

草地土壤微生物多样性影响因子

韩丛丛¹, 杨 阳¹, 刘秉儒¹, 谢应忠^{1,2}

(1.宁夏大学西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室/西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 宁夏 银川 750021; 2.宁夏大学农学院, 银川 750021)

摘要:草地土壤微生物多样性是当前草地生态学研究热点之一, 本文主要综述非生物因素、人类活动、生物因素 3 方面对草地土壤微生物多样性的影响, 分别从土壤温度、土壤水分、土壤 pH、放牧、开垦、施肥、植被类型、植物多样性、群落结构、外来入侵植物、植物根际等方面具体阐述这些因素变化对土壤微生物多样性产生的影响, 并在此基础上探讨草地土壤微生物多样性研究未来的发展趋势, 为深入研究草地对外界因子的响应机制和适应对策及管理提供科学依据。

关键词:草地; 土壤微生物多样性; 非生物因素; 人类活动; 生物因素

中图分类号: S812.2

文献标识码: A

文章编号: 1001-0629(2014)12-2242-09*

Influencing factors of soil microbial diversity in grassland

HAN Cong-cong, YANG Yang, LIU Bing-ru, XIE Ying-zhong

(1. Key Lab. for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in North-western China of Ministry of Education/Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration of North-western China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China;
2. College of Agricultural, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: Soil microbial diversity of grassland is one of the important issues in grassland ecology. This paper reviewed the advances in researches on influencing factors of soil microbial diversity in grassland, including abiotic factors, human activities and biological factors, and explored the effects of variations on microbial diversity from soil temperature, soil moisture, soil pH, grazing, cultivation, fertilization, vegetation type, plant diversity, community structure, invasive plants and rhizosphere. Finally, future researches of soil microbial diversity, environmental factors and adaptation strategy were discussed which provided scientific basis for the response and adaptation mechanism of grassland.

Key words: grassland; soil microbial diversity; abiotic factors; human activities; biological factors

Corresponding author: LIU Bing-ru E-mail: bingru.liu@163.com

土壤微生物是指生活在土壤中的微生物, 包括细菌、真菌、放线菌、土壤藻类和土壤原生动物等^[1], 它们在土壤养分的分解转化、释放循环以及改善土壤理化性质等方面起着主导作用^[2], 同时在物质循环和能量流动中也发挥着至关重要的作用^[3]。土壤微生物

与土壤 pH 值、含水量、酸碱度、植被类型、土壤有机质等有着密切联系^[4-5], 土壤团聚体所存在的环境条件及状态具有较高的空间变异性导致微生物在土壤中的空间分布有明显的异质性^[6]。土壤微生物对外界环境变化具有较强的敏感性, 能够较快反映出土壤

* 收稿日期: 2013-12-11 接受日期: 2014-10-27

基金项目: 宁夏自然科学基金(NZ14015)

第一作者: 韩丛丛(1991-), 女, 山东邹平人, 在读硕士生, 主要从事植被和恢复生态学研究。E-mail: m18795214667@163.com

通信作者: 刘秉儒(1971-), 男, 甘肃宁县人, 副研究员, 硕士, 博士, 主要从事土壤及微生物生态恢复理论与技术研究。

E-mail: bingru.liu@163.com

质量变化,可用作评价土壤的生物指标之一,众多特性使得微小生物成为诸多学者的研究对象^[7]。

土壤微生物多样性是指土壤生态系统中所有的微生物种类、它们拥有的基因以及这些微生物与环境之间相互作用的多样化程度,当前研究主要集中在物种多样性、遗传多样性、结构多样性及功能多样性 4 个方面^[8]。自然环境、人类活动以及全球变化等因素对草地土壤微生物多样性的影响逐渐成为国内外研究热点^[4,7]。与森林、农田和湿地等相比,我国草地土壤微生物多样性研究起步较晚,技术和方法创新也相对落后,虽然已有不少的研究报道^[9-10],但大部分研究范围较窄并且趋于单一化,尤其是在环境因子、全球气候变化以及人类干扰背景下,草地土壤微生物基本特征、适应机制、繁殖策略等研究相对滞后^[10-11]。鉴于此,本文分别从非生物因素、人类活动、生物因素 3 方面总结草地土壤微生物多样性的影响因子,并提出草地土壤微生物多样性在生态学领域的发展趋势,从而为我国草地的有效管理、可持续开发利用提供科学依据。

