

# 高寒草原土壤有机碳与腐殖质碳变化 及其微生物效应\*

蔡晓布<sup>1</sup> 彭岳林<sup>2</sup> 魏素珍<sup>1</sup> 于宝政<sup>1</sup>

(1 西藏大学农牧学院资源与环境学院, 西藏林芝 860000)

(2 西藏大学农牧学院植物科学学院, 西藏林芝 860000)

**摘要** 基于多区域重复采样,研究了藏北高原不同状态(正常、轻度和严重退化)高寒草原表层(0~10 cm)、亚表层(10~20 cm)土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)、腐殖质碳(Humus carbon, HC)、胡敏酸碳(Humic acid carbon, HAC)和富里酸碳(Fulvic acid carbon, FAC)的变化,以及土壤微生物群落、微生物生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)、纤维素分解酶活性(Cellulolytic enzyme activity, CEA)对其产生的影响与作用。结果表明:高原寒旱环境中土壤的 HC/SOC 比例过低,但 PQ 值(HAC/HC)很高。随土层加深,不同状态草地 SOC、HC、HAC 含量、HC/SOC 比例在总体上趋于不同程度的下降,PQ 值则均呈一定程度的提高。相对于正常草地,随草地退化加剧,表层 SOC、HC(HAC、FAC)增幅分别表现出略呈下降、大幅提高,亚表层降幅则均呈大幅下降。反映到 0~20 cm 土层,SOC、HC、HAC 含量均表现出正常草地 > 严重退化草地 > 轻度退化草地,HC/SOC 比例、PQ 值则分别呈严重退化草地 > 正常草地 > 轻度退化草地、正常草地 > 轻度退化草地 > 严重退化草地,说明草地退化在促进表层 SOC、HC(HAC、FAC)形成与积累的同时,更“激发”了亚表层的矿化,尤其是严重退化草地有机残体的分解过程,但腐殖质品质并未随土壤腐殖化程度的提高而得到相应改善。MBC、CEA 与 SOC、HC 及组分高度一致的土体分布格局影响并决定了上述过程,草地退化有利于真菌、放线菌对土壤、尤其是亚表层土壤有机残体的分解与转化。

**关键词** 土壤有机碳;土壤腐殖质碳;土壤微生物;高寒草原;西藏高原

**中图分类号** S153.6;S154.3 **文献标识码** A

土壤环境和全球变化受以腐殖质碳(Humus carbon, HC)为主体的土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)的深刻影响<sup>[1-2]</sup>,土壤微生物对有机物质转化的直接作用则是碳循环过程的重要驱动和控制因素<sup>[1,3]</sup>。因此,土壤碳循环研究在本质上即是对以微生物为主导的土壤生态过程的研究。但从整体看,国内外大量 SOC 稳定机制、影响因子的研究中,对土壤生物过程和贡献机制的研究相对不足<sup>[4-8]</sup>,包括微生物在内的单一影响因子的量化和所涉及的反馈机制仍然缺乏<sup>[8]</sup>,对土壤和 SOC 稳定生物机制的了解尚不够全面<sup>[4,8]</sup>,这也是我国草地碳相关研究中所存在的问题<sup>[9-11]</sup>。近十年间,基于青藏高原高寒草地系统对全球变化的敏感响应和渐趋退化的严峻现实,以高寒草甸为“主战场”的碳相关研究持续增加<sup>[12-16]</sup>,但因取样方法、研究手段

等的不同,所得结论存在较大差异<sup>[12,15,17]</sup>,直接涉及土壤微生物、SOC 相互关系的研究则明显不足<sup>[18-19]</sup>。高寒草原是青藏高原隆升过程中所特化形成的高寒草地类型,土壤过程独特<sup>[20]</sup>,因主要分布于极端寒旱、交通极为不便的青藏高原腹地,各类研究严重受限,已有相关工作较少<sup>[9,11,21-22]</sup>。新近,陶贞等<sup>[9]</sup>基于土壤环境对高寒草原 SOC 的影响,对土壤微生物活性及其作用进行了推测。我们亦发现,土壤微生物对高原寒旱环境及其变化的特殊适应能力决定着土壤活性有机碳的转化方向<sup>[21]</sup>。本研究基于高寒草原 SOC、HC 的形成与转化可能存在着不同于其他生态系统的特殊规律,且 SOC、HC 及其变化可能在更大程度上受控于土壤生态系统的生物活性的科学假设,以寒、旱程度最高的藏北高原西北部为研究区域,通过对多区域不同状态

\* 国家自然科学基金项目(40961023)资助

作者简介:蔡晓布(1962—),男,博士,教授,从事土壤生态、植物根限生态研究。E-mail:xbcai21@sina.com

收稿日期:2013-10-30;收到修改稿日期:2013-12-26

(正常、轻度和严重退化)高寒草原不同土层的研究,以期初步回答高原极端寒旱条件下 SOC、HC 的变化特征和演替过程,以及土壤微生物群落、微生物生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)和纤维素分解酶活性(Cellulolytic enzyme activity, CEA)等常规、重要指标对 SOC、HC 的影响。研究结果对进一步理解高寒草原土壤有机碳库的形成与稳定机制,进而开展基于微生物生存环境的土壤有机碳定向调控等均具有重要的参考价值。

# 1 材料与方法

## 1.1 研究区概况

藏北高原面积辽阔,高原面平均海拔 4 500 ~ 5 000 m,属高原亚寒带干旱、半干旱气候,绝大多数区域年均温 -6 ~ 0℃、年降水量 100 ~ 200 mm(暖季 > 90%)、年蒸发量 2 000 ~ 2 300 mm。因此,该区域土壤形成的物理作用较强,成土过程缓慢<sup>[23]</sup>,土质轻粗、土层浅薄(一般仅 20 cm 左右),由多年生寒旱生草本植物所构成的高寒草原面积较大,受气候、土壤环境的制约,植被构成均极简单,且稀疏、低矮,10 ~ 20 cm 土层植物根系较为集中;土壤有机物赋存则表现出低有机碳、高有机残体(厚度一般达 5 ~ 15 cm)的格局<sup>[20,23]</sup>。紫花针茅(*Stipa purpurea*)草地型是构成西藏高寒草原的主体,该草地

