

DOI: 10.5846/stxb201306101570

王冰冰, 曲来叶, 宋成军, 宫渊波. 岷江干旱河谷优势灌丛对土壤微生物群落组成的影响. 生态学报, 2015, 35(8): 2481-2493.

Wang B B, Qu L Y, Song C J, Gong Y B. Effects of dominant shrubs on soil microbial composition in the semi-arid Minjiang River valley. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2481-2493.

岷江干旱河谷优势灌丛对土壤微生物群落组成的影响

王冰冰^{1,2}, 曲来叶^{1,*}, 宋成军³, 宫渊波⁴

1 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 农业部规划设计研究院, 北京 100125

4 四川农业大学, 雅安 625014

摘要:通过调查岷江干旱河谷两河口、飞虹、撮箕和牟托 4 个样地优势灌丛及其灌丛间空地的表土土壤物理化学性质和微生物群落组成,探讨植物灌丛群落对土壤微生物群落组成的影响。研究发现不同灌丛种类对土壤微生物群落组成以及土壤物理化学性质并没有显著影响,而同一样地灌丛与空地间的差异却较为显著。灌丛下比空地土壤中具有更高的有机质、养分含量,更高的土壤含水量和更低的容重,而灌丛下相对富集的营养资源是造成灌丛与空地间微生物群落组成差异的主要原因。不同样地影响微生物群落的主要因子存在一定差异,但与氮相关的因子(总氮、有效氮、碳/氮比)对土壤微生物群落着非常重要的影响,特别是对土壤微生物群落总生物量和细菌类群(革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌、细菌等)。虽然不同灌丛和空地下土壤中细菌群落都没有显著地变化,但真菌和菌根真菌却明显的在灌丛下富集。在飞虹和牟托样地,总磷和碳/磷比与真菌类群,主要指真菌和菌根真菌,表现出显著正相关性,这或许反映了真菌类群对于该区域磷循环的重要作用。研究结果揭示了灌丛植被在干旱河谷地区地下生态系统中的重要作用,以及氮、磷这两种养分元素对土壤微生物群落的重要影响。同时,未来对于干旱河谷地区植物-土壤关系的研究应该关注真菌和菌根真菌类群的作用。

关键词:岷江; 干旱河谷; 微生物群落组成; 磷脂脂肪酸分析; 优势灌丛; 灌丛间空地

Effects of dominant shrubs on soil microbial composition in the semi-arid Minjiang River valley

WANG Bingbing^{1,2}, QU Laiye^{1,*}, SONG Chengjun³, GONG Yuanbo⁴

1 Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Chinese Academy of Agricultural Engineering, Beijing 100125, China

4 Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China

Abstract: Although soil microorganisms play a critical role in soil organic matter decomposition, nutrient cycling and ecosystem productivity, we still know very little about how microbial communities are affected by environmental factors and how the structure and function of soil microbial communities influence key soil processes, especially for the arid and semi-arid river valley district. Studies focusing on soil microbial communities under this region are still under-represented when compared to moist forest and grassland ecosystems. Thus, the objectives of this work were to quantify the effects of shrubs on soil physicochemical properties and microbial composition (Phospholipid fatty acid, PLFA), and to find out soil factors that significantly affect soil microbial composition. To achieve this, we investigated the variations of soil properties between

基金项目:国家自然科学基金(31170581); 国家自然科学基金青年基金(41101270)

收稿日期:2013-06-10; **网络出版日期:**2014-05-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lyqu@rcees.ac.cn

dominant shrubs and shrub-interspaces at a set of sites along the mountainous semi-arid valley of the upper Minjiang River, Sichuan Province. The dominant shrubs had significant effects on soil physicochemical properties and microbial composition, while the effects of shrub species seem to be trivial. The soil under shrub canopies had more organic carbon and nutrient resources, higher water content and lower bulk density than those of the shrub-interspaces. The bacterial communities' abundance did not vary significantly between the two types of soil, while fungi and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) tended to dominate under shrubs. Furthermore, the correlation based Principal Component Analysis (PCA) demonstrated a clear dissimilarity of microbial community composition and physicochemical properties between shrub and shrub-interspace soils. Besides, the PCA revealed that the microbial community composition was a more sensitive and effective indicator than soil physicochemical properties in this study. Backward selection procedure and the combined redundancy analysis (RDA) were used to select the most important soil physicochemical variables affecting soil microbial communities. Though the main factors varied among the four sites, the nitrogen (N) associated factors (Total N, Available N and carbon-to-nitrogen ratio) always played a pivotal role in structuring the microbial groups, especially total microbial biomass (total PLFA) and the bacterial groups (Gran-positive (G+), Gran-negative (G-), general bacteria (B), and cyclo bacteria (cyclo)). The correlation between fungi groups (fungi, AMF) and N associated factors was relatively weak. Total phosphorus and carbon-to-phosphorus ratio strongly affected the fungi and AMF groups in Feihong and Mutuo. This may indicate the importance of phosphorus in shaping fungi and AMF communities, as well as the indispensable role that fungi and AMF communities may play in influencing phosphorus availability and cycling. In addition, soil water content exerted effects on the microbial composition in the two relative humid sites, Cuoji and Mutuo. Moreover, pH did not significantly affect microbial communities, though previous studies have pointed out its important role in affecting microbial composition. This may be due to the small variation of pH in this semi-arid river valley. Collectively, the enrichment of soil nutrients and better physical condition under shrub canopies were the main reasons for the difference of microbial community composition between shrubs and shrub-interspaces. Our work demonstrated the important role of shrubs in the semi-arid valley of upper Minjiang River, and provided insights into the nutrient cycling of semi-arid valley. It also revealed the importance of nitrogen and phosphorus for bacterial and fungal communities, respectively. Future studies on the plant-soil relationship in dryland ecosystems should pay more attention to fungi and AMF communities.