1 非生物因素对草地微生物多样性的影响

1.1 土壤温度对草地土壤微生物多样性的影响

土壤微生物在生活史中发生了一系列生化反应,主要依赖于土壤酶活性的变化,而温度可调控土壤酶活性,因此,土壤温度成为调节土壤微生物的重要环境因子^[12]。在适宜条件下,草地土壤微生物数量和多样性与土壤温度呈正相关,主要是由于适宜的温度促进了土壤微生物的生长和繁殖,但随温度的升高,土壤微生物的代谢活动对物质和能量的需求受限,依靠消耗自身的能量来维持活性,导致微生物的生长受抑制^[11];但陈珊等^[13]对东北羊草(*Leymus chinensis*)草原土壤微生物量的季节变化与生态环境因素进行探讨时发现,土壤微生物量与土壤温度呈非线性相关。

1.2 土壤水分对草地土壤微生物多样性的影响

土壤水分对于微生物正常代谢的维持发挥着至关重要的作用,影响着土壤微生物基本特性及其多样性^[14],由于土壤微生物对水分变化具有较强的敏感性,通常微小的水分变化会引起土壤微生物的物质循环和能量流动发生改变^[15]。通常情况下,土壤微生物数量、多样性与降水量之间呈正相关的关系,即在降水量高的地区土壤微生物数量和多样性相对

较高^[16],土壤水分过多或不足均会抑制土壤微生物,水分含量适中时土壤微生物数量和多样性达到最大^[17]。强降水对黄土高原小麦(*Triticum aestivum*)田土壤微生物的影响取决于雨前土壤水分状况,在土壤干旱时,强降水促进土壤微生物多样性,土壤湿润时,抑制其多样性^[18],这是由于少量降水主要影响凋落物分解,而凋落物分解对降水和地下有机质分解响应较快^[19],如果雨前土壤水分含量较高且雨量较大时,凋落物持水截流使土壤微生物代谢与生长受到限制;也有研究显示降水明显抑制了土壤微生物数量及多样性,尤其对于强降水,如果雨前土壤水分处于近饱和状态,即使少量的降水也会抑制到土壤微生物数量及其多样性^[20];但在澳大利亚新南威尔士州草地,气候因素(温度和降雨量)对土壤微生物多样性并没有显著影响^[21]。由于草地所处的环境条件是不断变化的,土壤微生物多样性也随季节的变化表现出一定的规律^[22]。在中国农牧交错带科尔沁沙质草甸,土壤微生物总数、细菌和放线菌数量均表现出与降雨量同步的季节动态,真菌数量从 5 月份到 8 月份呈递增趋势,随后减少至最低^[5],这可能与水热的共同作用有关;在东北羊草草原,微生物数量与气候基本保持一致变化规律,即土壤细菌、真菌和放线菌的最大值都出现在 8 月,其中土壤温度和含水量为主要制约因素^[23]。因此,研究草地土壤微生物与降水季节变化之间的关系有助于理解全球气候变化和降水格局对草地结构与功能的作用过程与机理。

1.3 土壤 pH 对草地土壤微生物多样性的影响

土壤 pH 值指示了土壤酸碱、盐碱化程度^[24],尤其对于草地,它可以通过影响微生物代谢的酶活性及细胞膜的稳定性及通透性而影响其对营养物质的吸收^[25]。Bardgett 等^[26]对英国 4 种草地的研究发现,土壤 pH 值通过改变土壤微生物群落的结构而影响草地土壤微生物数量及多样性,随 pH 的值降低,细菌数量减少,而真菌数量增加;在澳大利亚新南威尔士州,土壤水分与微生物多样性指数呈正相关,而 pH 值则显示负相关性^[21](表 1),这可能是因为受到生产力和营养的限制。而在英国耕地土壤微生物生物量和微生物活性在值为 5~7 范围内呈稳定趋势,原因是在此范围内有机碳、全氮浓度差异很小^[27]。在草地方面找准并确定对土壤微生物多样性有显著影响的极端 pH 值(强酸碱性)是研究土

