

不同状态高寒草原主要土壤活性有机碳组分的变化*

蔡晓布¹ 彭岳林² 于宝政¹ 刘合满¹

(1 西藏农牧学院资源与环境学院, 西藏林芝 860000)

(2 西藏农牧学院植物科学学院, 西藏林芝 860000)

摘要 对藏北高原正常、轻度和严重退化高寒草原表层(0~10 cm)、亚表层(10~20 cm)活性有机碳(Active soil organic carbon, ASOC)主要组分变化,以及土壤微生物对 ASOC 的影响进行了研究,结果表明:(1)易氧化有机碳(Readily oxidizable organic carbon, ROC)、微生物生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)、轻组有机碳(Light fraction organic carbon, LFOC)和水溶性有机碳(Water-soluble organic carbon, WSOC)对土壤环境变化的敏感度显著不同,平均分配比率分别为 11.10%、0.57%、0.04% 和 0.03%,高原寒旱环境对 WSOC、LFOC 的形成与积积极为不利。(2)不同状态高寒草原亚表层 ASOC 各组分含量均显著高于表层;与正常草原 ASOC 各组分含量相比,退化草原表层、亚表层呈小幅增加和大幅下降,但轻度退化草原变化幅度大于严重退化草原;因此,0~20 cm 土层 ASOC 各组分含量均呈正常草原>严重退化草原>轻度退化草原。(3)不同状态草原中,纤维素分解酶活性对 ASOC 组分的形成均具极显著(R^2 :0.731~0.960)的促进作用,土壤放线菌、真菌对纤维素分解酶活性(Cellulolytic enzyme activity, CEA)则具有较大影响。(4)草原严重退化阶段,土壤微生物可能已完成向抗逆能力、纤维素分解酶分泌能力更强生理种群的演替,其相对较高的 SOC、ASOC 含量表征着土壤有机残体的较大消耗。

关键词 土壤活性有机碳组分;土壤微生物;纤维素分解酶活性;高寒草原;藏北高原

中图分类号 S154.1;S153.6;S812.2

文献标识码 A

土壤活性有机碳(Active soil organic carbon, ASOC)是对环境变化最为敏感、易被土壤微生物矿化和生物直接利用的有机碳组分^[1-2]。因此,土壤碳库变化主要发生在活性碳库中,ASOC 不仅直接参与土壤的生物化学过程,对土壤微生物活性及其功能亦具直接而深刻的影响^[3],能够更为客观地反映土壤环境的变化^[2,4]。草地生态系统对全球碳循环具有重要意义。近年来,基于高寒草地生态系统对青藏高原环境的重大影响,主要针对高寒草甸(高原冷湿环境下发育而成)的相关研究多集中在土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)储量与分布特征、CO₂排放及碳平衡等方面^[5-9],对 ASOC 及其组分的研究较少^[10]。高寒草原(高原寒旱条件下发育而成)是青藏高原隆升过程中所特化形成的高寒草地类型,亦是面积最大、土壤过程最为独特的生态系统^[11],因其主要分布于极端寒旱的青藏高原腹地^[11],各类研究严重受限,已有工作主要是对 SOC 分布与储量变化、土壤微生物与微生物生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)变化特征等的研究^[12-13],针对 ASOC 组分的研究少见

报道。本研究以藏北高原西北部为研究区域,对不同状态高寒草原表层(0~10 cm)、亚表层(10~20 cm)土壤进行研究,以期初步了解高原寒旱条件下主要 ASOC 组分易氧化有机碳(Readily oxidizable organic carbon, ROC)、微生物生物量碳、轻组有机碳(Light fraction organic carbon, LFOC)、水溶性有机碳(Water-soluble organic carbon, WSOC)的变化和相互关系;并从土壤生物学的层面,初步探讨土壤微生物类群、纤维素分解酶活性(Cellulolytic enzyme activity, CEA)等常规指标对 ASOC 形成、积累和转化的影响,以及特定极端环境中土壤活性碳库的形成机制和变化特征。研究结果对进一步认识高寒草原对全球变化的贡献与响应,进而开展基于微生物生存环境的有机物定向调控等具有重要的理论和实践意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

藏北高原地处青藏高原内流区域,高原面平均海

* 国家自然科学基金项目(40961023;41161052)资助

作者简介:蔡晓布(1962—),男,河南省开封市人,博士、教授,主要从事土壤生态与根际营养研究。E-mail:caitw21@sohu.com

收稿日期:2012-05-29;收到修改稿日期:2012-09-10

拔 4 500 ~ 5 000 m, 气候寒冷、干旱, 年均温 $-6 \sim 0^{\circ}\text{C}$, 年降水量 100 ~ 200 mm, 年蒸发量 2 000 ~ 2 300 mm。草地类型以高寒草原为主, 主要草地型为紫花针茅 (*Stipa purpurea*)、沙生针茅 (*Stipa glareosa*) 草地型等。受高原寒旱环境的强烈影响, 高寒草原土壤 (高山草原土) 前期发育过程普遍受阻, 土壤形成的生物与化学作用微弱, 成土过程缓慢^[11]。正常草地 (未退化草地) 植物构成简单、植被盖度一般为 50% ~ 60%、草群高度 5 ~ 10 cm, 无层次分化^[11], 草类地上部干物质产量极低、地下/地上生物量比值大。尽管植物年提供有机残体量十分有限, 但低温、干旱的土壤环境对微生物、植物根系生物活性的严重限制, 使其难以完全分解而逐年累积 (有机残体厚度、C/N 比一般达 5 ~ 15 cm, 10 ~ 12)^[11], 从而形成低有机碳、高有机残体的土壤有机物赋存格局。因此, 在植被覆盖、地表角砾、土壤有机残体的“立体”保护下, 正常草地表层风蚀较为轻微。受气候干暖化影响, 以植被盖度下降、土壤沙化为表现特征, 以土壤水分不断损耗为核心的草地自然退化已呈扩大态势, 且草地退化过程中植被类型亦难发生自然演替。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 2010 年 8 月, 于 $32^{\circ}12'10'' \sim 32^{\circ}17'44''\text{N}$ 、 $83^{\circ}47'47'' \sim 84^{\circ}33'6''\text{E}$ 间, 选择 3 处间隔 200 km 左右、分布海拔 4 378 ~ 4 492 m 的紫花针茅草地型草地作为研究区域。各区域成土母质 (湖积物)、土壤质地 (砂土) 相同, 土壤 pH 7.9 ~ 8.3, 均呈弱石灰性反应。正常草地 0 ~ 20 cm 土层砂粒、粉粒、黏粒平均含量分别为 714、203 和 83 g kg⁻¹。

