,代表地块尺度的坡向变异。每个样方按照网格取 8 个土样混合为 1 个重复,共 3 个重复。

5) 天然草地和撂荒地各设置 3 个样方,由于研究区地形破碎的缘故,每个样方约 5 m × 10 m,按照网格取样法取 3 个土样混合为 1 个重复,共计 3 个重复。研究区植被类型的基本情况如表 1 所示。

所取样品分为两部分:一部分风干后过 0.165 mm 筛,用于测定土壤理化性质;另一部分过 2 mm 筛后在 -4 °C 冷藏,用于测定土壤微生物性质。土壤有机碳用重铬酸钾外加热法测定,土壤全氮用半微量开氏定氮法测定,土壤 pH 值用电位法测定(土水比 1:2.5),土壤含水率采用烘干 24 h 恒量法测算。

土壤微生物生物量碳采用氯仿熏蒸-总有机碳分析仪测定,土壤微生物生物量氮采用氯仿熏蒸-碱性过硫酸钾消煮比色法测定<sup>[14]</sup>。

微生物熵(microbial quotient)通常指微生物生物量碳占土壤有机碳的百分比。由于自然界中碳元素和氮元素具有高度的相关性,微生物量碳与微生物量氮、土壤有机碳与全氮在一定程度上具备相似的生态学意义,本文参照“微生物熵”,构建计算方法相似的“微生物氮熵”指数,目的在于从“氮”的角度来分析微生物量与土壤养分之间的关系。同时,为了便于叙述,借用“微生物熵”的说法来统称微生物碳熵和微生物氮熵。

$$\text{微生物碳熵} = \frac{\text{微生物生物量碳}}{\text{土壤有机碳}} \times 100\%$$

$$\text{微生物氮熵} = \frac{\text{微生物生物量氮}}{\text{土壤全氮}} \times 100\%$$

土壤微生物群落多样性用美国 Biolog 公司生产的 Biolog EcoPlate™ 测定。新鲜土样用 85% 的无菌氯化钠溶液 200 r · min<sup>-1</sup> 振荡 15 min,取抽提液接种于微平板上,用生化恒温箱于暗处 25 °C 恒温培养。土壤提取液里的微生物在微平板内培养过程中,其生理代谢活动产生的电子为氧化还原染料所接受,产生变色效应,在 592 nm 下有吸光值,其产生的电子越多,颜色越深<sup>[15]</sup>。每隔 24 h 读取 592 nm 下的吸光度。在培养 92 h 时微平板的平均颜色变化率(average well color development, AWCD)平均值大于

表 1 研究区植被类型的基本情况

Tab. 1 Basic information of vegetation types of the study area

| 植被类型<br>Vegetation type    | 生长历史<br>Plant history                             | 坡度<br>Slope       | 坡向<br>Aspect | 基本概况<br>Basic status |  |
|----------------------------|---|-------------------|--------------|----------------------|--|
| 人工乔木林<br>Artificial forest | 油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>                     | 20 世纪 60 年代种苗     | 17°          | 阴坡                   | 成熟纯林,整地类型为反坡台,台宽 1.5 m,每隔 5 ~ 6 m 分布 3 株,株距 0.7 m,株高 > 4 m,冠幅 > 2 m。林下杂草盖度 80%,冰草为主,覆盖针叶 |
| 人工灌木林<br>Artificial shrub  | 柠条 <i>Caragana korshinskii</i>                    | 1984 年播种,1995 年平茬 | 40°          | 阳坡                   | 成熟纯林,呈等高线沿反坡台分布,台宽 1 m,株距 1 ~ 1.5 m,株高 1.0 ~ 1.8 m,冠幅 1.2 ~ 1.9 m。林下杂草盖度 < 50%           |
| 人工草地<br>Artificial grass   | 侧柏-山杏 <i>Platycladus orientalis - Prunus ansu</i> | 2002 年退耕林地        | 11°          | 阴坡                   | 株高 < 1 m,冠幅 < 0.5 m,生长情况不佳   |
| 天然草地<br>Natural grass      | 紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>                       | 2002 年退耕草地        | 11°          | 阴坡                   | 盖度 > 80%,杂草较少,一年可收割两次  |
| 农田<br>Crop                 | 垄坡荒地 Ridge land                                   | 村庄有史以来            | 11°          | 阴坡                   | 盖度 > 80%,以冰草、针茅为建群种  |
|                            | 道沿荒地 Roadside land                                | 村庄有史以来            | 11°          | 阴坡                   | 盖度 > 80%,以冰草、针茅为建群种  |
|                            | 撂荒地 Abandoned land                                | 2002 年退耕          | 12°          | 阴坡                   | 盖度 80% 以上,以冰草、针茅为建群种   |
|                            | 小麦地 Wheat land                                    | 村庄有史以来            | -            | 阳面                   | 上一季轮作豆科作物,于 8 月收割  |
|                            | 马铃薯地 Potato land                                  | 村庄有史以来            | -            | 阳面                   | 10 月收获。宁西 60% ~ 70% 的耕地种马铃薯,部分与小麦、高粱、扁豆等轮作,但一部分因倒不开茬而必须连作                                |