表 1 非生物因素对草地土壤微生物多样性的影响

Table 1 Effects of abiotic factors on soil microbial diversity of grassland

影响因素 Influencing factor	影响结果 Results of effect	参考文献 Reference
土壤温度 Soil temperature	土壤微生物多样性与温度呈正相关性(条件适宜) Soil microbial diversity was positively correlated with temperature(Suitable conditions)	[11]
	土壤微生物多样性与温度呈非线性相关 Soil microbial diversity was non-linear related with temperature	[13]
土壤水分 Soil moisture	土壤干旱时,强降水促进土壤微生物多样性 Strong precipitation promoted soil microbial diversity under soil drought condition	[18-19]
	土壤水分含量近饱和时,少量的降水会抑制土壤微生物多样性 Soil microbial diversity was inhibited under small amount of precipitation when soil moisture is almost saturated	[20]
	降水对土壤微生物多样性无显著影响 Precipitation had no significant effects on soil microbial diversity	[21]
	真菌数量从 5—8 月呈递增趋势,随后减少至最低 The amount of fungi showed an increasing trend from May to August, then reduced to a minimum	[5]
	土壤细菌、真菌和放线菌最大值都出现在 8 月(受温度和含水量限制) The maximum of soil bacteria, fungi and actinomycetes appeared in August(It was limited by temperature and moisture)	[23]
土壤 pH Soil pH	随 pH 值降低,细菌数量减少,而真菌数量增加 Bacteria reduced while fungi increased with the lower pH	[26]
	土壤 pH 值与土壤微生物多样性呈负相关性(受生产力 and 营养限制) Soil pH was negatively correlated with soil microbial diversity (It was limited by productivity and nutrition)	[21]
	土壤 pH 值为 5~7 范围内呈稳定趋势 It showed a stable trend when pH between 5 and 7	[27]

壤酸碱度对土壤微生物多样性影响的出发点。

2 人类活动对草地土壤微生物多样性影响

2.1 放牧对草地土壤微生物多样性影响

放牧主要是通过家畜采食、践踏以及排泄物养分归还等途径影响土壤理化性质、营养物质平衡与循环过程,进而间接影响土壤微生物^[28],此过程对草地根际微生物区系的影响尤为明显^[29],且放牧强度不同,其对根际微生物区系数量和多样性各有差异^[30]。草地根际微生物区系的总数量及各类微生物(好气性细菌、放线菌、真菌)数量和多样性在过度放牧时相应地降低。通常情况下,放牧会降低土壤微生物多样性^[31],但适度放牧会使草地土壤根系及其分泌物较为丰富,促进土壤微生物的大量繁殖,使

草地具有较高的土壤微生物多样性,同时适度放牧将更多的枯落物输送并归还土壤中,推动了微生物活跃的运动、旺盛的生长和繁殖^[27],而重牧区则由于家畜过度采食和践踏造成了水分和通气状况不佳制约了土壤微生物的生长和繁殖。除此之外,土壤微生物多样性还受到草地类型、植被类型、放牧年限、放牧压力、土壤的初始状态、环境因素等影响,对此研究者们得出的结论也不尽一致^[32]。综合不同气候带、地理环境等因素,并结合草原土壤微生物特点寻找一个合适的放牧梯度,筛选出一种集生态效益、经济效益、社会效益于一体的合理配置模式应是今后的主要研究方向。

2.2 开垦对草地土壤微生物多样性影响

开垦是人为对草地扰动的重要因素之一,草地

开垦后会造造成易分解有机碳大量流失,将对草地土壤微生物多样性产生严重影响^[21]。目前,有关草地开垦对土壤微生物多样性影响的研究结果基本一致,即草地开垦后降低了土壤微生物多样性^[32]。东北松嫩羊草草原开垦种植向日葵(*Helianthus annuus*)后土壤微生物多样性下降^[33];广西西北部喀斯特地区天然草地开垦为农田后,土壤微生物多样性也呈显著下降趋势^[34];美国加利福尼亚草原开垦后土壤微生物多样性与一年生和多年生草地处理间土壤微生物磷脂脂肪酸图谱有显著差别^[35],这说明草地开垦对土壤微生物多样性产生了深远的影响。这些研究结果主要是由于草地开垦后降低了微生物可利用碳源,同时开垦活动破坏了土壤团聚体,使一部分土壤活性有机质不够稳定,二者的作用或者综合交互作用导致了草地开垦后土壤微生物多样性极大地降低。