Key Words: Minjiang River; semi-arid valley; microbial community composition; PLFA; dominant shrubs; shrub-interspaces

全球干旱生态系统占据陆地表面的 41%, 承载着 38% 的人口和丰富的生物类群^[1], 但恶劣而脆弱的生态环境使其更易受到全球变化的影响^[1-2]。与湿润和半湿润地区的森林和草地生态系统相比, 人们对于干旱地区生态系统的了解相对缺乏。干旱生态系统的植被主要由旱生多年生草本和矮灌木构成, 并表现出明显的斑块状分布^[3-4]。这种斑块状分布的形成通常是认为受水分、养分资源从灌丛间空地迁移至灌丛下造成的^[5]。灌丛下富集的资源有利于植物的生长, 从而反过来又进一步促进了灌丛斑块的形成, 即所谓的“灌丛沃岛效应”^[6]。研究发现, 灌丛下富饶的养分和温和的环境条件也推动了微生物生物量、有机质分解、土壤酶活性等“沃岛”的形成^[7-9]。

土壤微生物的群落组成、生物量以及其主导的分解过程与土壤中碳的有效性密切相关^[10-11]。有机质的输入主要来源于植物的凋落物、根系分泌物和根际沉降等, 其数量和质量在很大程度上受到植物种类的调控。这些不同来源的有机质, 对微生物的分解过程的影响差异明显^[12-13]。同时不同植物对水分、碳氮磷等养分元素的利用存在差异, 强烈影响着土壤的物理、化学和生物学性质, 如土壤容重、孔隙度、pH 值、氮、磷等主要养分元素的相对比例, 以及与特定植物共生的微生物类群, 从而会对土壤的微生物的群落组成和功能产生重要影响^[14]。

岷江干旱河谷植被稀疏,水土流失严重,生态环境脆弱^[15]。其植被以旱生灌草植被类型为主,并呈现出明显的斑块状分布。目前对岷江干旱河谷生态系统的研究大多数关注了地上植物区系和一些基本的土壤物理化学性质^[15-21],尤其土壤水分的变化方面,而对地下土壤生态过程,特别是灌丛植被影响土壤微生物群落的研究匮乏。

鉴于岷江干旱河谷斑块状分布的灌丛植被对于河谷的生态恢复和生态环境的改善具有重要意义。因此本研究在干旱河谷沿岸,选取基本处于同一海拔的不同水分梯度下的四个样地中优势灌丛进行了群落调查,同时对灌丛间空地(无植被覆盖的裸地)土壤微生物群落及土壤物理化学性质进行研究,通过比较该地区不同优势灌丛植被下和灌丛间空地的土壤微生物群落特性的差异,探讨灌丛群落对土壤微生物群落组成的影响,为理解干旱河谷地区养分循环和植被恢复提供参考。本研究探讨以下 3 个问题:(1)灌丛与裸地间土壤微生物群落组成的差异;(2)不同灌丛种类间土壤微生物群落组成的差异;(3)影响土壤微生物群落组成的主要土壤理化因子。

1 实验方法

1.1 研究区域概况

岷江干旱河谷地区,行政区划上隶属于四川省阿坝藏族羌族自治州的汶川、理县、茂县、黑水和松潘,主要分布于松潘镇江关以下,经茂县凤仪镇至汶川县的岷江正河,位于东经 103°41'—103°44',北纬 31°21'—31°44'之间。该区域年平均气温 10—11 ℃ 左右,降水量 494.8 mm 左右,年蒸发量 1332.4 mm,气候干燥。土壤类型以山地褐土和山地棕壤土为主,土体十分干燥^[22-23]。植被主要由旱中生小叶落叶具刺灌木或肉质具刺灌木及耐旱草本(禾草为主)植物组成,通常具有生长稀疏、覆盖度低等特征,块状分布的耐旱灌丛群落被严重冲刷的裸地分隔开,严重退化^[24-25]。

1.2 土样采集

本研究选取了岷江上游干旱河谷沿岸 4 块样地,分别位于两河口、飞虹撮箕、和牟托的多个山坡上。样地基本情况如表 1 所示。

表 1 样地基本概况

Table 1 Basic characteristics of the four sites

样地 Sites	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitude/m	优势灌木种 Dominant shrub species
LHK	N 31°50'27.7" E 103°42'1.3"	1730±12.5	小马羊蹄甲 <i>Bauhinia faberi</i> , 铁杆蒿, 白刺花 <i>Sophora davidii</i>
FH	N 31°47'56.0" E 103°44'17.1"	1741±7.1	铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i> , 川甘亚菊 <i>Ajania potaninii</i>
CJ	N 31°42'7.5" E 103°51'45.5"	1832±6.4	铁杆蒿, 金花蚤草 <i>Pulicaria chrysantha</i> , 白刺花
MT	N 31°32'5.1" E 103°40'7.2"	1695±7.1	铁杆蒿, 光果莠 <i>Caryopteris tangutica</i> , 小马羊蹄甲

LHK: 两河口; FH: 飞虹; CJ: 撮箕; MT: 牟托

土壤样本的采集进行于 2012 年 7 月,沿干旱河谷核心区,在相同海拔不同水分条件的四个区域分别设置样地。每个样地中随机设置 3 个 10 m×10 m 的样方,共 12 个样方。每个样方中沿对角线分别选取 5 个裸地(丛间空地),采集 0—15 cm 的表土层;再选择样方中占优势地位的两种植物,分别选取 3 个个体大小中等、长势健康的灌丛,采集下方 0—15 cm 的土壤,土样立刻放入便携式冰盒中。土样运回实验室后,立即过 2 mm 筛,并挑出较大的植物根系。经冷冻干燥和球磨仪研磨后,储藏在—80 ℃ 超低温冰箱中(Thermo Scientific)用于磷脂脂肪酸(PLFA)分析。另一部分土样风干过 2 mm 筛用于土壤含水量(SWC)、pH 值和电导率(EC)的测定,过 1 mm 筛用于有效磷(AP)和有效氮(AN)的测定,过 100 目筛用于有机碳(SOC)、总氮(TN)、总磷(TP)的测定。