型中沙生针茅(*Stipa glareosa*)、昆仑针茅(*Stipa roborowskyi*)、藏沙蒿(*Artemisia wellbyi*)、青藏苔草(*Carex moorcroftii*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)等伴生植物仅呈零星分布<sup>[20]</sup>。近几十年来,在全球变化、人类干扰的综合影响下,该区域以植被稀疏化、土壤沙化为特征的草地退化过程正不断加剧。尤为严峻的是,在此过程中,由于植被类型难以发生自然演替,高寒草原退化即意味着生态系统结构、功能的逐步崩溃与丧失。

## 1.2 采样方法

2010 年 8 月,于图 1 所示 3 个区域(海拔分布在 4 378 ~ 4 492 m)按系统采样方法采集土样。所选各区域均为紫花针茅型高寒草原,土壤类型、成土母质和土壤质地一致,分别为高山草原土(石灰性土壤)、湖积物和砂土(地表覆角砾、粗砂,土体砂粒含量 70.1% ~ 73.2%),土壤 pH 7.9 ~ 8.3。在各区域内,均随机选择正常草地(植被盖度 45% ~ 65%)、轻度退化草地(植被盖度 20% ~ 45%)、严重退化草地(植被盖度 < 20%)作为研究区,各研究区面积均大于 1 hm<sup>2</sup>;在每一研究区内,各随机设置 3 个采样区;每一采样区内,各分别设置 3 个采样点。在各采样点按表层(0 ~ 10 cm)、亚表层(10 ~ 20 cm)采集土壤样品。采样时,先行刮除地表角砾、粗砂,并按土层将各采样区 3 个采样点土样充分混匀为 1 个混合土样。

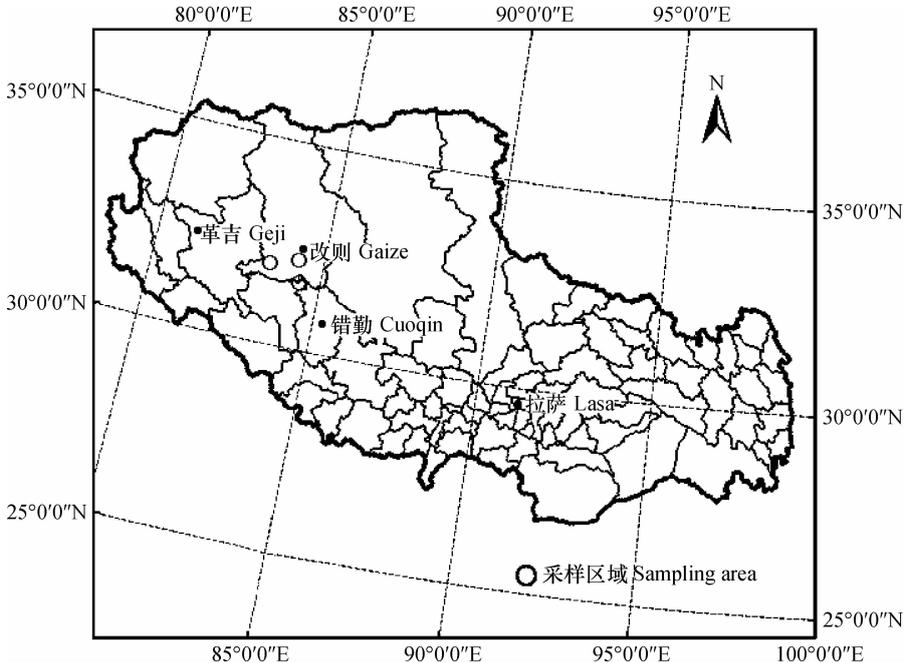


图 1 采样区域地理位置  
Fig. 1 Geographical position of sampling areas

### 1.3 分析方法

土壤有机碳 SOC 采用重铬酸钾容量法 - 吸释热法测定。

可提取腐殖质碳(胡敏酸、富里酸总碳量):以腐殖质碳(Humus carbon, HC)表示。称取 2.50 g 风干土样于 250 ml 三角瓶中,准确加入 0.1 mol L<sup>-1</sup>焦磷酸钠、0.1 mol L<sup>-1</sup>氢氧化钠混合液 50 ml,震荡 5 min 后静置 13 ~ 14 h(温度控制在 20℃ 左右),旋即摇匀、过滤;吸取清亮滤液 5.00 ml 移入 150 ml 三角瓶中,加 3 mol L<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 约 5 滴(调节 pH 为 7)至溶液出现浑浊,于水浴锅上蒸干、测碳:加 0.800 0 mol L<sup>-1</sup>(1/6 K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub>) 标准液 5 ml,迅速注入 5 ml 浓 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>,盖上小漏斗并经沸水浴加热 15 min,冷却后加蒸馏水 50 ml 稀释,加邻啡罗林指示剂 3 滴后用 0.1 mol L<sup>-1</sup> FeSO<sub>4</sub> 滴定,同时作空白实验。

$$HC(\%) = [0.8000 \times 5.00 \times (V_0 - V_1) \times 0.003 / V_0] \times 100 / m$$

式中, V<sub>0</sub> 为 5.00 ml 标准 K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub> 溶液空白实验滴定的 FeSO<sub>4</sub> ml 数, V<sub>1</sub> 为待测液滴定所用 FeSO<sub>4</sub> ml 数, m 为与吸取滤液相当的土样质量(g), 5.00 为空白所用 K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub> ml 数。

胡敏酸碳(Humic acid carbon, HAC)测定:吸取上述滤液 20.00 ml 于小烧杯中,置于沸水浴上加热,在玻璃棒搅拌下滴加 3 mol L<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 酸化,至絮状沉淀析出。继续加热 10 min 使 HA 完全沉淀。过滤后,以 0.01 mol L<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 洗涤滤纸和沉淀至滤液无色为止(即完全洗去富里酸)。以热的 0.02 mol L<sup>-1</sup> NaOH 溶解沉淀,仔细收集溶解液于 150 ml 三角瓶中,如前法酸化、蒸干、测碳(此时土样质量 m 相当于 1 g)。

富里酸碳(Fulvic acid carbon, FAC):用差减法求得,即 FAC = HC - HAC。

胡敏素碳(Humin carbon, HMC):用差减法求得, HMC = SOC - HC。

MBC、CEA 分别采用氯仿熏蒸浸提法、蒽酮比色法测定,微生物群落采用稀释平皿涂布培养法测定(表 1)。其中,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。