2.3 施肥对草地土壤微生物多样性影响

施肥既可增加土壤中的有机碳,又可直接改善土壤养分限制状况,从而影响微生物群落的变化^[36],施肥可刺激土壤微生物的生长和繁殖^[37]。在施有机肥前期,大量喜富营养型微生物生长,但种类较少、结构较为单一、土壤微生物群落多样性较低,随施肥作用时间的延长,土壤中各种可利用养分含量逐渐减少,喜富营养型微生物被大量生长的贫营养微生物及土著微生物取代,使得土壤微生物多样性有所增加并朝稳定方向发展^[38];另一方面,施肥能够促进草地植被的生长,改善土壤养分贫瘠状况,从而造成土壤微生物群落发生变化。然而,不同施肥量、施肥方式、肥料类型、施肥时间、草地初始养分等均会对土壤微生物多样性产生明显的影响^[39]。施氮肥可显著促进新疆荒漠草原土壤中真菌、放线菌和细菌的增加,进而增加土壤微生物群落多样性^[40];长期施用化肥配施有机肥可以促进亚热带稻田土壤有机氮素的矿化作用,增大氮的矿化量和矿化速率,对土壤有机碳、土壤微生物量、活性和群落多样性均有明显促进作用^[41]。受人类扰动、环境变迁等影响全球升温已成为事实^[42],我国目前已成为全球第三大 N 沉降区^[43],N 沉降的持续增加严重影响了草地植被—土壤系统的结构与功能^[44]。在适宜的土壤水分条件下,草地土壤微生物就会迅速繁殖^[15],随着 N 沉降,干湿交替的增加,微生物数量及

其多样性也会随之增加^[45],并且在较大时空尺度上降水格局引起的反复干湿交替和 N 素沉降对土壤微生物的影响过程和机制相差很大^[46]。N 输入能够增加非活体植被土壤微生物多样性^[47],同时也可以影响到草地土壤微生物的分解过程和地上植被多样性^[48];长期、慢性 N 沉降会大大降低草地微生物物种丰富度^[49],这是物种对高沉降 N 的一种适应调节模式;植被多样性是 N 沉降一个重要的决定因素,地上植被多样性可以直接调节微生物群落结构组成^[50]。适量的 N 素输入能够促进植被和土壤微生物的生长,但究竟 N 素输入在多大程度上能够增加植被—土壤物种多样性、N 素输入时间对物种的响应、物种与 N 素输入的反馈调节机制都是未来值得研究的问题^[51](表 2)。

3 生物因素对土壤微生物多样性的影响

草地土壤微生物多样性可体现群落结构的稳定性,通过物质循环和能量流动对土壤微生物产生重要影响^[4]。环境条件的变化很容易引起土壤微生物多样性的空间变异,而土壤微生物多样性及空间变异性又反馈调节作用于地上植被,二者共同对环境产生灵敏的应答反应,体现了草地土壤微生物与植被之间的协同以及二者对外界环境的响应与适应^[52-53]。

3.1 植被类型对草地土壤微生物多样性的影响

在具有相似环境条件的时空尺度下,草地生态系统不同植被类型下土壤微生物结构和多样性均表现出明显的差异性,植被类型的变化会引起微生物活性和多样性的快速响应,从而决定了草地土壤微生物结构组成及其多样性。Zak 等^[51]长期研究了草地 16 种不同类型植被下土壤微生物多样性,发现植物多样性影响微生物多样性及其循环过程,并控制生态系统氮循环,而高生产力的植被类型具有较高的土壤微生物多样性;在内蒙古皇甫川流域,相比乔木和灌木,草地的土壤微生物类群和多样性更占优势,而草地的放线菌的白孢类群少于乔木和灌木^[53];在中国北方,豆科植被能够明显增加可培养微生物的数量和群落多样性,栽培草地由于干扰性较大导致土壤微生物数量和多样性较低,说明在植被种类、豆科植被和天然植被类型较多的情况下,草地土壤微生物群落多样性会得到促进^[54]。

表 2 人类活动对草地土壤微生物多样性的影响

Table 2 Effects of human activities on soil microbial diversity of grassland

影响因素 Influencing factor	影响结果 Results of effect	参考文献 Reference
放牧 Grazing	过度放牧时,土壤微生物多样性降低(好气性细菌、放线菌、真菌) Soil microbial diversity reduced when overgrazing (Aerobic bacteria, actinomycetes, fungi)	[31]
	适度放牧时,土壤微生物多样性较高 Soil microbial diversity was higher when grazing was moderate	[27]
开垦 Cultivation	开垦后,土壤微生物多样性降低(广西西北部喀斯特天然草地开垦为农田) Soil microbial diversity reduced after cultivation (Natural grassland of karst became farmland after cultivation in the northwestern of Guangxi Province)	[32-35]
施肥 Fertilization	土壤微生物多样性随施肥作用时间延长而增加 Soil microbial diversity increased with prolonged effects of fertilization	[38]
	施氮肥促进真菌、放线菌、细菌增加(新疆荒漠草原) Fungi, actinomycetes and bacteria increased in the case of nitrogen (Desert steppe of Xinjiang Province)	[40]
	随 N 沉降增加而增加(土壤水分适宜) Increased with nitrogen deposition (Soil moisture was suitable)	[45]
	长期、慢性 N 沉降使土壤微生物多样性降低 Soil microbial diversity reduced because long-term, chronic nitrogen deposition	[49]