1.3 实验方法

土壤理化指标测定^[26]:容重(BD)采用环刀法;SWC采用105℃连续烘干24h后计算得出;pH和EC采用酸度计和电导率仪分别进行测定(土:水=1:2.5);TN采用元素分析仪(vario MAX CN, Elementar)测定;SOC测定采用低温外热重铬酸钾氧化比色法;AP采用NaHCO₃浸提,钼锑抗比色法;TP采用HClO₄-H₂SO₄消煮-钼锑抗比色法,连续流动分析仪(AutoAnalyzer 3, Bran+Luebbe)测定;AN采用碱解扩散法测定。

PLFA的提取和纯化参考Bligh和Dyer法^[27-28],上机前用1ml含内标物19:0的正己烷溶解吹干的脂肪酸甲酯,然后进行GC-FID(Agilent 6850N)检测,脂肪酸种类通过脂肪酸Sherlock微生物鉴定系统(MIDI Inc., Newark, DE, USA)来鉴定。PLFAs总量(Total PLFA, PLFAT)及单体脂肪酸的含量基于19:0内标计算,分析中仅包括碳链数低于20、摩尔百分比(mol%)含量大于1%且在多数样品中都有出现的脂肪酸。细菌(bacteria, B)以14:0、i14:0、i15:0、a15:0、15:1 ω 6c、i16:0、16:1 ω 7c、16:1 ω 9c、i17:0、a17:0、17:1 ω 8c、16:1 2OH、cy17:0、18:1 ω 5c、cy17:0和cy19:0 C11—12等15种脂肪酸表示^[28];真菌(F)用18:2 ω 6c脂肪酸来估计^[29];真菌:细菌比通过F/B $\times$ 100来计算;AM真菌(AMF)以16:1 ω 5c表示^[30];革兰氏阳性细菌(G+)用支链、饱和脂肪酸i14:0、i15:0、a15:0、i16:0、i17:0和a17:0表示;革兰氏阴性细菌(G-)用单不饱和脂肪酸和环式脂肪酸15:1 ω 6c、16:1 ω 7c、17:1 ω 8c、18:1 ω 5c、16:1 2OH、cy17:0、cy19:0 C11—12表示^[28, 31];革兰氏阳性与阴性细菌比通过G+/G-计算;环丙烷脂肪酸(cyclo)以cy17:0和cy19:0 C11—12表示^[32],环丙烷脂肪酸与其前体脂肪酸比值(cy/pre)通过cy17:0/16:1 ω 7c来实现^[32-33]。

1.4 数据分析

采用参数检验单因素方差分析(One-way ANOVA)和非参数方差分析(Kruskal-Wallis One-way ANOVA),比较不同植物种类之间和植物与空地之间,土壤物理化学性质和土壤微生物主要功能类型(PLFAT、F、B、G+、G-等)生物量的差异。参数检验的多重比较采用Fisher LSD法,Kruskal-Wallis检验的多重比较方法参见R软件统计包pgirmess的kruskalmc函数^[34]。所有数据在分析前都进行了Shapiro-Wilk正态分布和levene方差齐质性检验。

为从整体上探讨灌丛与空地以及不同灌丛种类间土壤理化性质和微生物群落组成的差异,对理化数据和PLFA数据分别做了基于相关的主成分分析(PCA),并对PCA的前3个主成分轴进行了单因素方差分析。PLFA数据在分析前进行了Chord距离转化^[35]。利用逐步回归后向消去法(Backward elimination)和冗余分析(RDA)来探讨土壤微生物主要类群与土壤理化性质的相关性。PCA、逐步回归和RDA都使用R软件包vegan^[36]。

以上所有分析都在R 3.0.0软件中进行,绘图使用OriginPro8.6和R 3.0.0软件。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质变异

四个样地中,灌丛与空地之间、不同灌丛之间土壤物理化学性质的差异表现不同(表2)。两河口和牟托的多数理化指标在灌丛与空地之间、不同灌丛之间存在显著差异,而撮箕仅有含水率和容重在金花噪草和空地间有明显差异,飞虹所有因子都没有显著差异。总体来说,灌丛下土壤较空地土壤具有较高的SWC、SOC、TN和AN,较低的土壤pH和BD。TP、C/P比、AP在4个样地中均没有显著差异,其变幅也很小;C/N比只有在两河口空地显著的高于灌丛下。EC在飞虹和两河口都具有较大的变幅,如飞虹空地的EC比川甘亚菊下高了近30%,但由于组内方差较大,并没有表现出统计学上的差异显著性。

灌丛与空地土壤理化性质在PCA轴上得到较好的分离(图1),其中两河口小马鞍山羊蹄甲与空地间土壤理化性质在PC2轴上差异显著($P<0.05$);撮箕山金花噪草与空地在PC3轴上差异显著;牟托光果疣、铁杆蒿与空地在PC1轴上差异极显著($P<0.01$)。飞虹铁杆蒿、川甘亚菊两种植物与空地在PC1、PC2轴上尽管都有较好的分离,但均未达到显著差异。

表 2 不同优势灌丛、空间间土壤物理化学性质方差分析
Table 2 One-way ANOVA of soil physiochemical properties under dominant shrubs and shrub-interspace