由于藏北西北部寒旱程度高、植被极为稀疏, 一般草地状态划分标准^[14]难以适用, 故据《西藏自治区草地资源》^[11], 并经实地踏勘、调研, 分别在每一研究区域内选择正常草地 (植被盖度 45% ~ 65%, 地表沙化轻微)、轻度退化草地 (植被盖度 20% ~ 45%、表层沙化较明显)、严重退化草地 (植被盖度 < 20%、表层土壤沙化较严重) 作为采样区 (每个采样区面积均 > 1 hm²); 于各采样区分别随机设置 3 个采样微区, 并在各采样微区分别设置 3 个采样点; 刮除地表角砾后, 于每个采样点分别按 0 ~ 10、10 ~ 20 cm 土层采集土样, 并将各采样微区 3 个同层土样组成 1 个混合土样 (约 2.5 kg)。

1.2.2 分析与测试 全部指标由西北农林科技大学资源与环境学院分析。其中, SOC、MBC、CEA 分别采用重铬酸钾容量法-吸释热法、氯仿熏蒸浸提法和蒽酮比色法, 微生物类群数量采用稀释平皿涂

布培养计数法 (好气性细菌、芽孢细菌分别采用牛肉膏蛋白胨琼脂培养基、牛肉膏蛋白胨麦芽汁琼脂培养基, 放线菌、真菌分别采用淀粉铵盐琼脂培养基、马丁氏孟加拉红琼脂培养基)。

ROC: 取已处理风干土样 0.500 0 g 于试管中, 加入 10 ml 0.2 mol L⁻¹ (1/6 K₂Cr₂O₇-1:3H₂SO₄, 水:酸 = 3:1) 混合液, 于 130°C ~ 140°C 油浴 5 min, 冷却后洗入 250 ml 三角瓶中, 并使溶液总体积达 60 ~ 70 ml; 加入定碳指示剂后用 0.2 mol L⁻¹ FeSO₄ 滴定至砖红色。

$$ROC(\text{g kg}^{-1}) = (c \times 10/V_0) \times (V_0 - V) \times 10^{-3} \times 3.0 / (mk) \times 1000$$

式中, c 为氧化剂浓度 (0.2 mol L⁻¹), 10 为氧化剂用量 (ml), m 为风干土质量 (g); k 为将风干土换算成烘干土的系数, V_0 、 V 分别为空白、样品所用 FeSO₄ 体积 (ml), 10^{-3} 为将 ml 换算成 L 的系数, 3.0 为 1/4 碳原子的摩尔质量 (g mol⁻¹)。

LFOC: 取已处理风干土样 25 g 于 100 ml 离心管中, 加入 1.8 g cm⁻³ 的 NaI 液 50 ml, 振荡 1 h 后于 3 000 r min⁻¹ 离心 20 min; 将浮在 NaI 液表之轻组倒入置有 0.45 μm 尼龙滤纸的滤斗中抽气过滤, 重复 2 ~ 3 次, 用去离子水冲洗轻组至重液被淋洗干净; 滤纸上的轻组洗至已称重器皿中, 于 60°C 下烘干 72 h; 称重, 研磨过 100 目筛, 用 TOC 分析仪测定。

WSOC: 将 10 g 新鲜土样放入 50 ml 去离子水中震荡 1 h; 滤液离心 10 min (4 500 r min⁻¹); 将浮在表层的物质通过抽滤装置, 用孔径为 0.45 μm 的尼龙滤纸过滤, 澄清滤液中的 WSOC 用 TOC 分析仪测定。

1.3 计算与统计

本研究以 4 次重复平均测定值作为结果; 相关分析以各微区混合土样测定值计算。相关分析、差异显著性测验分别采用 Excel 2003 和 DPS 数据处理系统 (版本号: 11.50)。

2 结 果

2.1 高寒草原主要土壤活性有机碳组分及其变化

高原寒旱环境中, 不同状态高寒草原 0 ~ 20 cm 土层 ROC 含量呈正常草地 > 严重退化草地 > 轻度退化草地 (表 1); 同时, 不同状态高寒草原 ROC 含量的土体分布格局一致, 即亚表层均显著 ($p < 0.05$) 高于表层。