3.2 植物多样性及群落结构对草地土壤微生物多样性的影响

草地植被群落的结构组成和多样性影响植被的种间差异,并通过改变土壤环境使土壤微生物群落结构和多样性发生变化。随植被多样性的增加,土壤微生物数量、真菌丰富度及多样性明显增加,主要是由于植被多样性和生产力的增加所引起的^[51];草地植被种类的丰富度和功能多样性对可培养细菌群落的代谢活性和代谢多样性有正面的影响^[55];研究表明,土壤微生物多样性与地上植被群落多样性呈正相关^[56](表 2)。在后续研究中应加强以土壤微生物多样性的变化评价草地植被结构和多样性,除了准确预测和估算我国草地生态系统的生产力之外,进一步探讨地上与地下多样性关系,从而更准确地判断和评估草地生态系统平衡与循环过程。

3.3 外来入侵对草地土壤微生物多样性的影响

外来植物物种正日益成为人们研究的重点,外来种的成功入侵可能会改变土壤条件,影响土壤微生物群落^[57]。人类有意或无意“嫁到”新的地理分

布区的物种总数可能已有 50 万种之多^[58],目前我国关于外来入侵对草地土壤微生物群落结构及其多样性影响的研究报道相对较少,尤其是外来入侵对土壤的影响过程和土壤生物多样性方面^[57]。北美外来入侵植被矢车菊(*Centaurea maculosa*)对当地草地发展具有较强的抑制作用,与土壤微生物形成正负反馈调节过程,而在欧洲,矢车菊植被下土壤微生物群落抑制了杂草的增长,对草地土壤微生物多样性起到了积极作用^[58]。对于草地而言,外来入侵并非独立而行,仅仅是没有选择合适的生境,它与全球变化(如气候变化、土地利用方式的改变、生物多样性的丧失、N 沉降、环境污染等)相互作用和联系,在全球变化背景下如何择取有益植被和防治入侵植被是摆在我们面前的难题。

3.4 植物根际对草地土壤微生物多样性的影响

根系分泌物是植被根系在生长过程中向周围环境释放的各种有机与无机物质,并在其周围产生特殊的微生态环境,为草地土壤微生物的生长提供重要的能源物质和代谢场所,不同根系分泌物的组成和数量影响着土壤微生物的种类和多样性^[9,59];

Waid^[60]基于草地植被凋落物及根系分泌物特性,指出土壤微生物多样性的变化可能是由植被类型、数量和结构组成决定的,植物为土壤微生物提供营养和能量的同时也会影响微生物群落结构和功能及其多样性(表 3)。植物根系能够感知根际中土壤微生物,在根系分泌物的影响下,菌群繁殖加速^[61]。土壤微生物可通过改变营养元素的周转和土壤理化性质等影响草地地上多样性,地上植物主要通过生理

生态过程为土壤微生物提供能源物质^[62],此外,不同植物生长阶段基因型、表现型、生活型、根系分泌物种类、呼吸和蒸腾速率以及土壤母质本身及理化特性等均会对土壤微生物多样性产生较大影响^[51,63-64],因此,植物—土壤—微生物之间关系是草地生态系统中植物与土壤微生物协调和反馈调节机制的集中体现,也是自然界各种环境因子综合作用的结果^[65]。

表 3 生物因素对草地土壤微生物多样性的影响
Table 3 Effects of biological factors on soil microbial diversity of grassland