0.5 取此时的读数用于比较<sup>[16]</sup>。

$$AWCD = \frac{\sum_{i=1}^{31} (OD_i - OD_0)}{31}$$

式中:  $AWCD$  是 Biolog 微平板在某一时刻 592 nm 处吸光度的平均值, 用于表征微生物总体群落代谢活性;  $OD_i$  为 Biolog 微平板 31 种碳源中第  $i$  种碳源的平均吸光值;  $OD_0$  为对照的平均吸光值; 31 为 Biolog 微平板碳源的数目。

使用 Shannon-Wiener 多样性指数来描述微生物群落代谢多样性, 计算公式如下:

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

$$E = \frac{H'}{\ln S}$$

$$P_i = \frac{C_i - C_0}{\sum (C_i - C_0)}$$

式中:  $H'$  为多样性指数;  $E$  为均匀度指数;  $S$  为利用碳源的个数。

### 1.3 数据处理

采用 SPSS 15.0 + AMOS、Excel 2003 软件包对文中数据进行通径分析、方差分析和 LSD 多重比较分析。数据的变异性用标准差(standard deviation, SD)表示。

通径分析是多元统计分析方法的一种, 根据用户的研究需要构建模型, 定义外生变量(exogenous variable)和内生变量(endogenous variable)以及它们之间的因果关系(以单向箭头表示的通径系数和双向箭头表示的相关系数来描述), 通过联立方程组求解通径系数, 从而检验各变量之间的作用方向、作用强度和解释能力。通径系数实际上是标准化的偏回归系数, 变量之间的作用强度可通过线性可加的通径系数的代数和来描述<sup>[17]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 黄土丘陵沟壑区不同植被类型的土壤微生物量碳及碳熵

通过方差分析和多重比较发现, 根据微生物生物量碳的高低可将研究区 9 种植被类型分为 3 组: 微生物生物量碳较高的植被类型有塋坡荒地 ( $608.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )、撂荒地 ( $496.3 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) 和油松林 ( $483.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ); 其次为柠条林 ( $373.7 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )、苜蓿地 ( $374.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )、侧柏-山杏 ( $318.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) 和道沿荒地 ( $289.3 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ); 微生物

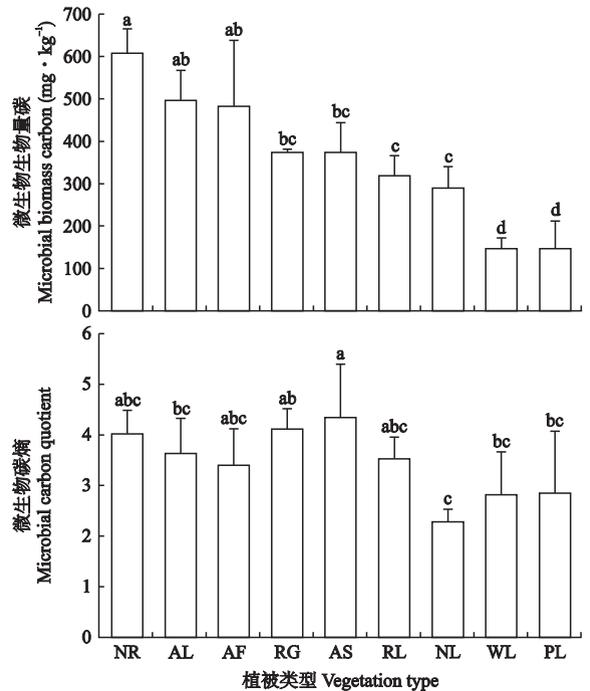


图 1 研究区不同植被类型的土壤微生物生物量碳及碳熵  
Fig. 1 Soil microbial biomass carbon and carbon quotient of different vegetation types in the study area (mean  $\pm$  SD).

NR: 塋坡荒地 Natural ridge land; AL: 撂荒地 Abandoned land; AF: 油松林 *Pinus tabulaeformis* woodland; RG: 苜蓿地 *Medicago sativa* land; AS: 柠条林 *Caragana korshinskii* shrub; RL: 退耕林地 Restored forestland; NL: 道沿荒地 Natural roadside land; WL: 小麦地 Wheat land; PL: 马铃薯地 Potato land. 不同小写字母表明差异显著 ( $P < 0.01$ ) Different lower case letters indicated significant difference at 0.01 level. 下同 The same below.