### 1.4 数据处理

相关分析(采用 Excel 2003)以各微区混合土样测定值计算,差异显著性检验采用 DPS 数据处理系统。

## 2 结果

### 2.1 高寒草原土壤有机碳、腐殖质碳及其变化

高原寒旱条件下,不同状态草地亚表层 SOC 含量均显著高于表层,但正常草地、轻度和严重退化草地亚表层较表层增幅(分别为 67.8%、19.1%、34.1%)明显不同,退化草地不同土层间 SOC 含量的差异较正常草地大幅缩小,且缩小幅度随草地退化加剧明显下降。相对于正常草地,轻度、严重退化草地表层 SOC 含量分别提高 8.9%、7.0%,亚表层则分别下降 22.7%、14.5%(表 1)。可见,草地退化对 0 ~ 20 cm 土层 SOC 的保持与稳定虽具不利影响,但 SOC 含量并未随草地退化加剧更趋下降。

本研究中,不同状态草地 HMC/SOC 比例均高达 97% 以上,HC 含量不仅很低,且其组分中 HAC、FAC 差异悬殊,PQ 值(HAC/HC)极大。从腐殖质组成看,不同状态草地 HMC、HC 及其组分的土层分布在总体上与 SOC 一致,仅轻度退化草地表层 HC、轻度和严重退化草地表层 FAC 略高于亚表层。同时,与正常草地相比,退化草地不同土层腐殖质组分亦表现出表层增加、亚表层下降的特征,但表层 HC、亚表层 HAC 随草地退化加剧分别表现出较大幅度上升(轻度、严重退化草地分别提高 6.9%、12.2%)和下降(轻度、严重退化草地分别下降 29.3%、13.9%),且 HC、HAC 表层增幅均高于亚表层降幅,0 ~ 20 cm 土层 HC、HAC 含量亦表现出随草地退化加剧明显回升的趋势,严重退化草地 FAC 含量甚至已高于正常草地。

HC/SOC 比例、PQ 值分别表征着土壤的腐殖化程度和腐殖质品质。高原寒旱条件下,不同状态草地 HC/SOC 比例均呈表层 > 亚表层,且表层、亚表层 HC/SOC 比例均在一定程度上表现为严重退化草地 > 正常草地 > 轻度退化草地;不同状态草地 PQ 值则均呈亚表层 > 表层,0 ~ 20 cm 土层 PQ 值基本为正常草地 > 轻度退化草地 > 严重退化草地。可见,随土层加深,不同状态草地土壤腐殖化程度、腐殖质品质分别表现出一定程度的下降和改善;但随草地退化加剧,0 ~ 20 cm 土层土壤腐殖化程度较正常草地有所提高,腐殖质品质则略下降。

### 2.2 土壤有机碳、腐殖质碳变化的土壤微生物作用

从总体看,退化草地不同微生物群落的土层分布格局与正常草地虽基本一致,但土层差异变化很大。其中,退化草地细菌数量的土层差异均明显扩

表 1 高寒草原土壤有机碳、腐殖质碳及其变化  
Table 1 Soil organic carbon and humus carbon in alpine steppe soil and their changes

草地状态 State of steppe	土层 Soil layer (cm)	有机碳 Soil organic carbon (g kg <sup>-1</sup> )	腐殖质碳 Humus carbon (mg kg <sup>-1</sup> )	胡敏酸碳 Humic acid carbon (mg kg <sup>-1</sup> )	富里酸碳 Fulvic acid carbon (mg kg <sup>-1</sup> )	胡敏素碳 Hummin carbon (g kg <sup>-1</sup> )	HC/SOC (%)	HAC/HC (PQ, %)
正常草地 Normal steppe	0~10	6.74 ± 0.51bA	134.0 ± 16.8bA	113.9 ± 16.4bA	20.07 ± 3.21aA	6.61 ± 0.57bA	1.99 ± 0.16aA	85.02 ± 3.23aA
	10~20	11.31 ± 0.14aA	194.1 ± 14.9aA	173.4 ± 14.2aA	20.71 ± 3.87aA	11.14 ± 1.01aA	1.72 ± 0.13aA	89.33 ± 2.00aA
轻度退化草地 Slightly degraded steppe	0~10	7.34 ± 0.82bA	143.2 ± 18.0aA	122.3 ± 17.1aA	20.87 ± 2.76aA	7.20 ± 0.44bA	1.95 ± 0.25aA	85.42 ± 2.05aA
	10~20	8.74 ± 1.17aB	140.5 ± 16.8aB	122.6 ± 16.2aB	17.88 ± 1.82aA	8.60 ± 1.00aB	1.61 ± 0.12aA	87.28 ± 2.09aA
严重退化草地 Severely degraded steppe	0~10	7.21 ± 0.71bA	150.4 ± 15.3aA	127.1 ± 14.9aA	23.33 ± 4.14aA	7.06 ± 0.55bA	2.09 ± 0.04aA	84.49 ± 3.83aA
	10~20	9.67 ± 2.05aB	171.4 ± 18.2aA	149.3 ± 17.0aAB	22.27 ± 5.85aA	9.50 ± 1.17aAB	1.77 ± 0.18aA	87.03 ± 3.31aA

注:平均值 ± 标准差 ( $p < 0.05$ )。同列不同小写字母表示同一状态草地土层差异显著 ( $p < 0.05$ ); 同列不同大写字母表示相同土层差异显著。Note: Means ± SD ( $p < 0.05$ ). Different lowercase letters in the same column mean significant difference at 5% level, and different capital letters in the same soil layer mean significant difference at 5% level

大,真菌、放线菌则在总体上呈大幅缩小,且扩大、缩小幅度随退化加剧均呈大幅下降。同时,退化草地不同微生物群落的土层差异亦由正常草地中的真菌 > 放线菌 > 细菌,转变为细菌 > 真菌 > 放线菌(表 2)。可见,与退化草地中 SOC、HC 土层差异大幅缩小相似(表 1),真菌、放线菌亦表现出类似的趋势。

因此,不同状态草地微生物适应能力及其所导致的群落结构与数量变化对 SOC、HC 的形成与稳定具有不同程度的影响。正常草地中,0 ~ 20 cm 土层 SOC、HC 含量随放线菌、真菌数量的增加分别呈下降或显著下降;退化草地则相反,SOC、HC 含量随土壤

真菌、尤其是放线菌数量的增加总体呈显著提高,且这一趋势随草地退化加剧更为明显。土壤细菌对 SOC、HC 的影响微弱或较小(表 3)。高寒草原环境中,正常草地土壤微生物对 SOC、HC 的影响显著呈真菌 > 放线菌 > 细菌,退化草地则在总体上表现出显著的放线菌 > 真菌 > 细菌的趋势。可见,土壤微生物群落对 SOC、HC 的赋存状态及其转化方向具有重要影响。草地状态不同,微生物群落的土层分布及对 SOC、HC 形成与转化的影响不同,草地退化有利于真菌、放线菌对土壤、尤其是亚表层土壤有机残体的分解与转化。