影响因素 Influencing factor	影响结果 Results of effect	参考文献 Reference
植被类型 Vegetation types	高生产力的植被具有较高的土壤微生物多样性 Vegetation with high productivity had higher soil microbial diversity	[51]
	相比于乔木和灌木,草地土壤微生物多样性更占优势 Soil microbial diversity of grassland was more predominant over trees and shrubs	[53]
	豆科植被可显著增加可培养微生物的群落多样性 Leguminous vegetation significantly increased microbial community diversity of culturable microorganism	[54]
	栽培草地土壤微生物多样性较低 Soil microbial diversity of pasture was lower	[54]
植物多样性 Plant diversity	真菌多样性随植物多样性增加而增加 Fungal diversity increased with plant diversity	[51]
	草地植被功能多样性对可培养细菌群落的代谢多样性有正面影响 Vegetation functional diversity had a positive effect on the metabolic diversity of bacterial community under culturable condition	[55]
群落结构 Community structure	土壤微生物多样性与地上植被群落多样性呈正相关 Soil microbial diversity was positively correlated with vegetation community diversity of aboveground	[56]
外来入侵植物 Invasive plants	土壤微生物与入侵植物形成正负反馈调节过程 Soil microorganism had a regulation-process of positive and negative feedback with invasive plants	[58]
	入侵植物对多样性起到积极作用 Invasive plants played a positive role to soil microbial diversity	[58]
植物根际 Rhizosphere	根系分泌物促使菌群繁殖 Root exudates could promot reproduction of flora	[61]

4 结论与展望

从上面的分析中可以看出,尽管国内外学者对非生物因素、人类活动和生物因素对草地土壤微生物多样性的影响开展了大量研究,并取得了一定的进展,但有部分结果尚存在很大的不确定性,有的甚

至截然相反。因此,草地土壤微生物多样性在未来还应开展以下研究:

1)未来应深化草地土壤微生物应对降水格局的作用机制、适应方式以及对降水临界阈值的探讨,进一步明确土壤微生物各组分和各种生物有机体对降水的响应机制,并开展长期野外试验结合遥感监测

系统在多时空尺度量化预测、模拟和估算土壤微生物应对降水过程及趋势。

2) 基于全球气候变化背景下的干湿沉降, 深入分析土壤微生物功能的基本特征、适应机制、调控途径以及功能群落与气候变化的反馈作用机制, 在此基础上全面开展多因子控制模拟试验, 综合考虑各因子对土壤微生物贡献值及其相互影响的作用关系。

3) 将土壤微生物功能群多样性研究放在首要位置, 深入理解环境胁迫下土壤微生物与植物(地上与地下)相互作用机制以及大气—植被—土壤—微生物

协同与反馈效应, 在个体和物种尺度上划分土壤微生物功能群并将其扩大到区域和全球生态学领域, 围绕环境及人类胁迫下的土壤微生物功能群开展土壤微生物多样性研究。

4) 紧密围绕生物地球化学循环、土壤微生物多样性、土壤微生物生态工程以及人类生态服务价值功能等, 组建和完善土壤微生物多样性评价指标和方法体系, 结合土壤微生物循环过程与人类生产生活方式的关系, 健全和完善草地生态系统的生态服务功能价值体系, 维护生态系统健康、稳定和切实实现人与自然的和谐可持续发展。

参考文献

- [1] 姚槐应, 黄昌勇. 土壤微生物生态学及其实验技术[M]. 北京: 科学出版社, 2006.
- [2] Baldock J A, Skjemstad J O. Role of the soil matrix and minerals in protecting natural organic materials against biological attack[J]. *Organic Geochemistry*, 2000, 31(7-8): 697-710.
- [3] 刘秉儒, 张秀珍, 胡天华, 李文金. 贺兰山不同海拔典型植被带土壤微生物多样性[J]. *生态学报*, 2013, 33(22): 7211-7220.
- [4] 刘秉儒. 红砂植被恢复期间群落结构、土壤微生物和养分特性动态及其相互关系的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2009.
- [5] 王少昆, 赵学勇, 左小安, 郭铁瑞, 李玉强, 曲浩. 科尔沁沙质草甸土壤微生物数量的垂直分布及季节动态[J]. *干旱区地理*, 2009, 32(4): 610-615.
- [6] 刘恩科. 不同施肥制度土壤团聚体微生物学特性及其与土壤肥力的关系[D]. 北京: 中国农业科学院, 2007.
- [7] Allison V J, Miller R M, Jastrow J D, Matamala R, Zak D R. Changes in soil microbial community structure in a tall-grass prairie chronosequence[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 69(5): 1412-1421.
- [8] 林先贵, 胡君利. 土壤微生物多样性的科学内涵及其生态服务功能[J]. *土壤学报*, 2008, 45(5): 892-899.
- [9] 何亚婷, 董云社, 齐玉春, 肖胜生, 刘欣超. 草地生态系统土壤微生物量及其影响因子研究进展[J]. *地理科学进展*, 2010, 29(11): 1350-1359.
- [10] 杨阳. 模拟增温和氮素添加对内蒙古荒漠草原土壤微生物呼吸的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.
- [11] 孙良杰, 齐玉春, 董云社, 彭琴, 何亚婷, 刘欣超, 贾军强, 曹丛丛. 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响研究进展[J]. *地理科学进展*, 2012, 31(12): 1715-1723.
- [12] Steinweg J M, Dukes J S, Wallenstein M D. Modeling the effects of temperature and moisture on soil enzyme activity: Linking laboratory assays to continuous field data[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 55: 85-92.
- [13] 陈珊, 张常钟, 刘东波, 张镇瑗, 杨靖春. 东北羊草草原土壤微生物生物量的季节变化及其与土壤生境的关系[J]. *生态学报*, 1995, 15(1): 91-94.
- [14] McMahon P B, Chapelle F H. Microbial production of organic acids in aquitard sediments and its role in aquifer geochemistry[J]. *Nature*, 1991, 349: 233-235.
- [15] Rietz D N, Haynes R J. Effects of irrigation induced salinity and sodicity on soil microbial activity[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(6): 845-854.
- [16] 汪海静. 土壤微生物多样性的主要影响因素[J]. *北方环境*, 2011, 23(1-2): 90-91.
- [17] Xu L K, Baldocchi D D, Tang J W. How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18(4): 1-10.
- [18] 张红星, 王效科, 冯宗炜, 宋文质, 刘文兆, 李双江, 庞军柱, 欧阳志云. 黄土高原小麦田土壤呼吸对强降雨的响应[J]. *生态学报*, 2008, 28(12): 6189-6196.
- [19] 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.
- [20] 王义东, 王辉民, 马泽清, 李庆康, 施蕾蕾, 徐飞. 土壤呼吸对降雨响应的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(5):