生物量碳最低的是小麦农田 ( $145.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) 和马铃薯农田 ( $145.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ), 其微生物生物量碳值尚不到塋坡荒地的 24% (图 1)。

作为土壤碳库质量的敏感指示因子, 微生物碳熵可推断碳素的有效性<sup>[18-19]</sup>, 反映土壤微生物对土壤有机碳的利用效率。如果土壤微生物碳熵降低, 表明土壤微生物生物量碳的下降速度大于有机质下降的速度, 土壤质量正在退化; 而微生物碳熵越高, 代表土壤中特定元素固持到微生物细胞中的比例越高<sup>[20-21]</sup>。研究区 9 种植被类型之间的微生物碳熵差异较小, 其中 柠条林的土壤微生物碳熵在 9 种植被类型中最高, 达 4.3, 而小麦地、马铃薯地、道沿荒地的土壤微生物碳熵较低, 分别为 2.8、2.8、2.3 (图 1)。

### 2.2 黄土丘陵沟壑区不同植被类型的土壤微生物量氮及氮熵

根据微生物生物量氮的高低同样可将研究区 9 种植被类型分为 3 组: 土壤微生物生物量氮最高的植被类型有塋坡荒地 ( $215.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )、撂荒地

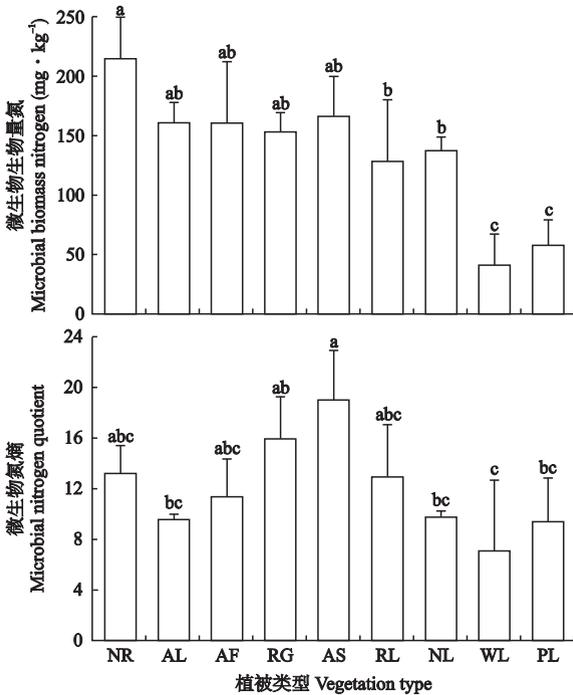


图2 研究区不同植被类型的土壤微生物生物量氮及氮熵  
Fig.2 Soil microbial biomass nitrogen and nitrogen quotient of different vegetation types in the study area ( mean  $\pm$  SD ).

( $161.0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )、油松林 ( $160.9 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )、柠条林 ( $153.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )和苜蓿地 ( $166.9 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ );其次为侧柏-山杏林 ( $128.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )和道沿荒地 ( $137.6 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ );最低的依然是小麦农田 ( $40.9 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )和马铃薯农田 ( $57.9 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ),仅为垄坡荒地的 19% 和 27% (图 2)。研究区不同植被类型的微生物量氮含量排序与微生物量碳含量排序十分类似。

土壤微生物氮熵反映了土壤微生物对土壤全氮的利用效率。柠条林地的微生物氮熵在研究区 9 种植被类型中仍最高,达 19;而小麦地、马铃薯地、道沿荒地、撂荒地的土壤微生物氮熵较低,分别为 7.9、9.4、9.8、9.6 (图 2)。

### 2.3 黄土丘陵沟壑区不同植被类型的土壤微生物群落代谢

与土壤微生物熵的结果类似,柠条林土壤微生物群落的代谢活性(由 AWCD 表征)是研究区所有植被类型中最高的,为 0.79;其次为垄坡荒地、侧柏-山杏、道沿荒地,分别为 0.54、0.56、0.59;然后是马铃薯地、苜蓿、油松、撂荒地,分别为 0.52、0.42、0.39、0.31;小麦地的 AWCD 值最低,为 0.19。Shannon-Wiener 多样性指数和均匀度指数在研究区各种植被类型之间的差异并不显著,且在小麦地土壤中出现了异常的高值,与预期并不相符 (图 3)。

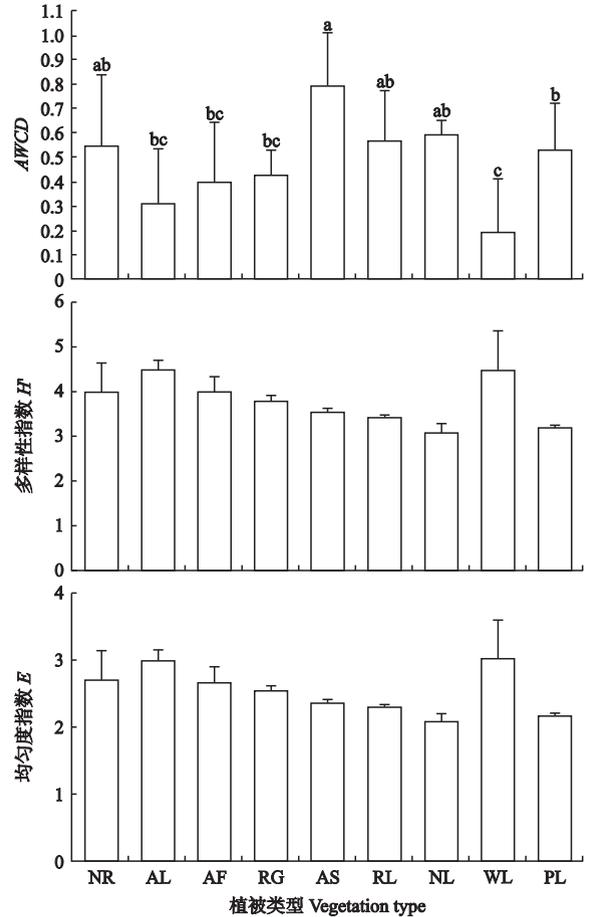


图3 研究区不同植被类型的土壤微生物群落代谢活性和多样性

Fig.3 Soil microbial community catabolic activity and diversity of different vegetation types in the study area ( mean  $\pm$  SD ).