样地 Sites	因子 Factors	含水量 SWC/%	容重 BD/(g/cm ³)	pH	电导率 EC/(μs/cm)	有机碳 SOC/(g/kg)	总氮 TN/(g/kg)	总磷 TP/(g/kg)	碳:氮比 C/N	碳:磷比 C/P	有效磷 AP/(mg/kg)	有效氮 AN/(mg/kg)
LHK	K	4.47±0.36	1.43±0.04	8.07±0.03 ^b	228.3±24.8	23.91±0.56 ^{ab}	2.58±0.08 ^a	0.59±0.02	9.31±0.192 ^b	40.62±1.12 ^a	10.55±0.77	71.47±2.46 ^a
	T	4.95±0.66	1.35±0.08	8.03±0.04 ^b	297.8±46.5	24.18±1.05 ^{ab}	2.80±0.14 ^{ab}	0.59±0.01	8.67±0.195 ^{ab}	38.63±1.03 ^a	12.67±1.03	91.96±12.90 ^b
	Y	5.41±0.39	1.29±0.06	8.07±0.03 ^b	263.2±52.3	25.00±0.72 ^b	2.98±0.04 ^b	0.56±0.03	8.41±0.274 ^a	45.27±2.47 ^b	11.54±1.12	93.03±7.51 ^b
	B	4.44±0.72	1.48±0.06	7.84±0.07 ^a	191.4±8.3	21.61±0.90 ^a	2.60±0.14 ^{ab}	0.53±0.02	8.36±0.146 ^a	39.09±1.18 ^a	12.08±1.43	86.59±3.46 ^b
FH	K	11.09±1.19	1.38±0.04	7.65±0.06	302.3±36.6	23.71±0.95	2.92±0.12	0.43±0.02	8.18±0.28	56.78±3.06	22.57±5.94	105.7±8.5
	T	10.62±0.97	1.35±0.05	7.61±0.07	234.8±23.8	27.31±0.94	3.28±0.11	0.44±0.02	8.33±0.14	63.56±4.11	15.52±3.14	118.9±12.1
	C	13.04±0.77	1.32±0.07	7.61±0.07	212.8±23.5	26.84±1.30	3.15±0.15	0.44±0.03	8.57±0.27	62.89±5.49	18.68±4.89	122.0±13.3
CJ	K	16.21±0.51 ^a	1.23±0.03 ^b	8.06±0.04	299.9±22.3	36.01±1.00	4.20±0.30	0.49±0.01	9.10±0.56	73.41±1.96	29.21±5.25	144.1±11.9
	T	17.11±1.08 ^a	1.14±0.07 ^{ab}	8.02±0.07	295.0±36.1	36.62±1.13	4.30±0.34	0.51±0.01	8.79±0.54	72.51±2.36	35.83±8.94	136.8±12.2
	J	20.78±1.40 ^b	1.02±0.05 ^a	7.92±0.04	284.4±23.2	36.42±2.03	4.15±0.54	0.49±0.01	9.32±0.87	74.68±4.51	28.75±10.97	146.3±16.0
MT	K	17.46±0.77 ^a	1.51±0.05 ^b	7.28±0.10	127.7±7.7 ^a	29.57±1.90 ^a	2.95±0.24 ^a	0.35±0.01	10.38±0.44	86.33±5.75	7.32±1.93	79.3±9.4 ^a
	T	23.95±1.04 ^b	1.21±0.06 ^a	7.33±0.05	191.3±14.3 ^b	36.48±0.43 ^b	3.84±0.31 ^b	0.39±0.01	9.98±0.75	94.19±3.60	18.13±9.11	156.9±14.7 ^b
	G	23.36±0.83 ^b	1.40±0.04 ^{ab}	7.33±0.10	184.0±25.9 ^b	35.76±0.47 ^b	3.92±0.24 ^b	0.39±0.02	9.30±0.54	92.88±4.21	15.43±4.97	121.8±22.3 ^{ab}

K、T、B、Y、C、J 和 G 分别表示灌丛间空地、铁杆蒿、白刺花、小马鞍羊蹄甲、川甘亚菊、金花岷草和光果荻,后面表示方法与此一样;表中数值为均值±标准误,多重比较结果以字母 a/b (差异显著, $P < 0.05$) 和 A/B (差异极显著, $P < 0.01$) 表示;斜体数值为采用了非参数检验;SWC: 土壤含水量;BD: 容重;bulk density;EC: 电导率;electronic conductivity;SOC: 土壤有机碳;soil organic carbon;TN: 总氮;total nitrogen;TP: 总磷;total phosphorus;C/N: 碳氮比;carbon to nitrogen ratio;C/P: 碳磷比;carbon to phosphorus ratio;AP: 有效磷;available phosphorus;AN: 有效氮;available nitrogen

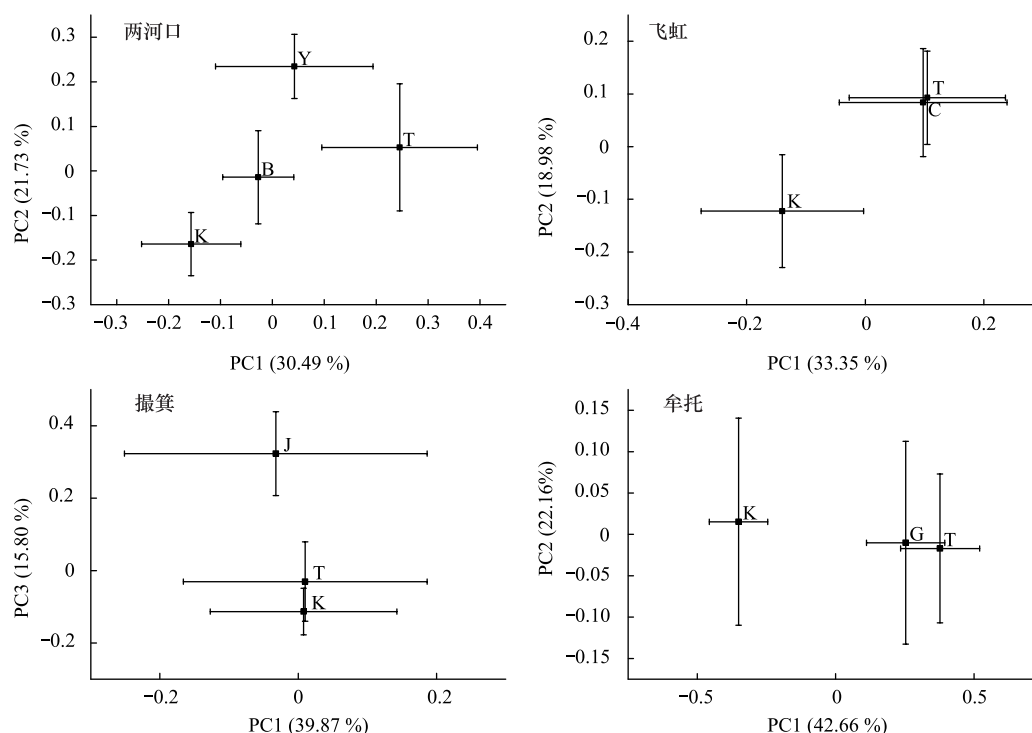


图 1 4 个样地土壤理化性质主成分分析 (PCA)