- 601-610.
- [21] Banu N A, Singh B, Copeland L. Microbial biomass and microbial biodiversity in some soils from New South Wales, Australia[J]. *Soil Research*, 2004, 42(7): 777-782.
- [22] Schimel J P, Bilbrough C, Welker J M. Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(2): 217-227.
- [23] 张崇邦. 东北羊草草原土壤微生物数量动态的研究[J]. *克山师专学报*, 1999(3): 7-10.
- [24] Li Y M, Chaney R L, Schneiter A A. Effect of soil chloride level on cadmium concentration in sunflower kernels[J]. *Plant and Soil*, 1994, 167(2): 275-280.
- [25] Högborg P, Read D J. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(10): 548-554.
- [26] Bardgett R D, Jones A C, Jones D L, Kemmitt S J, Cook R, Hobbs P J. Soil microbial community patterns related to the history and intensity of grazing in sub-montane ecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(12-13): 1653-1664.
- [27] Pietri J C, Brookes P C. Relationships between soil pH and microbial properties in a UK arable soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(7): 1856-1861.
- [28] 赵哈林, 张铜会, 赵学勇, 周瑞莲. 放牧对沙质草地生态系统组分的影响[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(3): 420-424.
- [29] Bardgett R D, Wardle D A, Yeates G W. Linking above-ground and below-ground interactions: How plant responses to foliar herbivory influence soil organisms[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30(14): 1867-1878.
- [30] Yang C H, Crowley D E. Rhizosphere microbial community structure in relation to root location and plant iron nutritional status[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000(6): 345-351.
- [31] Van Der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296-310.
- [32] Harris J A. Measurements of the soil microbial community for estimating the success of restoration[J]. *European Journal of Soil Science*, 2003, 54(4): 801-808.
- [33] 平立凤, 窦森, 张晋京, 关松. 草原及开垦后土壤有机质性质研究[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(5): 824-826.
- [34] 王百群, 苏以荣, 吴金水. 开垦草地对土壤有机碳库构成与来源的效应[J]. *核农学报*, 2007, 21(6): 618-622.
- [35] Potthoff M, Steenwerth K L, Jackson L E, Drenovsky R E, Scow K M, Joergensen R G. Soil microbial community composition as affected by restoration practices in California grassland[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(7): 1851-1860.
- [36] Hatch D J, Lovell R D, Antil R S, Jarvis S C, Owen P M. Nitrogen mineralization and microbial activity in permanent pastures amended with nitrogen fertilizer or dung[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, 30(4): 288-293.
- [37] Höflich G, Wiehe W, Kühn G. Plant growth stimulation by inoculation with symbiotic and associative rhizosphere microorganisms[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 1994, 50(10): 897-905.
- [38] 刘玮琦. 保护地土壤细菌和古菌群落多样性分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2008.
- [39] Marschner P, Kandeler E, Marschner B. Structure and function of the soil microbial community in a long-term fertilizer experiment[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(3): 453-461.
- [40] 郭永盛. 施氮肥对新疆荒漠草原生物多样性的影响[D]. 石河子: 石河子大学, 2011.
- [41] 郝晓晖. 长期施肥对亚热带稻田土壤有机碳氮及微生物学特性的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- [42] Vitousek P M, Mooney H A, Lubchenco J, Melillo J M. Human domination of earth's ecosystems[J]. *Science*, 1997, 227: 494-499.
- [43] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions[J]. *Science*, 2008, 320: 889-892.
- [44] Nadelhoffer K J, Emmett B A, Gundersen P, Kjønaas O J. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests[J]. *Nature*, 1999, 398: 145-148.
- [45] Fierer N, Schimel J P. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67: 798-805.