表 2 高寒草原微生物群落、微生物生物量碳和纤维素分解酶活性

Table 2 Microbial community, microbial biomass carbon and cellulolytic enzyme activity in alpine steppe soil

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 $g^{-1}$ )	微生物生物量碳 Microbial biomass carbon (mg $kg^{-1}$ )	纤维素分解酶活性 Cellulolytic enzyme activity (mg $g^{-1}$ 72 h $^{-1}$ )
正常草地 Normal steppe	0 ~ 10	5.19 ± 1.10a	3.70 ± 0.67a	4.44 ± 1.91a	35.82 ± 2.90b	54.51 ± 4.44b
	10 ~ 20	5.52 ± 1.87a	2.04 ± 0.55b	3.11 ± 0.71b	64.58 ± 6.06a	96.40 ± 12.56a
轻度退化草地 Slightly degraded steppe	0 ~ 10	7.81 ± 1.86a	1.81 ± 0.40b	5.44 ± 0.92a	45.68 ± 5.35a	51.85 ± 2.83b
	10 ~ 20	3.00 ± 0.92b	3.33 ± 1.40a	3.78 ± 1.38b	48.34 ± 6.45a	69.79 ± 10.59a
严重退化草地 Severely degraded steppe	0 ~ 10	4.81 ± 1.37a	2.96 ± 0.78a	2.67 ± 0.60a	39.41 ± 5.38b	59.68 ± 5.17b
	10 ~ 20	3.24 ± 0.70b	2.37 ± 0.94a	2.93 ± 0.90a	56.99 ± 8.32a	90.07 ± 11.64a

注:平均值 ± 标准差( $p < 0.05$ )。同列不同小写字母表示同一状态草地土层差异显著( $p < 0.05$ )。Note: Means ± SD ( $p < 0.05$ ). Different lowercase letters in the same column mean significant difference at 5% level

表 3 0 ~ 20 cm 土层微生物群落与土壤有机碳、腐殖质碳的相关性( $r$ )

Table 3 Relationships ( $r$ ) of microbial community with soil organic carbon and humus carbon in the 0 ~ 20 cm soil layer

土壤微生物 Soil microorganism	正常草地 Normal steppe		轻度退化草地 Slightly degraded steppe		严重退化草地 Severely degraded steppe	
	SOC	HC	SOC	HC	SOC	HC
细菌 Bacteria	-0.046	0.017	-0.022	0.330	-0.332	-0.390
真菌 Fungus	-0.920**	-0.839**	0.242	0.282	0.715*	0.624*
放线菌 Actinomycetes	-0.356	-0.365	0.576*	0.687*	0.823**	0.792**

作为微生物数量的另一表达方式,MBC 及其变化与土壤生物化学过程密切相关。不同状态草地各土层 MBC 的分布与变化规律与 SOC、HC 基本一致(表 1)。0 ~ 20 cm 土层中,SOC、HC 含量随 MBC 的增加虽均呈极显著提高,但 MBC 对 SOC 含量的影响相对较大(图 2)。MBC 对不同状态草地 0 ~ 20 cm 土层 HC/SOC 比值、PQ 值的影响不同。正常草地中,随 MBC 的增加,HC/SOC 比例虽呈微弱下

降,但 PQ 值却呈极显著提高。退化草地中,MBC 对 HC/SOC 比值、PQ 值的影响趋势相同。其中,轻度退化草地 HC/SOC 比例、PQ 值随 MBC 含量的增加均呈一定程度的提高,较高的 MBC 对土壤腐殖化程度的提高、腐殖质品质改善均具有一定的促进作用;严重退化草地则呈相反趋势,土壤腐殖化程度、腐殖质品质随 MBC 含量的增加均表现出不同程度的下降。