### 2.4 通径分析

通过通径分析可明确不同植被类型中土壤微生物生物量与微生物群落代谢、土壤养分之间的关系。为了研究微生物代谢活性、土壤有机碳 (TOC)、土壤全氮 (TN) 含量与土壤微生物生物量碳 (MBC)、氮 (MBN) 之间的关系,本文引入土壤碳氮比、微生物碳氮比作为联系微生物和土壤有机质之间的桥梁,利用通径分析构建联立方程组,将微生物群落代谢活性、TOC、TN 对 MBC、MBN 的影响分解为直接效应和间接效应,试图从元素循环的角度来理解五者之间的关系。要实现这一目的,首先需建立一个默认模型 (default model),再进一步计算各项通径系数,利用吻合度检验不断调试模型,最终输出一个从理论和统计上均有意义的模型。

本模型中共有 6 个变量 (图 4),其中土壤碳氮比为外生变量,其余为内生变量。外生变量的变化由模型之外的因素决定,不是模型研究的对象;内生变

量的变化可由模型内的变量和误差进行定量表述。土壤碳氮比是衡量微生物可分解性的一个指标,在一定时空内一般为常数,引起土壤碳氮比变化的往往是外来环境因子,如随着生长季变化而引起的植物残株的输入波动所致的碳氮比波动,因此在本模型中作为外生变量考虑。

微生物群落代谢活性对微生物生物量的影响可能通过以下途径:通过图4中的 $B_1$ 、 $B_2$ 、 $B_3$ 、 $B_4$ 4条途径来描述 $AWCD$ 对土壤有机质和微生物本身的影响, $S_2$ 描述了土壤碳氮比影响微生物分解代谢的活性( $AWCD$ ) $S_5$ 试图解释土壤中氮元素对微生物生物量碳氮比的影响,在大多数土壤中,相对碳元素,氮元素对生物生长的限制性更大,由于并不清楚土壤氮含量是否直接作用于微生物生物量氮,因此加上 $S_7$ 这条途径; $S_1$ 、 $S_3$ 、 $B_5$ 、 $B_6$ 是基于土壤碳氮比和微生物碳氮比计算公式上的考量; $S_2$ 、 $B_7$ 反映了碳元素与氮元素在绝大多数场合的协同关系,箭头方向的改变会使模型吻合度剧烈下降,因此采用由碳到氮的方向。

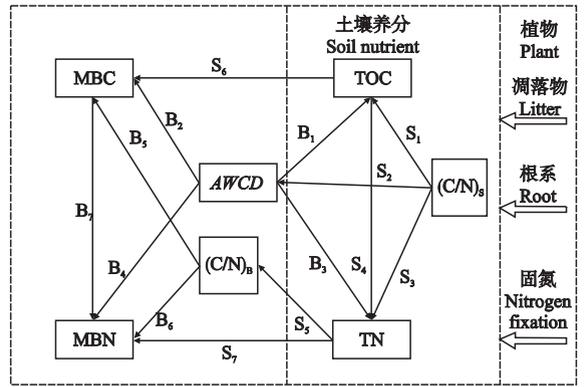


图4 通径分析模型

Fig. 4 Path analysis model.

MBC: 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN: 微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen; TN: 总氮 Total nitrogen; TOC: 有机碳 Organic carbon; (C/N)<sub>s</sub>: 土壤碳氮比 Soil total organic carbon to total nitrogen ratio; (C/N)<sub>B</sub>: 微生物生物量碳氮比 Microbial biomass carbon to biomass nitrogen ratio; AWCD: 平均颜色变化率 Average well color development; S<sub>n</sub>, B<sub>n</sub>: 通径系数 Path coefficients (n = 1 ~ 7).