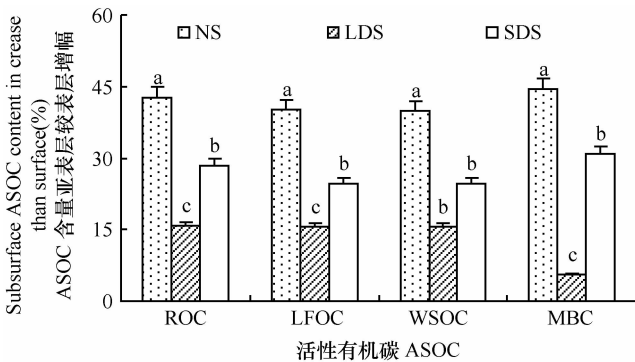
表 1 不同状态高寒草原 ASOC 组分含量与分配比率

Table 1 ASOC content and distribution ratio (%) in steppes different in state

草地状态 State of steppe	土层 Soil layer (cm)	ROC (mg kg ⁻¹)	ROC /SOC (%)	WSOC (mg kg ⁻¹)	LFOC (mg kg ⁻¹)	MBC (mg kg ⁻¹)	MBC /SOC (%)
正常草地 Normal steppe	0~10	747.8 ± 65.2bA	11.13a	2.71 ± 0.24bC	1.79 ± 0.15bC	35.82 ± 2.90bB	0.53a
	10~20	1312 ± 130aA	11.58a	4.52 ± 0.41aC	2.99 ± 0.28aC	64.58 ± 6.06aB	0.57a
轻度退化草地 Lightly degraded steppe	0~10	801.7 ± 60.1bA	10.90a	2.97 ± 0.21bC	1.96 ± 0.13bC	45.68 ± 5.35aB	0.62a
	10~20	953.3 ± 123.0aA	10.87a	3.52 ± 0.40aC	2.32 ± 0.27aC	48.34 ± 6.45aB	0.55b
严重退化草地 Severely degraded steppe	0~10	776.7 ± 62.2bA	10.82a	2.91 ± 0.25bC	1.92 ± 0.16bC	39.41 ± 5.38bB	0.55a
	10~20	1088 ± 143aA	11.27a	3.86 ± 0.51aC	2.55 ± 0.34aC	56.99 ± 8.32aB	0.59a

注:平均值 ± 标准差 ($p < 0.05$)。同一列中小写字母不同表示同一状态草地不同土层差异显著 ($p < 0.05$),同一行内大写字母不同表示同一状态草地同一土层 ASOC 组分含量差异显著 ($p < 0.05$)。Note: Means ± Std ($p < 0.05$). Different lowercase letters in the same column mean significant difference at 5% level, and different capital letters in the same line mean significant difference at 5% level

不同状态高寒草原亚表层 ROC 含量较表层土壤的增幅明显不同。不同状态高寒草原亚表层 ROC 含量较表层增加的幅度显著呈正常草地 > 严重退化草地 > 轻度退化草地,退化草地不同土层 ROC 含量的差异大幅度缩小(图 1)。



NS, 正常草地 Normal steppe; LDS, 轻度退化草地 Lightly degraded steppe; SDS, 严重退化草地 Severely degraded steppe; ROC, 易氧化有机碳 Readily oxidizable organic carbon; LFOC, 轻组有机碳 Light fraction organic carbon; WSOC, 水溶性有机碳 Water-soluble organic carbon; MBC, 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon, MBC。下同 The same below

图 1 不同状态草地亚表层 ASOC 组分含量较表层增幅

Fig. 1 Content increments of the ASOC fractions in the subsurface soil layer over those in the surface soil layer in steppes different in state

相对于正常草地,轻度、严重退化草地表层 ROC 含量均略提高(增幅分别为 7.21%、3.86%),亚表层降幅则分别达 27.35% 和 17.10%;轻度退化草地表层、亚表层增减幅度均明显大于严重退化草地(图 2)。可见,草地退化后,表层、亚表层土壤 ROC 含量分呈小幅增加和大幅降低,退化草地 ROC

含量的下降发生在亚表层土壤。与 SOC 相比,草地退化对 ROC 的不利影响较大。轻度、严重退化草地 0~20 cm 土层单位重量土壤 ROC 绝对降低量(分别为 305.0、195.6 mg kg⁻¹)虽远低于 SOC,但相对降低量(分别达 14.81% 和 9.49%)较高(表 1),对土壤环境的变化较为敏感。

ASOC 分配比率(ASOC 组分占 SOC 含量的百分比)较 ASOC 组分更能反映环境对土壤碳行为的影响方向和程度^[15-16]。不同状态草地表层、亚表层间 ROC 分配比率(10.82%~11.58%)均无显著差异,总体随土层加深而略提高,但增幅明显低于 ROC 随土层加深而提高的幅度。同时,轻度、严重退化草地各土层 ROC 分配比率较正常草地均略下降(表 1)。可见,高原寒旱条件下不同状态草地 ROC 分配比率差异较小,退化草地不同土层碳稳定性仅略降低。

高寒草原 WSOC、LFOC 含量变化规律均同 ROC。不同状态草地亚表层 WSOC、LFOC 含量均显著高于表层,亚表层较表层增幅亦呈正常草地 > 严重退化草地 > 轻度退化草地;退化草地表层 WSOC、LFOC 增幅明显小于亚表层降幅,且轻度退化草地表层、亚表层增、减幅度均大于严重退化草地(表 1、图 1、图 2)。0~20 cm 土层,轻度退化草地 WSOC、LFOC 相对降低量分别为 10.24%、10.46%,严重退化草地分别为 6.36%、6.49%,WSOC、LFOC 在同等程度退化草地中的降幅一致;WSOC、LFOC 单位重量土壤 WSOC 绝对降低量则不同,轻度、严重退化草地分别为 0.74、0.46 mg kg⁻¹,LFOC 仅分别为