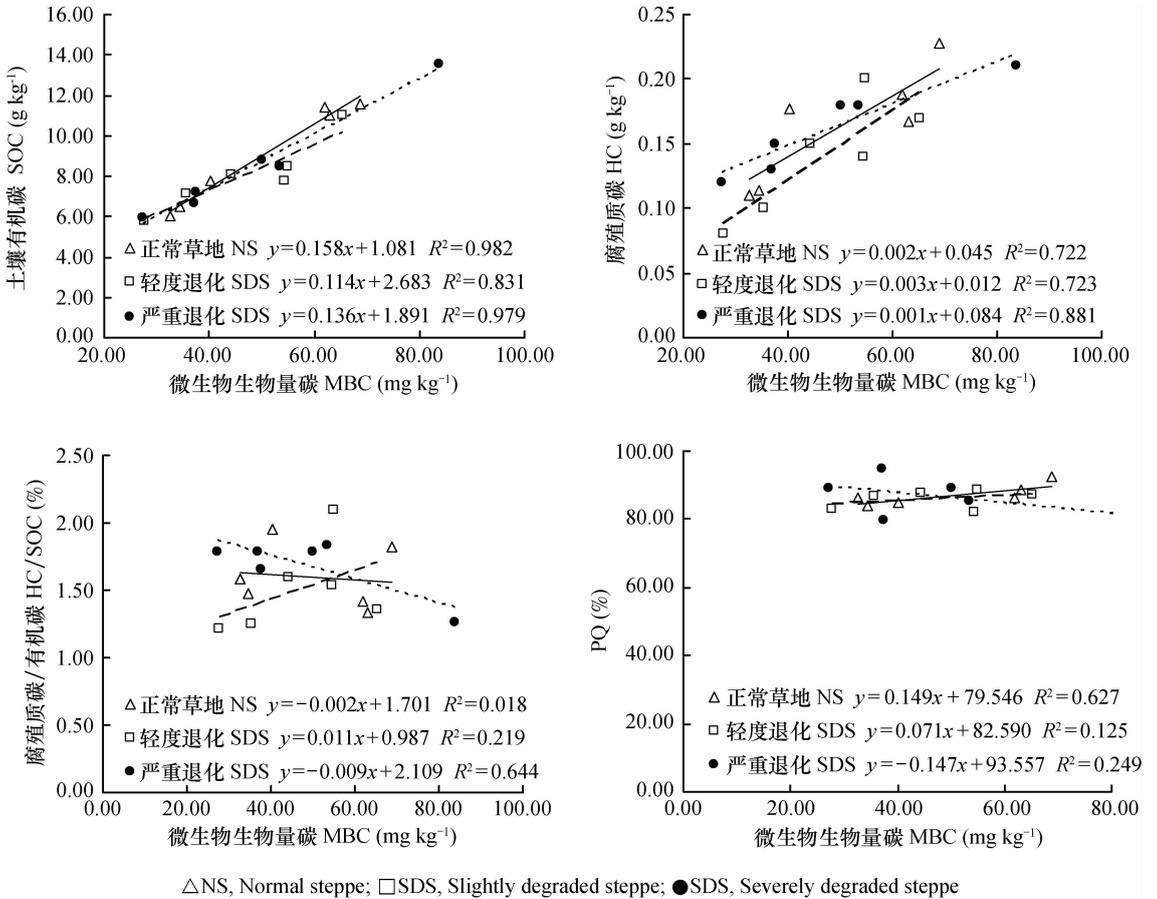


图2 0~20 cm 土层微生物生物量碳与有机碳、腐殖质碳、PQ、HC/SOC 的相互关系

Fig. 2 Relationships of microbial biomass carbon with organic carbon, humus carbon, PQ and HC/SOC in the 0~20 cm soil layer

不同状态草地 CEA 的土层分布决定了其对 0~20 cm 土层 HC、尤其是 SOC 形成与积累的显著促进作用(表 1,图 3)。从总体看,CEA 对不同状态草地 HC/SOC 比值、PQ 值的影响趋势基本同 MBC,仅轻度退化草地中 HC/SOC 比值未受 CEA 变化的影响(图 3)。可见,高原寒旱条件下,尽管不同状态草地 CEA 对 HC 形成与积累的促进作用均低于 SOC,以致 HC/SOC 比例不同程度的下降,但 CEA 对不同状态草地 PQ 值的影响不同,正常、轻度退化草地中腐殖质品质随 CEA 增加均呈不同程度的提高,严重退化草地则呈相反趋势。

高原寒旱条件下,土壤 MBC 对 CEA 具有很大影响。0~20 cm 土层的 CEA 随 MBC 含量的增加均呈极显著提高,且 MBC 对 CEA 的影响在一定程度上表现出严重退化草地 > 轻度退化草地 > 正常草地、亚表层 > 表层的现象(表 4),说明草地状态不同、土层不同,MBC 对 CEA 的影响程度不同,草地退化可能在一定程度上促进了微生物对纤维素分解酶的分泌。

### 3 讨论

高寒草原 HC/SOC 比例远低于一般土壤<sup>[1]</sup>,但 PQ 值(HAC/HC)很高,这可能主要与干旱程度高、通气性强、干湿交替频繁和石灰性土壤环境有利于 HAC 的形成与积累<sup>[1,25]</sup>,以及微生物对 FAC 不断向 HAC 转化的生物促进作用<sup>[26]</sup>等有关。此外,差减法所得 FA 误差较大,且数值较小,以致 HA/FA 变幅过大<sup>[27]</sup>亦可能是原因之一。草地 SOC 的垂直分布取决于植物根系分布、土壤发育过程<sup>[28]</sup>。一般随土层加深,土壤微生物、根系生物量与有机残体来源显著减少<sup>[10,29]</sup>,SOC、HC 含量即呈显著降低<sup>[10,25,30]</sup>,青藏高原高寒草甸亦具相同规律<sup>[13,15]</sup>。即便是荒漠草原,亦未因不同土层根系生物量的相对均衡而表现出不同的趋势<sup>[10]</sup>。但在干旱、半干旱区风蚀、风积作用等个别情况下有所不同<sup>[13,15,20,23]</sup>。关于草地退化,其对 SOC 的不利影响已被许多研究所证实,SOC 一般随草地退化加剧而显著下降<sup>[15-16]</sup>。

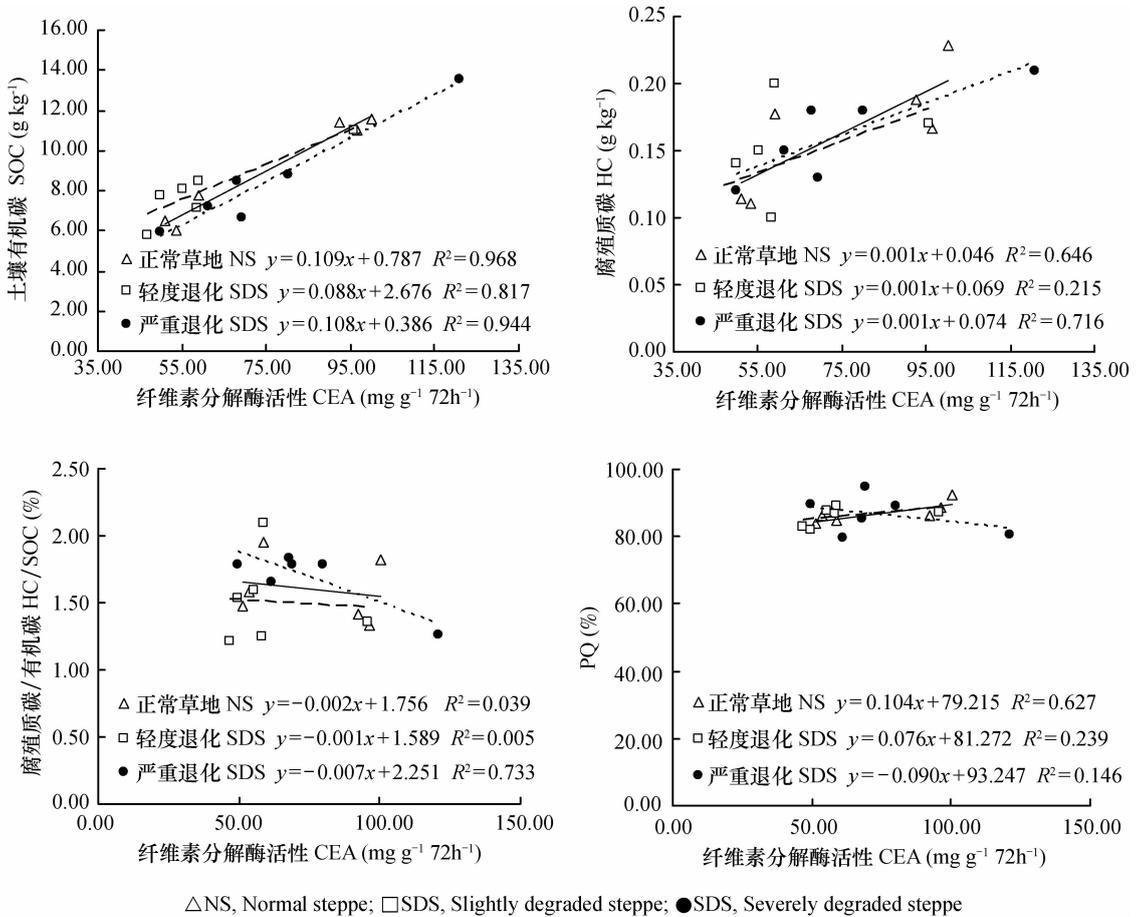


图3 0~20 cm 土层纤维素分解酶活性与有机碳、腐殖质碳、PQ、HC/SOC 的相互关系

Fig. 3 Relationships of cellulolytic enzyme activity with organic carbon, humus carbon, PQ and HC/SOC in the 0~20 cm soil layer