相对于饱和模型(saturated model),本文中的默认模型省略了很多途径,现有途径的保留和方向是在多次调试后最终确定的。

表2 研究区不同植被类型的通径系数

Tab. 2 Path coefficient of different vegetation types in the study area

| 植被类型<br>Vegetation type | 应变变量<br>Dependent variable | 途径<br>Path           | 影响因素 Independent variable |        |                    |       |                    |        |
|-------------------------|----------------------------|----------------------|---------------------------|--------|--------------------|-------|--------------------|--------|
|                         |                            |                      | TOC                       | TN     | (C/N) <sub>s</sub> | MBC   | (C/N) <sub>B</sub> | AWCD   |
| 乔木<br>Woodland          | MBC                        | 直接作用 Direct effect   | 0.699                     | 0      | 0                  | -     | 0.012              | -0.090 |
|                         |                            | 间接作用 Indirect effect | -0.002                    | -0.002 | 0.269              | -     | 0                  | 0.226  |
|                         |                            | 总作用 Total effect     | 0.697                     | -0.002 | 0.269              | -     | 0.012              | 0.137  |
|                         | MBN                        | 直接作用 Direct effect   | 0                         | -0.102 | 0                  | 0.824 | -0.455             | -0.242 |
|                         |                            | 间接作用 Indirect effect | 0.544                     | 0.072  | 0.192              | 0     | 0.010              | 0.103  |
|                         |                            | 总作用 Total effect     | 0.544                     | -0.030 | 0.192              | 0.824 | -0.446             | -0.139 |
| 灌木<br>Shrubland         | MBC                        | 直接作用 Direct effect   | 0.134                     | 0      | 0                  | -     | 0.016              | 0.296  |
|                         |                            | 间接作用 Indirect effect | 0.005                     | 0.005  | -0.001             | -     | 0                  | 0.001  |
|                         |                            | 总作用 Total effect     | 0.139                     | 0.005  | -0.001             | -     | 0.016              | 0.296  |
|                         | MBN                        | 直接作用 Direct effect   | 0                         | -0.066 | 0                  | 0.532 | -0.758             | 0.096  |
|                         |                            | 间接作用 Indirect effect | -0.231                    | -0.222 | -0.017             | 0     | 0.008              | 0.150  |
|                         |                            | 总作用 Total effect     | -0.231                    | -0.288 | -0.017             | 0.532 | -0.750             | 0.246  |
| 草地<br>Grassland         | MBC                        | 直接作用 Direct effect   | 0.680                     | 0      | 0                  | -     | 0.481              | -0.046 |
|                         |                            | 间接作用 Indirect effect | 0.248                     | 0.231  | 0.197              | -     | 0                  | 0.302  |
|                         |                            | 总作用 Total effect     | 0.928                     | 0.231  | 0.197              | -     | 0.481              | 0.256  |
|                         | MBN                        | 直接作用 Direct effect   | 0                         | -0.039 | 0                  | 1.532 | -0.935             | -0.056 |
|                         |                            | 间接作用 Indirect effect | 0.897                     | -0.096 | 0.369              | 0     | 0.736              | 0.230  |
|                         |                            | 总作用 Total effect     | 0.897                     | -0.135 | 0.369              | 1.532 | -0.199             | 0.174  |
| 农田<br>Cropland          | MBC                        | 直接作用 Direct effect   | 0.720                     | 0      | 0                  | -     | 0.222              | -0.058 |
|                         |                            | 间接作用 Indirect effect | -0.037                    | -0.037 | 0.149              | -     | 0                  | 0.032  |
|                         |                            | 总作用 Total effect     | 0.683                     | -0.037 | 0.149              | -     | 0.222              | -0.026 |
|                         | MBN                        | 直接作用 Direct effect   | 0                         | 0.030  | 0                  | 0.809 | -0.535             | -0.139 |
|                         |                            | 间接作用 Indirect effect | 0.672                     | 0.059  | 0.089              | 0     | 0.180              | -0.012 |
|                         |                            | 总作用 Total effect     | 0.672                     | 0.088  | 0.089              | 0.809 | -0.355             | -0.152 |

TOC: 有机碳 Organic carbon; TN: 总氮 Total nitrogen; (C/N)<sub>s</sub>: 土壤碳氮比 Soil total organic carbon to total nitrogen ratio; MBC: 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN: 微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen; (C/N)<sub>B</sub>: 微生物生物量碳氮比 Microbial biomass carbon to biomass nitrogen ratio; AWCD: 平均颜色变化率 Average well color development.

由表 2 可以看出,除了灌木以外,研究区其他植被类型的土壤微生物生物量碳主要受土壤有机碳影响,而灌木中土壤微生物生物量碳则主要受微生物群落代谢活性(AWCD)影响;研究区各植被类型的土壤微生物量氮主要受微生物生物量碳影响。相比之下,土壤全氮对研究区土壤微生物生物量的影响较小(总作用小于 0.3)。

土壤微生物群落代谢活性对土壤 MBC、MBN 的影响在研究区不同植被类型中各不相同。从 AWCD 对 MBC 的总体效应来看(表 3),微生物群落代谢活性增加可引起农田土壤微生物生物量碳的减少(-0.025),但减少的效应并不明显;在其他 3 种植被类型中,AWCD 对微生物生物量碳引起的总效应均为正值,微生物群落代谢活性每增加 1 个单位,微生物生物量碳将增加 0.14 到 0.30 个单位,但 AWCD 升高对乔木、灌木、草地 3 种植被类型土壤微生物生物量碳产生促进作用的途径不同。对于灌木(柠条)微生物群落代谢活性通过对土壤微生物产生的直接影响占总体影响的 99.8%,而在乔木和草地中,AWCD 增加对微生物生物量碳产生的直接影响为负值,即微生物群落代谢活性的增加会引起微生物生物量碳的减少,AWCD 主要通过对土壤有机碳的促进间接引起微生物生物量碳的增加。