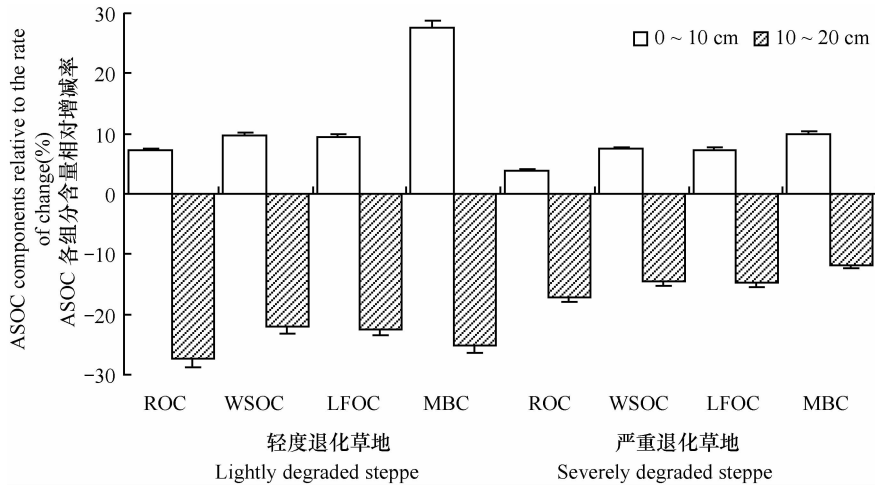


图2 退化草地不同土层 ASOC 各组分含量相对增减率

Fig. 2 Relative change rates of various ASOC fractions in different soil layers of degraded steppes

0.50、0.31 mg kg⁻¹,轻度退化草地 WSOC、LFOC 绝对降低量均较大。作为 DOC 的主要组分,WSOC 含量一般在 200 mg kg⁻¹内,分配比率很小^[17];以游离态存在的 LFOC 分配比率一般为 15%~32%^[2]。高原寒旱条件下,不同状态草地 WSOC、LFOC 均仅呈微量分布,不同土层分配比率很低,但极为均衡。可见,低温、干旱的土壤环境对 WSOC、LFOC 的形成极为不利。

本研究中,MBC 含量分别为 WSOC、LFOC 的 13.2 倍~14.3 倍、20.0 倍~21.6 倍,表明微生物对高原寒旱环境具有相对较强的适应能力。但与其他草地生态系统^[16]相比,高寒草原尚属较低水平。不同状态草地中,MBC 变化趋势同其他组分(表 1、图 1、图 2),但波动性较大。正常草地、严重退化草地 MBC 土层差异大,亚表层较表层增幅均高于其他组分;轻度退化草地土层差异小,亚表层较表层增幅仅为其他组分的 1/3 左右。与正常草地相比,轻度、严重退化草地表层增幅(分别达 27.53%、10.02%)均明显高于其它组分,亚表层相对降幅则分别为 25.15% 和 11.75%,轻度退化草地表层、亚表层增、减幅度均明显大于严重退化草地(图 2)。轻度、严重退化草地 0~20 cm 土层 MBC 相对降低量均低于其他 ASOC 组分,仅分别为 6.35%、3.98%,单位重量土壤绝对降低量则高达 6.38、4.00 mg kg⁻¹,分别为 WSOC、LFOC 降低量的 8.6 倍~8.7 倍、12.8 倍~12.9 倍。

由于土壤微生物对环境变化的敏感性,MBC 分配比率的变幅(一般为 0.27%~7.00%)较大^[17]。高寒草原 MBC 分配比率较低,但仍在正常范围。不同状态草地各土层 MBC 分配比率均无显著差异,正常草地、严重退化草地 MBC 分配比率随土层加深仅略呈提高,但增幅显著低于 MBC 随土层加深而提高的幅度;轻度退化草地则相反,MBC 分配比率随土层加深而略呈下降(表 1)。相对于正常草地,轻度退化草地表层、亚表层 MBC 分配比率分呈增、减趋势,严重退化草地则均呈小幅增加,即碳活度均略呈提高。

2.2 高寒草原 SOC 与主要 ASOC 组分间的相互关系

高原寒旱环境中,0~20 cm 土层 ASOC 组分与 SOC、以及 ASOC 组分间均呈高度正相关,决定系数(R^2)均大于 0.900(表 2),这一高度依存的相互关系明显有别于南方农田(红砂土)^[17]、青藏高原边缘森林^[15]和东北草地^[18]等生态系统。作为重要基础,高寒草原 SOC 含量对 ASOC 各组分具有极为显著的影响,而 ASOC 组分间的高度正相关则不仅在很大程度上体现了各组分相互联系、互为包含、彼此促进的关系,同时亦反映了高寒草原土壤环境对各组分相对一致的影响趋势,为进一步探寻高原寒旱环境中 SOC、ASOC 形成、积累与转化的机制与调控途径等提供了重要信息。

表 2 0~20 cm 土层 ASOC 组分与 SOC、ASOC 组分相关关系

Table 2 ASOC fraction and its correlation with SOC in the 0~20 cm soil layer

	ROC(y)	MBC(y)	LFOC(y)	WSOC(y)
SOC(x)	$y = 0.123x - 0.097$ $R^2 = 0.992$	$y = 6.712x - 8.589$ $R^2 = 0.933$	$y = 0.270x - 0.044$ $R^2 = 0.995$	$y = 0.409x - 0.058$ $R^2 = 0.994$
ROC(x)		$y = 54.05x - 2.693$ $R^2 = 0.919$	$y = 2.18015x + 0.190$ $R^2 = 0.983$	$y = 3.298x + 0.294$ $R^2 = 0.984$
MBC(x)			$y = 0.038x + 0.421$ $R^2 = 0.940$	$y = 0.057x + 0.646$ $R^2 = 0.939$
LFOC(x)				$y = 1.511x + 0.010$ $R^2 = 0.999$