- [46] Xiang S R, Doyle A, Holden P A, Schimel J P. Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial activity in surface and subsurface California grassland soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(9): 2281-2289.
- [47] Carreiro M M, Sinsabaugh R L, Repert D A, Parkhurst D F. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition[J]. *Ecology*, 2000, 81(9): 2359-2365.
- [48] Stevens C J, Dise N B, Mountford J O, Gowing D J. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands[J]. *Science*, 2004, 303: 1876-1879.
- [49] Chung H, Zak D R, Reich P B, Ellsworth D S. Plant species richness, elevated CO₂ and atmospheric nitrogen deposition alter soil microbial community composition and function[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(5): 980-989.
- [50] Dise N B, Wright R F. Nitrogen leaching from European forests in relation to nitrogen deposition[J]. *Forest Ecology and Management*, 1995, 71(1): 153-161.
- [51] Zak D R, Holmes W E, White D C, Peacock A D, Tilman D. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links[J]. *Ecology*, 2003, 84(8): 2042-2050.
- [52] Buckley D H, Schmidt T M. The structure of microbial communities in soil and the lasting impact of cultivation[J]. *Microbial Ecology*, 2001, 42(1): 11-21.
- [53] 韩芳, 邵玉琴, 赵吉, 岳冰. 皇甫川流域不同土地利用方式下的土壤微生物多样性[J]. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2003, 34(3): 298-303.
- [54] Han X M, Wang R Q, Liu J, Wang M C, Zhou J, Guo W H. Effects of vegetation type on soil microbial community structure and catabolic diversity assessed by polyphasic methods in North China[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2007, 19: 1228-1234.
- [55] Stephan A, Meyer A H, Schmid B. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities[J]. *Journal of Ecology*, 2000, 22: 988-998.
- [56] Hooper D U, Bignell D E, Brown V K, Brussaard L, Dangerfield J M, Walld D H, Wardle D A, Coleman D C, Giller K E, Lavelle P, Van Der PWH., De Ruitur P C, Rusek J, Silver W L, Tiedje J M, Wolters V. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: Patterns, mechanisms, and feedbacks[J]. *BioScience*, 2000, 50(12): 1049-1061.
- [57] Kourtev P S, Ehrenfeld J G, Häggblom M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil[J]. *Ecology*, 2002, 83(11): 3152-3166.
- [58] Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A, Holben W E. Soil biota and exotic plant invasion[J]. *Nature*, 2004, 427: 731-733.
- [59] Wilson G W, Hickman K R, Williamson M M. Invasive warm-season grasses reduce mycorrhizal root colonization and biomass production of native prairie grasses[J]. *Mycorrhiza*, 2012, 22(5): 327-336.
- [60] Waid J S. Does soil biodiversity depend upon metabolic activity and influences[J]. *Applied Soil Ecology*, 1999, 13: 151-158.
- [61] Bais H P, Park S W, Weir T L, Callaway R M, Vivanco J M. How plants communicate using the underground information superhighway[J]. *Trends of Plant Sciences*, 2004, 9(1): 26-32.
- [62] 贺金生, 王政权, 方精云. 全球变化的地下生态学: 问题与展望[J]. *科学通报*, 2004, 49(13): 226-233.
- [63] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2(8): 436-443.
- [64] Grayston S J, Wang S Q, Campbell C D, Edwards A C. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30(3): 369-378.
- [65] Song X H, Hopke P K, Bruns M A, Graham K, Scow K. Pattern recognition of soil samples based on the microbial fatty acid contents[J]. *Science & Technology*, 1999, 33(20): 3524-3530.

(责任编辑 武艳培)