AWCD 对乔木、农田土壤微生物生物量氮的总效应为 -0.140 和 -0.151,对灌木和草地土壤微生物生物量氮的总效应为 0.246 和 0.174(表 4)。在乔木林中,对总体效应贡献最大的是 AWCD 直接效应(-0.242),其次是有机碳(0.176);在灌木林中,对总体效应贡献最大的是微生物生物量碳(0.157),其次是 AWCD 直接效应(0.096);在草地中,对总体效应贡献最大的是有机碳(0.298),其次是微生物生物量碳(-0.070)和 AWCD 直接效应(-0.056);在农田中,对总体效应贡献最大的是 AWCD 直接效应(-0.139),其次是微生物生物量碳(-0.047)和

表 3 研究区不同植被类型土壤微生物群落代谢活性(AWCD)对土壤微生物生物量碳的通路系数

Tab.3 Path coefficient from AWCD to microbial biomass carbon at different vegetation types of the study area

| 植被类型<br>Vegetation<br>type | 直接效应<br>Direct<br>effect | 间接效应 Indirect effect |          | 总体效应<br>Total<br>effect |
|----------------------------|--------------------------|----------------------|----------|-------------------------|
|                            |                          | 有机碳<br>TOC           | 全氮<br>TN |                         |
| 乔木 Woodland                | -0.090                   | 0.226                | 0.000    | 0.136                   |
| 灌木 Shrubland               | 0.296                    | 0.000                | 0.000    | 0.296                   |
| 草地 Grassland               | -0.046                   | 0.308                | -0.005   | 0.256                   |
| 农田 Cropland                | -0.058                   | 0.033                | -0.001   | -0.025                  |

表 4 研究区不同植被类型土壤微生物群落代谢活性(AWCD)对土壤微生物生物量氮的通路系数

Tab.4 Path coefficient from AWCD to microbial biomass nitrogen at different vegetation types of the study area

| 植被类型<br>Vegetation<br>type | 直接效应<br>Direct<br>effect | 间接效应 Indirect effect |            |          | 总体效应<br>Total<br>effect |
|----------------------------|--------------------------|----------------------|------------|----------|-------------------------|
|                            |                          | 微生物<br>生物量碳<br>MBC   | 有机碳<br>TOC | 全氮<br>TN |                         |
| 乔木 Woodland                | -0.242                   | -0.074               | 0.176      | 0.000    | -0.140                  |
| 灌木 Shrubland               | 0.096                    | 0.157                | -0.001     | -0.006   | 0.246                   |
| 草地 Grassland               | -0.056                   | -0.070               | 0.298      | 0.003    | 0.174                   |
| 农田 Cropland                | -0.139                   | -0.047               | 0.033      | 0.002    | -0.151                  |

有机碳(0.033)。除灌木外,研究区其他植被类型中 AWCD(土壤微生物群落代谢活性)增加所带来的直接效应都表现为微生物生物量氮的减少,与微生物生物量碳的规律类似。在草地和乔木林中,通过有机碳产生的效应占较大比例;在灌木和农田中,通过微生物生物量碳产生的效应占较大比例。

### 3 讨 论

#### 3.1 植被恢复对土壤微生物的影响

通过对研究区典型人工乔木林、人工灌木林、农田、撂荒地、天然草地 0~20 cm 表层土壤微生物的研究发现,植被恢复措施能有效地减轻耕作对土壤微生物资源的消耗,在研究区进行退耕还林对土壤微生物资源的恢复具有积极意义。研究表明,农田由于长期向外输出生物量而补充不足,其土壤微生物的储量和活性均很低,而通过种植人工乔木林、灌木林或单纯弃耕撂荒,土壤微生物数量和活性均能恢复到接近天然草地的水平,且恢复年限越长植被类型的恢复效果越好。具有 40 a 生长历史的油松林,其土壤微生物生物量、微生物熵和微生物群落代谢活性接近天然草地的水平。1984 年播种的柠条林土壤微生物生物量略低于天然草地,但其微生物熵和微生物群落代谢活性远高于天然草地。2002 年开始恢复的退耕地、草地中,除了苜蓿地的微生物熵较高之外,总体均低于天然草地。油松林、柠条林和退耕地的土壤微生物各项指标均高于农田。若单从土壤微生物的角度来看,与继续从事耕作相比,退耕地和植树造林都可以显著改善土壤微生物状况。

植被恢复对土壤微生物的积极影响主要来自生物量(如凋落物、根系分泌物等)增加导致的能源输入的增加,土壤微生物的数量和活跃程度与土壤中有有机碳的来源紧密相关。前人的研究认为<sup>[22]</sup>,土壤微生物生物量的高低取决于其能量的来源,如草地根系生物量大、根际分泌物多,为微生物提供的能源