Fig.1 Principal component analysis of Soil physiochemical properties at the four sites

横竖误差棒分别为 PC1 轴和 PC2/PC3 轴的标准误; K、T、B、Y、C、J 和 G 分别表示灌丛间空地、铁杆蒿、白刺花、小马鞍羊蹄甲、川甘亚菊、金花噪草和光果菰

2.2 土壤微生物群落组成变异

对不同类群微生物磷脂脂肪酸含量 (mol%) 的方差分析 (表 3) 可知, 撮箕各微生物类群在不同灌丛、灌丛与空地间都没有显著性差异。两河口、飞虹和牟托 3 个样地中, 灌丛下土壤微生物 PLFAT、F、AMF 和 F/B 都显著地高于空地。G+ 仅在两河口表现出差异显著性, G- 及 G+/G- 都仅在牟托样地有显著地变化, 而 B 在 4 个样地均无明显变化。两河口样地, 空地 cyclo 和 cy/pre 比都极显著地高于灌丛下, 其他样地则无显著变化。不同灌丛种类间, 微生物类群基本无显著差异。

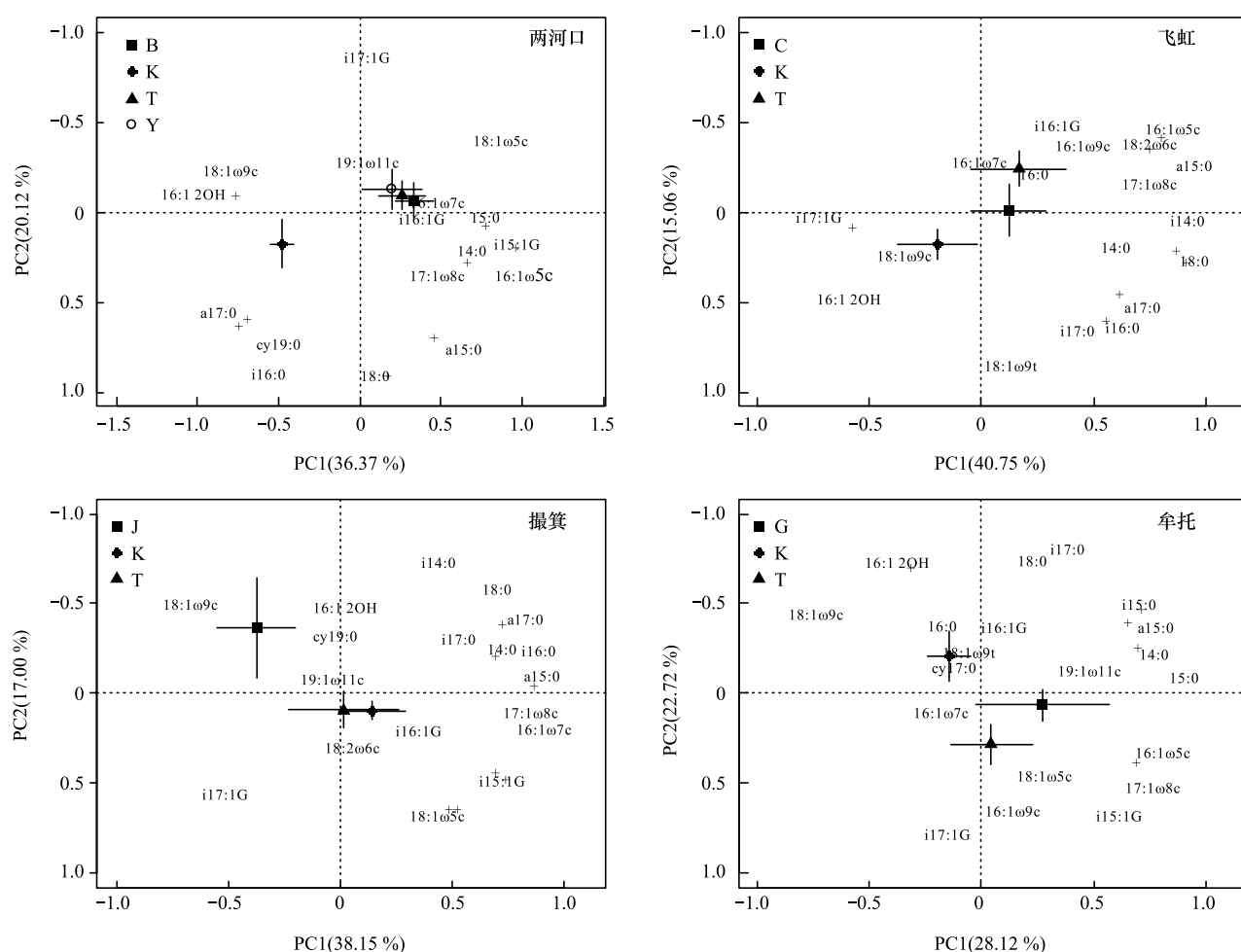
不同样地土壤微生物磷脂脂肪酸 (PLFAs) 主成分分析结果如图 2 所示, PCA 前三轴可较好反映 PLFAs 的变异。两河口样地, PCA 前三轴解释了 67% 的变异, 其中 PC1 轴可解释 36.37% 的 PLFA 变异, 并与 i15:1G、16:1 ω 5c、a17:0、16:1 2OH、18:2 ω 6c、18:1 ω 9c、18:1 ω 5c 等脂肪酸表现出很强的相关性 (图 2)。灌丛与空地在 PC1 轴上有着极显著的差异, 3 种灌丛明显的聚为一类。灌丛中 18:2 ω 6c、16:1 ω 5c、18:1 ω 5c、i15:1G 等脂肪酸比例较高, 而空地中则富集 a17:0、16:1 2OH、cy19:0、18:1 ω 9c、i17:0 等脂肪酸。