2.3 土壤微生物对高寒草原主要 ASOC 组分变化的

土壤微生物结构与活性决定着有机残体、有机碳的转化方向和效率,表 2 即反映了 MBC 与 SOC、其他 ASOC 组分的高度相关性。高原寒旱条件下,退化草地 0~20 cm 土层各类微生物数量总体呈降低趋势。其中,轻度退化草地各土层变化均较剧烈,严重退化草地则较平稳,但土层差异均呈细菌

>真菌>放线菌;微生物结构亦发生明显变化,轻度退化草地表层、亚表层 B/F 值(细菌/真菌比)增、减幅度分别达 67.5% 和 66.8%,严重退化草地仅分别为 14.1% 和 49.4%(表 3)。可见,各类微生物对土壤环境及其变化程度的响应具有较大差异,细菌对环境变化极为敏感,放线菌、真菌对环境的适应能力较强。

表 3 高寒草原土壤微生物数量土体分布

Table 3 Distribution of soil microbial quantity in soil profile in alpine steppe

草地状态 State of steppe	土层 Soil layer (cm)	细菌 Bacteria (10^6 cfu g^{-1})	真菌 Fungus (10^2 cfu g^{-1})	放线菌 Actinomycetes (10^4 cfu g^{-1})
正常草地 Normal steppe	0~10	5.19a	3.70a	4.44a
	10~20	5.52a	2.04b	3.11b
轻度退化草地 Lightly degraded steppe	0~10	7.81a	1.81b	5.44a
	10~20	3.00b	3.33a	3.78b
严重退化草地 Severely degraded steppe	0~10	4.81a	2.96a	2.67a
	10~20	3.24b	2.37a	2.93a

注:同一列中不同小写字母表示同一状态草地不同土层差异显著($p < 0.05$) Note: Different lowercase letters in the same column mean significant difference at 5% level

土壤微生物的上述变化对 CEA 的影响,决定着 ASOC 的形成及其土体分布。正常草地和轻度、严重退化草地中,CEA 与细菌数量的相关系数分别为 0.095、-0.055、-0.421*,与真菌数量分别为 -0.858**、-0.010、0.556*,与放线菌数量分别为 -0.214、0.517*、0.719**。可见,不同状态草地中,微生物数量与 CEA 的关系总体呈放线菌>真菌>细菌;草地状态不同,放线菌、真菌对 CEA 的促进

作用亦明显不同,总体呈严重退化草地>轻度退化草地>正常草地。同时,不同状态草地亚表层 CEA 较表层均呈提高,土层差异亦与 ASOC 完全一致;严重退化草地各土层 CEA 与正常草地基本相当,轻度退化草地表层,尤其是亚表层降幅较大(图 3)。统计分析表明,不同状态草地各土层 CEA 与 ASOC 组分均呈高度正相关,图 4 即充分反映了 CEA 对 ROC 形成与积累的极显著促进作用。

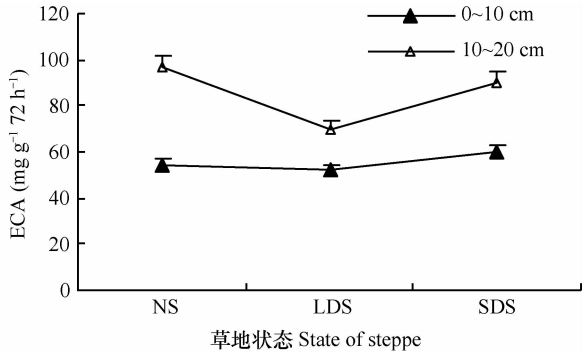


图3 高寒草原土壤纤维素分解酶活性变化

Fig. 3 Variation of cellulolytic enzyme activity in alpine steppe

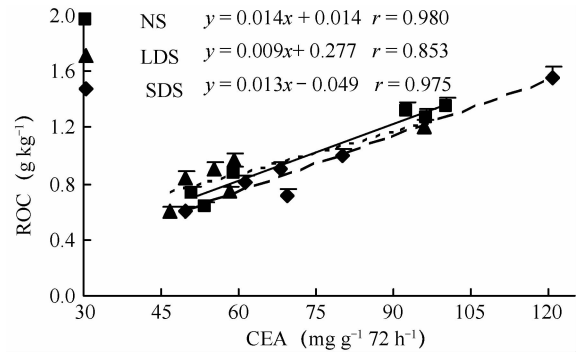


图4 纤维素分解酶活性对 ROC 含量的影响

Fig. 4 Effect of cellulolytic enzyme activity on ROC content in alpine steppe

3 讨论

3.1 关于高寒草原土壤微生物结构和活性与 ASOC 组分的变化

土壤微生物是有机物腐质化、矿质化过程的主要参与者^[2],主要来源于土壤微生物的纤维素分解酶则在碳循环中占有重要地位^[19]。从总体看,高寒草原不同类群微生物数量与 CEA 的关系明显表现出放线菌 > 真菌 > 细菌的趋势,这与中性偏碱、通气良好的干旱土壤环境中真菌,尤其是放线菌具有很强的纤维素降解能力^[2,19],而细菌作用则不甚明显^[19]的一般原理相吻合。