多,微生物生物量大,而农田系统则是个向外输出能量的系统,为微生物提供的能源少,微生物生物量少。根据每年向土壤微生物提供的能源多少,微生物生物量的顺序一般为:草地>林地>耕地<sup>[22]</sup>。本研究中天然草地的微生物量最高、农田最低,但是,对于研究区的几种植被恢复类型而言,微生物生物量的高低并不能一概而论。经过近40年生长的油松林地土壤微生物生物量也可达到天然草地(垄坡荒地、撂荒地)的水平,这是因为多年生长的油松林林下凋落物和根系生物量累积,使地下微生物总量达到较高水平<sup>[23]</sup>;人类干扰程度越大,越不利于微生物积累,如位于道沿的草地,由于长期受到人类践踏、车辆碾压,土壤物理结构受到破坏,其土壤微生物的数量和活性均显著低于垄坡荒草地(受干扰程度较小)<sup>[24]</sup>。

恢复植被类型的选择对土壤微生物产生一定影响。Han等<sup>[25]</sup>对大豆等5种不同植被类型下土壤微生物的研究发现,豆科植物可显著增进微生物群落大小和功能。Sephn等<sup>[26]</sup>研究显示,豆科植物的缺乏导致土壤微生物总量下降15%。豆科植物根系活跃着大量的固氮根瘤菌,根瘤菌在化感物质的作用下迁移到寄主根系附近、侵入,形成根瘤以及成熟的类菌体,通过类菌体执行固氮功能,将氮气还原为氨,最终合成酰胺类或酰胺类化合物。这个过程中,不仅通过生物固氮增加了微生物体内氮元素的含量,也由于根瘤菌本身的细胞内容物聚β-羟丁酸(PHB)的增加,提高了微生物细胞固持碳元素的比例<sup>[27-28]</sup>。本研究结果表明,柠条灌木林仅通过20年的恢复,其地下微生物的数量已接近恢复50年的油松林,在微生物活性和对土壤养分的利用效率上甚至超过了油松林。通径分析也显示,在柠条林中,土壤微生物群落代谢活性对微生物量累积有着强烈的促进作用,而在其他植被类型中微生物生物量主要受到土壤有机碳的调控。综合考虑地上植被的生态系统功能和土壤微生物的恢复,豆科灌木(如柠条)是恢复植被的较好选择。

### 3.2 Shannon-Wiener 指数的局限性

研究者常将植被生态学中的 Shannon-Wiener 指数用于计算土壤微生物对 Biolog 微平板碳源利用的多样性,但在使用中需注意一些问题。从 Shannon-Wiener 指数的计算公式和定义来看, $P_i$  ( $P_i = \frac{1}{31 \cdot AWCD} OD_{590 \text{ nm}}$ ) 是一个无限接近 1 的正数,其大小与微生物对碳源的总体利用情况有关。不同土样

的 AWCD 值往往各不相同,AWCD 值较小的土样只需要较小的吸光值(OD)即可达到相同的  $P_i$  值,AWCD 较大的土样则需较大的 OD 值才能达到相同的  $P_i$  值。 $P_i$  的线性代数和为 Shannon-Wiener 多样性指数,导致容易出现对碳源整体利用偏低的土样被过度阐释(overqualify)。这正是图4中小麦土壤微生物多样性指数偏高的原因。因为小麦本身的 AWCD 值最低,导致其  $P_i$  值偏高,而并非由于小麦微生物多样性较其他植被类型高。因此,在借用 Shannon-Wiener 指数对土壤微生物进行解释时,应十分注意其生态学原理,最好是在 AWCD 值都很接近的情况下进行比较。

### 参考文献

- [1] Sun B (孙波), Zhao Q-G (赵其国). Soil quality and continuing environment. III. Biological index of soil quality assessment. *Soils (土壤)*, 1997, **29**(5): 225-234 (in Chinese)
- [2] Zhang J-E (章家恩), Cai Y-F (蔡燕飞), Gao A-X (高爱霞), et al. Review on laboratory methods for soil microbial diversity. *Soils (土壤)*, 2004, **36**(4): 346-350 (in Chinese)
- [3] Schloter M, Dilly O, Munch JC. Indicators for evaluating soil quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2003, **98**: 255-262
- [4] Jia G-M (贾国梅), Wang C-Y (王春燕), Cao J (曹靖), et al. Microbial biomass in soil during secondary forest succession in Ziwuling, Northwest China. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)* (兰州大学学报·自然科学版), 2007, **43**(1): 80-83 (in Chinese)
- [5] Wang G-H (王光华), Liu J-J (刘俊杰), Qi X-N (齐晓宁), et al. Effects of fertilization on bacterial community structure and function in a black soil of Dehui region estimated by Biolog and PCR-DGGE methods. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2008, **28**(1): 220-226 (in Chinese)
- [6] Zhang S-Q (张社奇), Wang G-D (王国栋), Liu Y-P (刘云鹏), et al. Distributive feature of soil microorganism of *Pinus tabulaeformis* plantation forestland in Loess Plateau. *Acta Laser Biology Sinica (激光生物学报)*, 2005, **14**(5): 353-358 (in Chinese)
- [7] Ladd JN, Amato M, van Veen HA. Soil microbial biomass: Its assay and role in turnover of organic matter C and N. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, **36**: 1369-1372
- [8] Jia GM, Cao J, Wang C, et al. Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziwuling, northwest China. *Forest Ecology and Management*, 2005, **217**: 117-125
- [9] Sinha S, Mastro RE, Ram LC, et al. Rhizosphere soil microbial index of tree species in a coal mining ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, **41**: 1824-