飞虹、撮箕和牟托样地, PCA 前三轴共分别解释了 69%、67% 和 62% 的变异。PC1 轴上这 3 个样地的空地与灌丛、灌丛与灌丛之间都没有显著差异。相比之下, PC2 轴较 PC1 轴更能反映微生物组成的变异 ($P < 0.05$)。飞虹样地, PC2 轴可以解释 15.06% 的变异, 铁杆蒿与空地在 PC2 轴上表现出显著地差异性, 铁杆蒿下 18:2 ω 6c、16:1 ω 5c、i16:1G、16:0 等脂肪酸比例较高, 空地中则相对富集更多的 18:1 ω 9c、16:1 2OH、i17:1G (图 2)。撮箕样地, PC2 轴可解释 17.00% 的变异, 金花噪草与空地在 PC2 轴上差异显著, 金花噪草下 i14:0、18:0、18:1 ω 9c、16:1 2OH、cy19:0 相对富集, 空地中则具有更多的 15:0、16:1 ω 9c、18:1 ω 5c 等脂肪酸 (图 2)。牟托样地, PC2 轴可以解释 22.71% 的变异, 铁杆蒿与空地在 PC2 轴上差异显著, 铁杆蒿下 i17:1G、16:1 ω 9c、i15:1G、18:1 ω 5c 等脂肪酸比例相对较高, 而空地中 i17:0、18:0、16:1 2OH、cy19:0 等脂肪酸比例较高 (图 2)。

表 3 不同优势灌丛、空地间微生物类群方差分析
Table 3 One-way ANOVA of PLFAs concentration of different soil microbial groups under dominant shrubs and in the shrub-interspaces

样地 Sites	因子 Factors	总磷脂 PLFAT/ (nmol/g)	革兰氏阳性菌 G+/%	革兰氏阴性菌 G-/%	革兰氏阳性; 阴性菌比 G+/G-	细菌 B/%	真菌 F/%	真菌:细菌比 F/B/%	菌根真菌 AMF/%	环丙烷脂肪酸 cyclo/%	环丙烷脂肪酸与 其前体脂肪酸比 cy/pre
LHK	K	52.61±4.37aA	25.53±0.67b	24.08±0.56	1.07±0.04	50.70±0.67	2.59±0.17aA	5.11±0.33aA	2.72±0.11aA	6.90±0.20bB	0.41±0.01bB
	T	82.59±5.94bB	23.31±0.69a	23.40±0.51	1.00±0.03	47.90±0.59	5.01±0.63bB	10.50±1.33bB	4.04±0.39bB	5.83±0.21aB	0.31±0.02aA
	Y	89.60±5.21 bB	23.42±0.36a	23.85±0.55	0.98±0.03	48.43±1.11	4.01±0.40bB	8.28±0.81bAB	4.01±0.49bB	5.83±0.25aB	0.32±0.02aA
	B	75.84±5.38 bB	23.41±0.67a	23.72±0.66	0.99±0.02	48.30±1.23	4.67±0.43bB	9.65±0.82bB	4.15±0.35bB	5.43±0.15aA	0.28±0.02aA
FH	K	64.38±5.64a	24.34±0.60	26.97±0.79	0.92±0.04	52.54±0.72	2.99±0.23a	5.70±0.45a	3.26±0.30a	6.57±0.33	0.30±0.02
	T	83.62±7.72b	25.07±0.91	25.96±1.21	0.97±0.04	51.18±1.69	4.45±0.14b	7.73±0.50b	4.27±0.28b	5.98±0.27	0.26±0.01
	C	80.20±5.42ab	25.14±0.39	24.96±1.02	1.04±0.04	51.89±1.32	3.32±0.36a	6.47±0.62ab	3.63±0.18ab	6.07±0.20	0.28±0.01
CJ	K	75.88±7.53	24.27±0.60	26.86±0.78	0.91±0.02	52.30±1.27	4.60±0.37	9.07±0.99	4.25±0.16	7.12±0.29	0.22±0.00
	T	68.62±4.49	23.94±0.72	26.87±1.25	0.90±0.03	51.92±1.92	4.87±0.46	9.29±0.65	4.71±0.27	7.20±0.48	0.21±0.01
	J	82.74±5.99	25.39±1.00	29.13±1.41	0.87±0.01	55.59±2.42	5.85±0.45	10.56±0.77	4.91±0.37	7.09±0.37	0.21±0.02
MT	K	53.93±5.09a	26.29±0.62	23.87±0.26b	1.10±0.02ab	51.22±0.80	2.87±0.14a	5.63±0.30a	3.45±0.11a	6.75±0.21	0.29±0.01
	T	88.07±4.36b	25.23±0.62	24.57±0.55b	1.03±0.03a	50.90±1.00	3.71±0.32b	7.23±0.50b	4.39±0.32b	6.18±0.30	0.27±0.02
	G	72.89±10.55b	26.98±0.90	22.05±1.11a	1.25±0.11b	50.12±0.92	3.70±0.36b	7.39±0.73b	4.14±0.33ab	6.51±0.23	0.30±0.02

PLFAT 总磷脂脂肪酸浓度 total phospholipid fatty acid; G+: 革兰氏阳性菌 Gran-positive bacteria; G-: 革兰氏阴性菌 Gran-negative bacteria; B: 细菌 general bacteria; F: 真菌 fungi; F/B: 真菌细菌比 fungi to bacteria ratio; AMF: 菌根真菌 arbuscular mycorrhizal fungi; cyclo: 环丙烷脂肪酸 cyclopropyl; cy/pre: 环丙烷脂肪酸与其前体脂肪酸比 cyclo to precursor ratio



横竖误差棒分别为 PC1 轴和 PC2 轴的标准误

RDA 分析表明,获得的所有土壤理化指标共同可解释两河口样地微生物类群变异的 38.32%,飞虹样地的 55.99%,撮箕样地的 50.59%,牟托样地的 61.93%。两河口样地,C/N 和 AN 是影响微生物类群变异的两个主要因子,可以解释 27.44%的变异,占全部因子解释的 71.61% (图 3)。对于飞虹,TP 和 TN 是主导的因子,解释了 39.66%的微生物类群变异量,占全部因子解释的 70.83% (图 3)。在撮箕山,C/N、AN 和 SWC 3 个因子共同可解释 35.98%的变异,占全部可解释变异的 71.12% (图 3)。在牟托,AN、C/P、SWC 和 pH 值可解释 48.94%的土壤微生物类群变异,为全部因子解释量的 79.02% (图 3)。