表4 0~20 cm 土层微生物生物量碳与纤维素分解酶活性间的决定系数 ( $R^2$ )

Table 4 Determination coefficient ( $R^2$ ) between MBC and CEA in the 0~20 cm soil layer

	土层 Soil layer (cm)	微生物生物量碳 Microbial biomass carbon		
		正常草地 Normal steppe	轻度退化 Slightly degraded steppe	严重退化 Severely degraded steppe
纤维素分解酶活性 Cellulolytic enzyme activity	0~20	0.614	0.668	0.764
	0~10	0.744	0.500	0.926
	10~20	0.856	0.874	0.995

对内蒙古退化荒漠草原的研究发现, SOC、MBC 含量均随草地退化程度的提高而下降<sup>[31]</sup>。

本结果及其原因与以上研究明显不同。土壤环境及其变化过程中, 土壤微生物作用是导致藏北高寒草原 SOC、HC 土体分布及其变化具有特殊性的关键因素。我们认为, 气候因子对土壤表层环境的较大影响<sup>[32]</sup> 可能在高寒草原表现得更为强烈。研究区季节性冻融现象普遍, 表层土壤日冻融循环频繁, 20 cm 深处则很少发生<sup>[30]</sup>。有关研究表明, 冻融与干湿交替, 不仅导致土壤不稳定性增强, 亦

可促进有机残体、SOC 的加速分解<sup>[30,33-34]</sup>。作为土壤碳循环的直接和重要参与者, 纤维素分解酶主要源自微生物的分泌<sup>[1,35]</sup>。本研究中, 不同状态草地 CEA 与 SOC、HC 均呈高度正相关的研究结果, 即充分体现了高原寒旱环境对不同土层微生物群落与活性的深刻影响。与“三江源”高寒草原相比<sup>[11]</sup>, 供试土壤微生物数量、MBC 含量很低, 但 CEA 很高 (表 2), 表明藏北不同状态高寒草原土壤微生物均具有很强的纤维素分解酶分泌能力。不同状态草地表层, 尤其是亚表层放线菌、真菌群落对 SOC、HC

形成的促进作用较为显著即可能与此有关,这亦与中性偏碱、干旱、通气良好的土壤环境中放线菌、真菌的纤维素降解能力远高于细菌的一般结论相符<sup>[1,35-36]</sup>。

高寒草原砂质土壤环境中,正常草地亚表层含水量相对较高、土壤温度相对稳定,日冻融循环、干湿交替频率相对较低,且根系集中、有机残体丰富,MBC、CEA 较大,HC 尤其是 SOC、HAC 形成与积累较多,HC/SOC 比例较低、PQ 较高;表层土壤则呈相反趋势。因此,随土层加深,正常草地土壤腐殖化程度、腐殖质品质分别表现出一定程度的下降和提高。这不仅与根系生物量、有机残体分解速率随土壤含水量增加而提高的一般原理<sup>[10]</sup>相吻合,亦与高寒草原环境中 SOC 含量与土壤温度呈正相关<sup>[9]</sup>的有关结论基本一致。结果表明,退化程度不同,微生物对土壤环境变化的适应能力及响应明显不同,SOC、HC 组分含量随土层加深而增加的趋势并未改变,土层差异仅呈缩小态势。微生物群落的适应、变化过程均可导致 MBC 降低、土壤碳损耗加速<sup>[37]</sup>。轻度退化阶段,表层 SOC、HC 组分增幅均远低于亚表层降幅,且亚表层降幅尚明显高于严重退化草地,说明此阶段微生物对亚表层土壤环境变化的敏感性、不适应性反应可能较为强烈,在抑制有机残体转化的同时,亦加速了部分 SOC、尤其是 HC、HAC 的矿化,极大地缩小了亚表层 SOC,尤其是 HC、HAC 与表层土壤间的差异,并导致 HC/SOC 比例、PQ 值的相应变化。这一过程亦可能与亚表层有机残体分解较慢、释放 CO<sub>2</sub> 较少,从而促进了微生物对腐殖物质的分解,导致 HC、HAC 不断下降<sup>[27]</sup>,且 HC 降幅略高于 HAC 有关。随草地退化的不断发展,微生物对渐趋恶化的土壤环境已逐步适应,不同微生物、尤其是放线菌、真菌群落亦可能形成了新的、更具纤维素分解酶分泌能力的生理种群<sup>[21]</sup>,进而导致了以不同土层有机残体矿化为主要特征的有机物转化过程。其中,微生物对表层有机残体的分解与转化,使 SOC 继续保持小幅累积的同时,不仅使有机残体所含类 FA、新成 FA 大量减少,亦进一步促进了新成 FA、部分小分子组分缩合成 HA 的进程<sup>[27]</sup>,导致新成 HC、HAC 含量<sup>[26]</sup>增加并较多累积。亚表层亦然,土壤环境变化显著促进了微生物对有机残体的分解,导致 SOC、HC、HAC 较正常草地的损失量大幅小于轻度退化草地,表现出大幅回升的趋势。在此过程中,土壤有机残体的不断降解虽使土壤腐殖化程度有所提高,但腐殖质品质并未得到

相应改善。

特别指出的是,退化高寒草原植物群落难以发生自然演替。因此,不同状态草地中的凋落物等有机残体仅数量不同,各土层碳组分及其变化在于土壤环境变化所导致的微生物数量与活性的差异。这有别于环境变化通过影响植物群落演替而改变碳源供给,进而影响微生物活性、群落结构和矿化速率,最终影响土壤碳循环的一般原理<sup>[38-39]</sup>。