- 1832
- [ 10 ] Blouin M , Zuilly-Fodil Y , Pham-Thi AT , *et al.* Below-ground organism activities affect plant aboveground phenotype , inducing plant tolerance to parasites. *Ecology Letters* , 2005 , **8** : 202–208
- [ 11 ] Wardle DA. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* , 2006 , **9** : 870–886
- [ 12 ] Shang A-J ( 尚爱军 ). Existing problems and countermeasures of vegetation restoration in the Loess Plateau. *Journal of Northwest Forestry University* ( 西北林学院学报 ) , 2008 , **23** ( 5 ) : 46–50 ( in Chinese )
- [ 13 ] Compilation Committee of Gansu Province Local Chronicle ( 甘肃省地方史志编纂委员会 ) , Compilation Committee of Gansu Province Forest Chronicle ( 甘肃省林业志编辑委员会 ). Gansu Province Chronicle. 12. Forest Chronicle. Lanzhou : Gansu People ' s Press , 1999 ( in Chinese )
- [ 14 ] Bao S-D ( 鲍士旦 ). Soil and Agricultural Chemistry Analysis. 3rd Ed. Beijing : China Agriculture Press , 2000 ( in Chinese )
- [ 15 ] Zheng H ( 郑 华 ) , Ouyang Z-Y ( 欧阳志云 ) , Fang Z-G ( 方治国 ) , *et al.* Application of biology to study on soil microbial community functional diversity. *Acta Pedologica Sinica* ( 土壤学报 ) , 2004 , **41** ( 3 ) : 456–461 ( in Chinese )
- [ 16 ] Insam H , Goberna M. Use of Biology for the Community Level Physiological Profiling ( CLPP ) of Environmental Samples. Netherlands : Kluwer Academic Publishers , 2004
- [ 17 ] Guo Z-G ( 郭志刚 ). Social Statistic Analysis Method. Beijing : China Renmin University Press , 1999 ( in Chinese )
- [ 18 ] Bradley RL , Fyles JW. A kinetic parameter describing soil available carbon and its relationship to rate increase in C mineralization. *Soil Biology and Biochemistry* , 1995 , **27** : 167–172
- [ 19 ] Shen H ( 沈 宏 ) , Xu Z-H ( 徐志红 ). Effects of fertilization on different carbon fractions and carbon pool management index in soils. *Acta Pedologica Sinica* ( 土壤学报 ) , 2000 , **37** ( 2 ) : 166–173 ( in Chinese )
- [ 20 ] Balota EL , Colozzi-Filho A , Andrade DS , *et al.* Microbial biomass in soils under different tillage and crop rotation systems. *Biology and Fertility of Soils* , 2003 , **38** : 15–20
- [ 21 ] Huang Y ( 黄 宇 ) , Wang S-L ( 汪思龙 ) , Feng Z-W ( 冯宗炜 ) , *et al.* Soil quality assessment of forest stand in different plantation ecosystems. *Chinese Journal of Applied Ecology* ( 应用生态学报 ) , 2004 , **15** ( 10 ) : 2199–2205 ( in Chinese )
- [ 22 ] He Z-L ( 何振立 ). Soil microbial biomass and its value in nutrient cycling and environment quality assessment. *Soils* ( 土壤 ) , 1997 , **29** ( 2 ) : 61–69 ( in Chinese )
- [ 23 ] Zheng H , Ouyang ZY , Wang XK , *et al.* Effects of regenerating forest cover on soil microbial communities : A case study in hilly red soil region , Southern China. *Forest Ecology and Management* , 2005 , **217** : 244–254
- [ 24 ] Tan Z-J ( 谭周进 ) , Xiao Q-M ( 肖启明 ) , Zu Z-B ( 祖智波 ). Effect of recreation activities on soil microflora and activities in Zhangjiajie National Forest Park. *Acta Pedologica Sinica* ( 土壤学报 ) , 2007 , **44** ( 1 ) : 184–187 ( in Chinese )
- [ 25 ] Han XM , Wang RQ , Liu J , *et al.* Effects of vegetation type on soil microbial community structure and catabolic diversity assessed by polyphasic methods in North China. *Journal of Environmental Sciences* , 2007 , **19** : 1228–1234
- [ 26 ] Spehn EM , Joshi J , Schmid B , *et al.* Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. *Plant and Soil* , 2000 , **224** : 217–230
- [ 27 ] Zhou D-Q ( 周德庆 ). Essential Microbiology. Beijing : Higher Education Press , 2001 ( in Chinese )
- [ 28 ] Bai J-J ( 白建军 ) , Shi Q-L ( 史清亮 ). A comparative analysis on resources characteristics of symbiotic nitrogen fixation strains of Pea shrub and Hippophae. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences* ( 山西农业科学 ) , 2008 , **36** ( 9 ) : 49–52 ( in Chinese )

---

作者简介 张燕燕,女,1984年生,硕士。主要从事土壤微生物生态学研究,发表论文2篇。E-mail : zhangyanyans@ gmail. com

责任编辑 杨 弘

---