4 个样地中, PLFAT 与 RDA1 轴表现出明显的正相关性(图 3, 表 4), 其与细菌、真菌类群在 RDA 排序图上表现出明显的不同。F、AMF 和 F/B 在 RDA 图上的分布较为相似, 而细菌类群, 包括 B、G+、G-、cyclo 以及 G+/G- 和 cy/pre 也较为明显的聚集在一起。

由于根系和凋落物的输入,灌丛下土壤往往较空地中具有更高的 C、N、P 等养分含量^[37-38]。灌丛可影响土壤的形成过程,缓解降雨和冰雪消融对地表的冲刷,减少土壤养分的淋失,从而有效的改善土壤的物理和化学性质^[39]。本研究中,牟托和两河口样地,灌丛下土壤较空地土壤具有更高的有机碳和养分含量,更为适宜

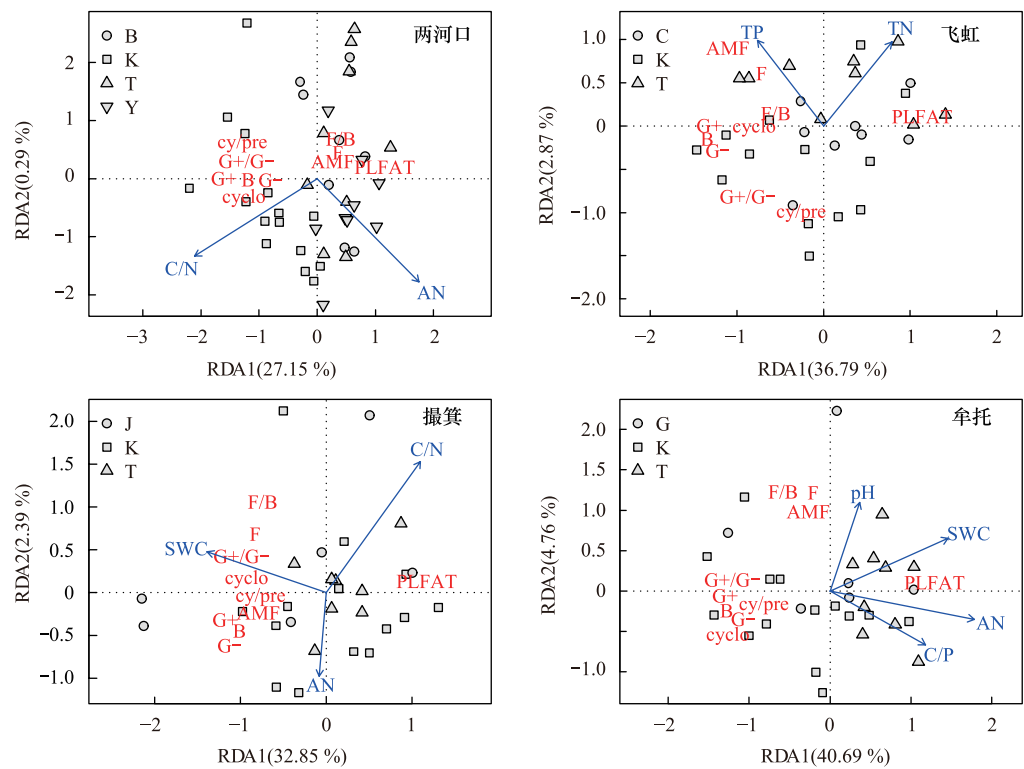


图 3 不同样地土壤微生物群落主要类群与土壤理化因子的冗余分析 (RDA)

Fig.3 Redundancy Analysis of the main types of microbial community and soil physiochemical factors at different sites

SWC: 土壤含水量 soil water content; TN: 总氮 total nitrogen; TP: 总磷 total phosphorus; C/N: 碳氮比 carbon to nitrogen ratio; C/P: 碳磷比 carbon to phosphorus ratio; AN: 有效氮 available nitrogen

表 4 通过逐步回归选择出来的主要环境因子与土壤微生物主要类群的 Pearson 相关分析

Table 4 Pearson correlation between the main types of soil microbial and the environmental variables selected by stepwise model selection

变量 Variables	LHK		FH		CJ		MT				
	C/N	AN	TN	TP	SWC	C/N	AN	SWC	pH	AN	C/P
PLFAT	-0.52 **	0.39 *	0.52 **	-0.46 **	-0.50 **	0.43 *	-0.06	0.64 **	0.07	0.69 **	0.56 **
GP	0.54 **	-0.54 **	-0.53 **	0.44 **	0.47 *	-0.45 *	0.12	-0.61 **	-0.21	-0.74 **	-0.44 *
G-	0.46 **	-0.38 *	-0.48 **	0.41 *	0.35	-0.51 **	0.02	-0.64 **	-0.09	-0.62 **	-0.43 *
G+/G-	0.49 **	-0.47 **	-0.52 **	0.12	0.55 **	-0.25	0.09	-0.49 **	-0.21	-0.70 **	-0.38 *
B	0.52 **	-0.43 **	-0.54 **	0.46 **	0.42 *	-0.49 **	0.07	-0.65 **	-0.15	-0.70 **	-0.45 *
cyclo	0.55 **	-0.44 **	-0.30	0.29	0.40 *	-0.27	-0.19	-0.56 **	-0.22	-0.61 **	-0.41 *
Cy/pre	0.51 **	-0.49 **	-0.33	-0.16	0.39 *	-0.28	-0.19	-0.38 *	-0.34	-0.54 **	-0.23
F	-0.18	0.07	-0.12	0.41 *	0.34	-0.10	0.07	-0.08	0.26	-0.35	-0.39 *
F/B	-0.22	0.05	-0.18	0.24	0.37 *	0.01	-0.02	-0.08	0.27	-0.34	-0.36 *
AMF	-0.12	0.04	-0.20	0.64 **	0.39 *	-0.37 *	0.13	0.04	0.09	-0.25	-0.18