## 4 结 论

高原寒旱条件下,微生物对土壤环境及其变化的特殊适应与响应影响并决定着有机物质的矿质化与腐殖化过程。从整体上看,高寒草原土壤有机碳含量低、腐殖化程度低,但腐殖质品质较高。不同状态高寒草原中,MBC、CEA 与 SOC、HC 一致的土层分布格局(亚表层高于表层)影响并决定着不同土层有机物质的转化方向。在此过程中,表层、尤其是亚表层土壤真菌、放线菌的作用较为显著。不同程度退化草地 0~10 cm 土层土壤环境有利于 SOC、HC 的形成与积累;10~20 cm 土层因草地退化程度而异,草地轻度退化显著提高了 SOC、HC 的不稳定性,严重退化草地则以有机残体的矿质化过程为主要特征,土壤不稳定性增强。高原寒旱环境中,不同状态草地 SOC、HC 的变化规律、趋势及其微生物影响与活性有机碳组分基本一致<sup>[21]</sup>,这对整体理解和探究高寒草原的生态功能、环境影响及其定向调控提供了重要参考。

## 参 考 文 献

- [1] 吕贻忠,李保国. 土壤学. 北京:中国农业出版社,2006. Li Y Z, Li B G. Soil science (In Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2006
- [2] 窦森,周桂玉,杨翔宇,等. 生物质炭及其与土壤腐殖质碳的关系. 土壤学报,2012,49(4):796—802. Dou S, Zhou G Y, Yang X Y, et al. Biochar and its relation to humus carbon in soil: A short review (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 2012, 49(2):796—802
- [3] Rinna J, Warning B, Meyers P A, et al. Combined organic and inorganic geochemical reconstruction of paleodepositional conditions of a Pliocene sapropel from the eastern Mediterranean Sea. Geochimica Cosmochimica Acta, 2007, 66(11):1969—1986
- [4] 潘根兴,周萍,李恋卿,等. 固碳土壤学的核心科学问题与研究进展. 土壤学报,2007,44(2):327—337. Pan G X, Zhou P, Li L Q, et al. Core issues and research progresses of soil science of C sequestration (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 2007, 44(2):327—337

- [ 5 ] 刘满强,陈小云,郭菊花,等. 土壤生物对土壤有机碳稳定性的影响. 地球科学进展,2007,22(2):152—158. Liu M Q, Chen X Y, Guo J H, et al. Soil biota on soil organic carbon stabilization (In Chinese). *Advances in Earth Science*, 2007, 22(2): 152—158
- [ 6 ] Ekschmitt K, Liu M Q, Vetter S, et al. Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability—Why is dead organic matter left over in the soil? *Geoderma*, 2005, 128(1/2): 167—176
- [ 7 ] Six J, Frey S D, Thiet R K, et al. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 2006, 70(2): 555—569
- [ 8 ] Six J, Bossuyt H, Degryze S, et al. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil & Tillage Research*, 2004, 79(1): 7—31
- [ 9 ] 陶寅, 次旦朗杰, 张胜华, 等. 草原土壤有机碳含量的控制因素. 生态学报, 2013, 33(9): 2684—2694. Tao Z, Ci D L J, Zhang S H, et al. Controls over soil organic carbon content in grasslands (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(9): 2684—2694
- [ 10 ] 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
- [ 11 ] 任佐华, 张于光, 李迪强, 等. 三江源地区高寒草原土壤微生物活性和微生物量. 生态学报, 2011, 31(11): 3232—3238. Ren Z H, Zhang Y G, Li D Q, et al. The soil microbial activities and microbial biomass in Sanjiangyuan Alpine grassland (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(11): 3232—3238
- [ 12 ] Shi X M, Li X G, Long R J, et al. Dynamics of soil organic carbon and nitrogen associated with physically separated fractions in a grassland-cultivation sequence in the Qinghai-Tibetan plateau. *Biology and Fertility of Soils*, 2010, 46(2): 103—111
- [ 13 ] 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
- [ 14 ] Li X G, Li F M, Zed R, et al. Soil physical properties and their relations to organic carbon pools as affected by land use in an alpine pastureland. *Geoderma*, 2007, 139(1/2): 98—105
- [ 15 ] 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
- [ 16 ] 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
- [ 17 ] 展争艳, 李晓刚, 张德罡, 等. 利用方式对高寒牧区土壤有机碳含量及土壤结构性质的影响. 土壤学报, 2005, 42(5): 777—782. Zhan Z Y, Li X G, Zhang D G, et al. Effect of land use on organic C concentration and structural properties in alpine grassland soil (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2005, 42(5): 777—782
- [ 18 ] 林超峰, 陈占全, 薛泉宏, 等. 青海三江源区植被退化对土壤养分和微生物区系的影响. 应用与环境生物学报, 2007, 13(6): 788—793. Lin C F, Chen Z Q, Xue Q H, et al. Effect of vegetation degradation on soil nutrients and microflora in the Sanjiangyuan region of Qinghai, China (In Chinese). *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2007, 13(6): 788—793
- [ 19 ] 姚拓, 龙瑞军, 师尚礼, 等. 高寒草地不同扰动生境土壤微生物氮素生理群数量特征研究. 土壤学报, 2007, 44(1): 122—128. Yao T, Long R J, Shi S L, et al. Populations of soil nitrogen bacteria groups in alpine steppe of different disturbed habitats in Tianzhu (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2007, 44(1): 122—128
- [ 20 ] 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
- [ 21 ] 蔡晓布, 彭岳林, 于宝政, 等. 不同状态高寒草原主要土壤活性有机碳组分的变化. 土壤学报, 2013, 50(2): 315—323. Cai X B, Peng Y L, Yu B Z, et al. Changes in major fractions of active soil organic carbon in alpine steppes different in states (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2013, 50(2): 315—323
- [ 22 ] 郭小伟, 韩道瑞, 张法伟, 等. 青藏高原高寒草原碳增汇潜力的初步研究. 草地学报, 2011, 19(5): 740—745. Guo X W, Han D R, Zhang F W, et al. The response of potential carbon sequestration capacity to different land use patterns in alpine rangeland (In Chinese). *Acta Agrestia Sinica*, 2011, 19(5): 740—745
- [ 23 ] 西藏自治区土地管理局. 西藏自治区土壤资源. 北京: 科学出版社, 1994. Land Administrative Office of Tibet. Tibet soil resource (In Chinese). Beijing: Science Press, 1994
- [ 24 ] Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, 2004, 304: 1623—1627
- [ 25 ] 古小治, 章钢娅, 俞元春, 等. 滨海水稻土腐殖质的组成及随种稻时间演变的研究初报. 土壤学报, 2008, 45(4): 635—640. Gu X Z, Zhang G Y, Yu Y C, et al. Composition of humus in coastal paddy soil and its succession with cultivation age (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2008, 45(4): 635—640
- [ 26 ] 褚慧, 宗良纲, 汪张懿, 等. 不同种植模式下菜地土壤腐殖质组分特性等动态变化. 土壤学报, 2013, 50(5): 86—93. Chu H, Zong L G, Wang Z Y, et al. Dynamic changes in humus composition in vegetable soils different in cultivation mode (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2013, 50(5): 86—93
- [ 27 ] 窦森, 于水强, 张晋京. 不同 CO<sub>2</sub> 浓度对玉米秸秆分解期间土壤腐殖质形成的影响. 土壤学报, 2007, 44(3): 458—466. Dou S, Yu S Q, Zhang J J. Effects of carbon dioxide concentration on humus formation in corn stalk decomposition (In Chinese).