研究表明,主要由土壤微生物分泌的 CEA 及其变化是导致 ASOC 组分土体差异及其变化的主要原因。极端环境中的土壤微生物结构与功能是在长期进化中逐渐形成并趋稳定的,正常草地 SOC、ASOC 的形成不仅是有机残体缓慢分解、矿化的结果,亦是土壤环境相对稳定条件下微生物结构和功能的具体反映。其亚表层显著高于表层的分布格局,体现了土壤水分对细菌,尤其是对放线菌、真菌生物活性的促进作用,加之该层较大的根系量、相对活跃的根系活动和较高的有机残体降解量对分泌酶的贡献,以及较高有机碳含量对分泌酶的保护作用^[3,11],CEA 得以显著提高,进而导致有机残体相对较高的转化速率。

轻度退化草地微生物结构严重失衡,表层、亚表层 B/F 值分别为正常草地的 3 倍和 1/3 (表 3),微生物结构变化很大。据此推测,退化初期不甚剧烈的土壤环境变化,可能易使微生物长期进化所形成的结构与功能稳定性发生较大紊乱。总体看,此阶段 SOC、ASOC 的形成是有机残体年补给量下降

基础上所发生的较低消耗。由于微生物活性紊乱、结构严重失衡,分泌纤维素分解酶等胞外酶的能力即受严重影响,不利于有机残体的分解和转化。但与正常草地相比,表层土壤通透性的提高可能在一定程度上促进了微生物对有机物质的分解与矿化;亚表层相对较高的土壤含水量,使大幅度下降的 CEA 仍维持在明显大于表层的水平,ASOC 土体分布格局未发生变化。

严重退化草地是植被盖度不断下降、土壤沙化程度缓慢提高的结果。此阶段,各类微生物数量的土层差异较轻度退化草地显著降低,B/F 值与正常草地的差异亦呈大幅缩小,表层、亚表层分别为正常草地的 1.2 倍和 1/2 (表 3),尽管微生物数量已降至最低,但纤维素分解酶分泌能力很强,加之有机残体降解、有机碳矿化所释放的酶等因素,不同土层(尤其是亚表层)CEA 大幅回升,ASOC 含量不仅明显高于轻度退化草地,土体分布格局亦未发生改变,植被锐减所导致的植物对亚表层 ASOC 直接吸收量的下降亦可能是原因之一。可见,随土壤含水量的稳步下降,土壤微生物可能已完成向抗逆(旱)能力、纤维素分解酶分泌能力更强生理种群的演替。

3.2 高寒草原主要 ASOC 组分变化的特殊性及其生态影响

高寒草原特殊的土壤、植被环境不仅决定了有机残体来源的有限性,亦使微生物主导的土壤腐殖化、矿质化过程具有不同于其他生态系统的特殊规律,ASOC 及其变化即是高山草原土具有特殊演化规律^[11]的一个重要体现。

土壤颗粒组成是土壤生物与化学过程的一个重要基础。与黏土中 MBC 和黏粒、粉粒含量呈正相关,和砂粒含量呈负相关^[20-21],且 SOC、ASOC 含量

随土壤颗粒变小而增加^[22]的许多研究结果不同,高寒草原砂土环境中 MBC 与土壤黏粒、粉粒、砂粒含量的相关系数分别为 -0.460、-0.224、0.307,这反映了微生物类群的独特性,亦体现了微生物类群对砂质土壤环境的特殊适应能力。对高寒草甸的大量研究发现,受高原冷湿环境的强烈影响,SOC 含量表现出随草地退化加剧而显著下降^[7,10,23]、随土壤深度增加而显著降低的趋势^[6,8,24-25],对不同类型、不同状态高寒草甸 LFOC 含量和分配比率的研究亦有类似结果^[10],这与土壤、植被环境迥异的高寒草原完全不同。此外,一般认为风蚀、风积作用是导致青藏高原土壤表层 SOC 含量低于亚表层的主要原因^[8,10-11],高寒草原则主要在于独特的土壤、植被环境对微生物结构和活性的影响,退化草地表层 ASOC 含量的提高即充分说明了这一问题。

从 ASOC 组成看,高寒草原环境对各组分的影响明显不同,对 WSOC、LFOC 的形成与积累极为不利。0~20 cm 土层,正常草地 LFOC、WSOC、MBC、ROC 含量分别为我国东北地区草地的 0.2%、10.3%、47.4% 和 2.3 倍,分配比率亦呈同一趋势^[16]。不同状态草地各土层 ROC、MBC 分配比率均随土层加深而有所提高,但增幅显著低于 ROC、MBC 含量随土层加深而提高的幅度,这与我国西北、东北地区草地 ROC^[16,26]、MBC^[16] 分配比率随土层加深而递减的研究结果^[26] 明显不同。不同状态草地各土层 WSOC、LFOC 分配比率极低且无差异,与东北草地自上而下分呈上升和大幅下降^[16],以及高寒草甸 LFOC 分配比率随土层加深而显著下降、随草地退化而显著降低研究结果亦明显不同^[10]。

特别指出的是,高寒草原退化不仅是植被的不可恢复(演替),更意味着对生态系统具重要支撑作用的有机残体的逐步消失。随草地退化加剧,有机残体年补给量将逐渐低于分解量,SOC、ASOC 矿化量亦将不断提高,土壤有机物质将总体处于净消耗状态。因此,严重退化草地 SOC、ASOC 含量高于轻度退化草地的现象,是以有机残体、有机碳相对较高的分解和矿化为代价的,这一过程的不断强化将危及整个高寒生态系统的稳定。

4 结 论

微生物种群结构和数量变化对 CEA 的影响,是高寒草原 ASOC 及其变化具有特殊性的主要原因。从整体看,退化草地表层、亚表层 ASOC 含量的小幅

提高和显著下降,并未使亚表层显著高于表层的土体分布格局发生改变,仅土层差异较正常草地显著缩小。反映到 0~20 cm 土层,由于轻度退化草地 ASOC 各组分相对、绝对降低量均较大,不同状态高寒草原 ASOC 含量即呈正常草地 > 严重退化草地 > 轻度退化草地。同时,高寒草原 ASOC 各组分均呈高度正相关,MBC,尤其是 ROC 对 ASOC 的组成具有重要贡献,WSOC、LFOC 在高寒草原生态系统中的影响与作用可能均较微弱。