- Acta Pedologica Sinica, 2007, 44(3):458—466
- [28] 陈庆强, 沈承德, 孙彦敏, 等. 鼎湖山土壤有机质  $\delta^{13}\text{C}$  时空分异机制. 应用生态学报, 2005, 16(3): 468—474. Chen Q Q, Shen C D, Sun Y M, et al. Spatial and temporal differentiation of mountainous soil organic matter  $\delta^{13}\text{C}$  in Dinghushan Biosphere Reserve, South China (In Chinese). Plant and Soil, 2005, 16(3):468—474
- [29] Nepstad D C, de Carvalho C R, Davidson E A, et al. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. Nature, 1994, 372:666—669
- [30] 王娇月, 宋长春, 王宪伟, 等. 冻融作用对土壤有机碳库及微生物的影响研究进展. 冰川冻土, 2011, 33(2):442—451. Wang J Y, Song C C, Wang X W, et al. Progress in the study of effect of freeze-thaw processes on the organic carbon pool and microorganisms in soils (In Chinese). Journal of Glaciology and Geocryology, 2011, 33(2):442—451
- [31] 吴永胜, 马万里, 李浩, 等. 内蒙古退化荒漠草原土壤有机碳和微生物生物量碳含量的季节变化. 应用生态学报, 2010, 21(2):312—316. Wu Y S, Ma W L, Li H, et al. Seasonal variations of soil organic carbon and microbial biomass carbon in degraded desert steppes of Inner Mongolia (In Chinese). Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(2):312—316
- [32] Jobbágy E G, Jackson R B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. Ecological Applications, 2000, 10(2):423—436
- [33] Yergeau E, Kowalchuk G A. Responses of Antarctic soil microbial communities and associated functions to temperature and freeze-thaw cycle frequency. Environmental Microbiology, 2008, 10:2 223—2 235
- [34] Männistö M K, Tirola M, Hggblom M M. Effect of freeze-thaw cycle on bacterial communities of arctic tundra soil. Soil Microbiology, 2009, 58(3): 621—631
- [35] 陈文新. 土壤和环境微生物学. 北京:北京农业大学出版社, 1990. Chen W X. Soil and environmental microecology (In Chinese). Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1990
- [36] 陈法霖, 郑华, 欧阳志云, 等. 土壤微生物群落结构对凋落物组成变化的响应. 土壤学报, 2011, 48(3):603—611. Chen F L, Zheng H, Ouyang Z Y, et al. Responses of microbial community structure to the leaf litter composition (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 2011, 48(3):603—611
- [37] Carney K M, Hungate B A, Drake B G, et al. Altered soil microbial community at elevated  $\text{CO}_2$  leads to loss of soil carbon. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(12):4990—4995
- [38] Bardgett R D, De Deyn G B, Ostle N J. Plant-soil interactions and the carbon cycle. Journal of Ecology, 2009, 97(5): 838—839
- [39] Singh B K, Bardgett R D, Smith P, et al. Microorganisms and climate change: Terrestrial feedbacks and mitigation options. Nature Reviews Microbiology, 2010, 8(11): 779—790

## VARIATION OF ORGANIC CARBON AND HUMUS CARBON IN ALPINE STEPPE SOIL AND FUNCTIONS OF MICROORGANISMS THEREIN

Cai Xiaobu<sup>1</sup> Peng Yuelin<sup>2</sup> Wei Suzhen<sup>1</sup> Yu Baozheng<sup>1</sup>

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

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

**Abstract** Based on repeated sampling in a number of areas, variations of organic carbon (SOC), humus carbon (HC), humic acid carbon (HAC) and fulvic acid carbon (FAC) in the surface (0 ~ 10 cm) and sub-surface (10 ~ 20 cm) layers of alpine steppes different in state (normal, slightly degraded and severely degraded) in the Northern Tibetan Plateau as well as influences and effects of soil microbial community, microbial biomass carbon (MBC) and cellulolytic enzyme activity (CEA) on SOC, HC and HAC. Results show that the soil in cold and acid alpine environment is very low in HC/SOC ratio, but very high in PQ value (HAC/HC). On the whole, the contents of SOC, HC and HAC and the proportion of HC/SOC in steppes different in state declines to a varying extent with soil depth in profile, while PQ value increases to a certain extent. Relative to normal steppes, the increase in SOC declines slightly and in HC (HAC, FAC) rises dramatically in the surface soil layer, and both drop drastically in the sub-surface soil layer. In terms of contents of SOC, HC and HAC in the 0 ~ 20 cm soil layer, a decreasing order of normal steppe > severely degraded steppe > slightly degraded steppe is found, and in terms of HC/SOC ratio and PQ value, a decreasing order of severely degraded steppe > normal steppe > slightly degraded steppe, and of normal steppe > severely degraded steppe > slightly degraded steppe is respectively, which means degradation of a steppe promotes formation and accumulation of SOC and HC (HAC and FAC) in the surface soil layer, and also “stimulates” mineralization of the sub-surface soil layer, and especially decomposition of organic debris in severely degraded steppes. However, quality of the humus is not improved correspondingly along with the

increasing degree of soil humification. The highly homogenous distribution MBC, CEA, SOC, HC and their components in the soil affects and decides the above-mentioned process. Steppe degradation is conducive to decomposition and transformation of organic debris in the soil by fungus and actinomycetes, especially in the sub-surface soil layer.

**Key words** Soil organic carbon; Humus carbon; Soil microbe; Alpine steppe; Tibet Plateau

(责任编辑:卢 萍)