高有机残体、低有机碳的有机物赋存格局对高寒草原生态系统的稳定具有重大意义。因此,进一步研究微生物结构、数量对 CEA 的影响机制,进而寻求基于微生物结构、功能人为干预的土壤有机物定向调控途径,是全球变化条件下亟待解决的重要理论和实践问题。

参 考 文 献

- [1] Khanna P K, Ludwig B, Bauhus J, et al. Assessment and significance of labile organic C pools in forest soils // Lal R, Kimble J M, Follett R F. Assessment methods for soil carbon. Boca Raton, Florida; Lewis Publishers, 2001: 167—182
- [2] 吕哈忠,李保国. 土壤学. 北京:中国农业出版社,2006:138—170. Lü Y Z, Li B G. Soil science (In Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2006: 138—170
- [3] Zou X, Ruan H H, Fu Y, et al. Estimating soil labile organic carbon and potential turnover rates using a sequential fumigation—incubation procedure. Soil Biol Biochem, 2005, 37 (10): 1923—1928
- [4] Dai X Y, Ping C L, Candler R, et al. Characterization of soil organic matter fractions of tundra soil in Arctic Alaska by carbon-13 nuclear magnetic resonance spectroscopy. Soil Science Society of America Journal, 2001, 65 (1): 87—93
- [5] 曾永年,冯兆东,曹广超,等. 黄河源区高寒草地土壤有机碳储量及分布特征. 地理学报, 2004, 59 (4): 498—504. Zeng Y N, Feng Z D, Cao G C, et al. The soil organic carbon storage and its spatial distribution of alpine grassland in the source region of the Yellow River (In Chinese). Acta Geographica Sinica, 2004, 59 (4): 498—504
- [6] 陶贞,沈承德,高全洲,等. 高寒草甸土壤有机碳储量及其垂直分布特征. 地理学报, 2006, 61 (7): 720—728. Tao Z, Shen C D, Gao Q Z, et al. Soil organic carbon storage and vertical distribution of alpine meadow on the Tibetan Plateau (In Chinese). Acta Geographica Sinica, 2006, 61 (7): 720—728
- [7] 王启基,李世雄,王文颖,等. 江河源区高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 草甸植物或土壤碳、氮储量对覆被变化的响应. 生态学报, 2008, 28 (3): 885—894. Wang Q J, Li S X, Wang W Y, et al. The dependences of carbon and nitrogen reserves in plants and soils to vegetation cover change on *Kobresia pygmaea* meadow of Yellow River and Yangtze River source region (In Chi-

- nese). *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(3): 885—894
- [8] 张法伟,李英年,汪诗平,等. 青藏高原高寒草甸土壤有机质、全氮或全磷对不同土地利用格局的响应. *中国农业气象*, 2009, 30(3): 323—326. Zhang F W, Li Y N, Wang S P, et al. Response of soil organic matter, total nitrogen and total phosphorus to different land use patterns in alpine meadow of Qinghai-Tibet Plateau (In Chinese). *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2009, 30(3): 323—326
- [9] 郭正刚,牛富俊,湛虎,等. 青藏高原北部多年冻土退化过程中生态系统的变化特征. *生态学报*, 2007, 27(8): 3294—3301. Guo Z G, Niu F J, Zhan H, et al. Changes of grassland ecosystem due to degradation of permafrost frozen soil in the Qinghai-Tibet Plateau (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3294—3301
- [10] 王文颖,王启基,鲁子豫. 高寒草甸土壤组分碳氮含量及草甸退化对组分碳氮的影响. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2009, 39(5): 647—654. Wang W Y, Wang Q J, Lu Z Y. Soil organic carbon and nitrogen content of density fractions and effect of meadow degradation to soil carbon and nitrogen of fractions in alpine *Kobresia* meadow (In Chinese). *Science in China Series D: Earth Science*, 2009, 39(5): 647—654
- [11] 西藏自治区土地管理局. 西藏自治区草地资源. 北京: 科学出版社, 1994. Land Administrative Office of Tibet. Tibet grassland resource (In Chinese). Beijing: Science Press, 1994
- [12] 蔡晓布,周进. 退化高寒草原土壤有机碳时空变化及其与土壤物理性质的关系. *应用生态学报*, 2009, 20(11): 2639—2645. Cai X B, Zhou J. Spatial-temporal variation of soil organic carbon and its influence on soil physical properties in degraded alpine grasslands (In Chinese). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(11): 2639—2645
- [13] 蔡晓布,周进,钱成. 不同退化程度高寒草原土壤微生物活性变化特征研究. *土壤学报*, 2008, 45(6): 1110—1118. Cai X B, Zhou J, Qian C. Variation of soil microbial activities in alpine steppes different in degradation intensity in the north Tibet Plateau (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2008, 45(6): 1110—1118
- [14] 张金屯. *应用生态学*. 北京: 科学出版社, 2003: 173—174. Zhang J T. *Applied ecology* (In Chinese). Beijing: Science Press, 2003: 173—174
- [15] 向成华,栾军伟,骆宗诗,等. 川西沿海拔梯度典型植被类型土壤活性有机碳分布. *生态学报*, 2010, 30(4): 1025—1034. Xiang C H, Luan J W, Luo Z S, et al. Labile soil organic carbon distribution on influenced by vegetation types along an elevation gradient in west Sichuan, China (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(4): 1025—1034
- [16] 宇万太,马强,赵鑫,等. 不同土地利用类型下土壤活性有机碳库的变化. *生态学杂志*, 2007, 26(12): 2013—2016. Yu W T, Ma Q, Zhao X, et al. Changes of soil active organic carbon pool under different land use types (In Chinese). *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(12): 2013—2016
- [17] 王清奎,汪思龙,冯宗炜,等. 土壤活性有机质及其与土壤质量的关系. *生态学报*, 2005, 25(3): 513—519. Wang Q K, Wang S L, Feng Z W, et al. Active soil organic matter and its relationship with soil quality (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(3): 513—519
- [18] 梁尧,韩晓增,王凤菊,等. 草地和农田生态系统中黑土活性有机碳的特征. *土壤通报*, 2011, 42(4): 864—871. Liang Y, Han X Z, Wang F J, et al. Characteristics of soil labile organic carbon fractions in black soil under grassland and farmland ecosystem (In Chinese). *Chinese Journal of Soil Science*, 2011, 42(4): 864—871
- [19] 陈文新. *土壤和环境微生物学*. 北京: 北京农业大学出版社, 1990: 23—94. Chen W X. *Soil and environmental microecology* (In Chinese). Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1990: 23—94
- [20] Franzluebbers A J, Haney R L, Hons F M. Active fractions of organic matter in soils with different texture. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28: 1367—1372
- [21] von Lütow M, Leifeld J, Kainz M, et al. Indications for soil organic matter quality in soils under different management. *Geoderma*, 2002, 105: 243—258
- [22] 王一博,王根绪,沈永平,等. 青藏高原高寒区草地生态环境系统退化研究. *冰川冻土*, 2005, 27(5): 633—640. Wang Y B, Wang G X, Shen Y P, et al. Degradation of the eco-environmental system in alpine meadow on the Tibetan Plateau (In Chinese). *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2005, 27(5): 633—640
- [23] 韩道瑞,曹广民,郭小伟,等. 青藏高原高寒草甸生态系统碳增汇潜力. *生态学报*, 2011, 31(24): 7408—7417. Han D R, Cao G M, Guo X W, et al. The potential of carbon sink in alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(24): 7408—7417
- [24] 王丽丽,宋长春,葛瑞娟,等. 三江平原湿地不同土地利用方式下土壤有机碳储量研究. *中国环境科学*, 2009, 29(6): 656—660. Wang L L, Song C C, Ge R J, et al. Soil organic carbon storage under different land-use types in Sanjiang Plain (In Chinese). *China Environmental Science*, 2009, 29(6): 656—660
- [25] 刘伟,程积民,高阳,等. 黄土高原草地土壤有机碳分布及其影响因素. *土壤学报*, 2012, 49(1): 68—76. Liu W, Cheng J M, Gao Y, et al. Distribution of soil organic carbon in grassland on Loess Plateau and its influencing factors (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2012, 49(1): 68—76
- [26] 吴建国,张小全,徐德应. 六盘山林区几种土地利用方式下土壤活性有机碳的比较. *植物生态学报*, 2004, 28(5): 657—664. Wu J G, Zhang X Q, Xu D Y. Change in soil labile organic carbon under different land in the Liupan Mountain forest zone (In Chinese). *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(5): 657—664

CHANGES IN MAJOR FRACTIONS OF ACTIVE SOIL ORGANIC CARBON IN ALPINE STEPPES DIFFERENT IN STATES

Cai Xiaobu¹ Peng Yuelin² Yu Baozheng¹ Liu Heman¹

(1 Department of Resources and Environment, Tibet Agricultural and Animal Husbandry College, Linzhi, Tibet 860000, China)

(2 Department of Plant Science, Tibet Agricultural and Animal Husbandry College, Linzhi, Tibet 860000, China)

Abstract Changes in major fractions of active soil organic carbon (ASOC) and effects of soil microbes on ASOC in the surface layer (0 ~ 10 cm) and the subsurface layer (10 ~ 20 cm) of alpine steppes different in state (normal, lightly and severely degenerated) in the north Tibetan Plateau. Results show that significant differences were found between readily oxidation carbon (ROC), microbial biomass carbon (MBC), light fraction of organic carbon (LFOC) and water soluble organic carbon (WSOC) in response to changes in soil environment. Their respective mean distribution ratio was 11.10%, 0.57%, 0.04% and 0.03%. The cold dry environment of the plateau was not favorable to formation and accumulation of WSOC and LFOC. Regardless of state of the steppes, contents of the various fractions of organic carbon were higher in the surface layer than in the subsurface layer. Compared with the contents of the various fractions of organic carbon in normal steppes, those in degraded steppes were slightly higher in the surface layer, but significantly lower in the subsurface layer, and the changes were greater in mildly degraded steppes, showing a decreasing order of normal steppes > severely degraded steppes > lightly degraded steppes in terms of content of organic carbon in the 0 ~ 20 cm soil layer. In steppes of all states, cellulolytic enzymes played a significant promotive role in formation of the fractions of ASOC (R^2 : 0.731 ~ 0.960), whereas activity of the cellulolytic enzymes was much affected by soil actinomycetes and fungi. In seriously degraded steppes, soil microbes may have completed their succession into microbial populations that were much higher in stress resistance and cellulolytic enzyme secretion ability. And the relatively higher SOC and ASOC contents in the steppes characterized greater consumption of organic residues in the soil.

Key words Active soil organic carbon fractions; Soil microbe; Cellulolytic enzyme activity; Alpine steppe; The North Tibet Plateau

(责任编辑: 卢 萍)