* $P<0.05$, ** $P<0.01$

的土壤环境(更高的土壤含水量和更低的容重),更为丰富的 PLFAT、F、AMF 含量及 F/B(表 2,表 3)。这些说明灌丛所创造的良好微环境总体上促进了微生物生物量的增加及真菌类群的繁衍。此外,两河口灌丛下土壤中的 cyclo 和 cy/pre 都极显著低于空地中的。飞虹样地的尽管未达到显著差异,但灌丛下这两者也都低于空地中。研究表明,cyclo 和 cy/pre 可以指示环境的胁迫,高温、饥饿状态下,这两者的值都会增高,即环丙烷脂肪酸含量增加而其前体脂肪酸含量下降^[32, 40]。两河口和飞虹样地是本研究中最干旱的两个样地,其植被覆盖度也相对较低,裸地直接遭受阳光的曝晒,加上有机质输入匮乏,造成空地相对不适合微生物的生存。这

说明,灌丛的存在有利于降低环境对微生物生存的胁迫,而这也从侧面反映了灌丛植被对于干旱河谷样地地下生态系统的重要意义。

撮箕和飞虹两地,灌丛与其灌丛间空地上的土壤理化性质和微生物群落组成差异并不总是显著的(表2,表3)。撮箕灌丛与空地土壤性质的差异仅仅表现在 pH 和 BD 两个理化指标上,而飞虹的也主要是体现在 PLFAT 和真菌类指标上。对理化性质的 PCA 排序显示,仅仅撮箕样地金花噪草与空地在 PC3 轴表现出显著差异。而对 PLFA 数据的 PCA 分析却显示,两个样地微生物群落组成在 PC2 轴上都有显著差异。这或许能够说明土壤微生物是一个相对更为敏感的指标,更能反映植物对土壤性质的影响。Zornoza 等也发现,微生物群落组成可以比生物量等指标更为快速的反映土地利用的变化,从而可以作为评价土壤肥力、扰动和管理措施效应的有效指标^[41]。

传统上认为“灌丛沃岛”与空地是两个生物地球化学循环完全不同的区域^[42-43],然而现在越来越多的研究表明,这两者之间存在着千丝万缕的联系^[44]。这种联系的发生,很大程度上要归功于庞大的地下“真菌网络”。通过“真菌网络”,一个个独立的、斑块状分布的“灌丛沃岛”,以及灌丛之间分隔的空地都有机的联系起来。本研究中撮箕和飞虹两地灌丛与空地间或许通过“真菌网络”有机的联系起来,从而造成两者之间差异不甚明显。

而另一方面,这种较小的差异,或许指示着灌丛植被对其周围空地土壤具有一定的改善作用。灌丛的存在在有利凋落物的聚集,从而加速养分循环,促进植物根系的生长,导致更多的根际沉积,灌丛下土壤微生物代谢活性增强,而根际的活跃又会进一步增加灌丛下土壤中的资源量。在自然恢复的过程中,利用“土壤-植被-土壤微生物”系统之间的相互促进作用改善局部环境,通过植被的不断恢复,可以提高相邻空地的土壤质量,有利于植被更新和生长,也有可能形成良性循环,加快区域内植被恢复进程。李新荣报道了沙坡头地区人工固沙植被近 50 年的演变与区域生境的恢复,证明了沙漠缀块状分布的灌木植被在植被恢复过程中的重要作用^[45]。岷江干旱河谷地区相比于沙坡头地区具有更高的降雨量,在没有人为干扰(破坏)的情况下,干旱河谷地区目前的斑块状分布的灌丛群落,有可能成为该区域植被恢复的基础。

3.2 不同灌丛间土壤理化性质和微生物群落组成差异

已有研究表明土壤理化性质和微生物群落组成在不同植物下存在一定差异^[46-49]。但本研究发现灌丛间(主要是各个样地中优势种铁杆蒿和其他种灌丛间)的土壤理化性质和微生物群落组成都没有表现出显著的差异(表2,表3)。所调查的4个样地中,仅两河口的小马羊蹄甲灌丛下土壤 pH、SOC 和 C/P 比显著高于白刺花灌丛下的;真菌生物量仅在铁杆蒿和川甘亚菊间表现出显著差异。造成这种结果的原因,或许存在一定的偶然因素,但不同种类植物在这种干旱条件下的趋同适应可能是一个更为根本的原因^[50]。趋同适应的结果使得不同灌丛植物对土壤物理化学、生物学上的影响差异相对缩小。

3.3 土壤理化因子对微生物群落组成的影响

植物对微生物群落组成的影响常常可通过土壤的物理化学性质来调节。土壤 pH、SOC 被认为是影响微生物群落结构的主要因子^[10, 49, 51-53],但是养分元素的缺失、有机质的质量(C/N、C/P)以及 SWC 都会限制微生物的生长^[10, 49, 53-54]。

从 RDA 排序结果来看,N 是影响岷江干旱河谷地区土壤微生物群落组成的一个非常重要的因子(图3,表4)。4个样地中,与 N 相关的因子(C/N、TN、AN)都对微生物群落产生重要影响,特别是 PLFAT 和细菌群落。两河口样地的 AN 和 C/N 比、飞虹的 TN、撮箕的 C/N 比以及牟托的 AN 都主要与 PLFAT、细菌群落(B、G+、G-和 cyclo)、G+/G-和 cy/pre 有显著地相关性。而另一方面,PLFAT 由细菌贡献了很大一部分,从而 N 或许是影响该地区细菌群落变异的一个重要因素。黄元元等对该地区灌丛“肥岛”效应的研究也发现,AN、TN 和 C/N 对细菌群落有着显著地影响^[55]。

对于飞虹和牟托样地的微生物群落组成来说,P 是另一个重要的影响因素。飞虹样地,TP 与 AMF 和 F 表现出显著地正相关性;牟托样地,随着 C/P 比的增加,F、AMF 比例减少,F/B 比值降低。从而说明,土壤中

P 的增加或者有机质中 P 含量的提高有利于 F 和 AMF 的增加,反过来则反映了 F 和 AMF 对该区域 P 循环的重要价值。Burke 等、黄元元在研究中也发现土壤 P 对真菌群落的分布的构建作用^[56]。干旱河谷地区,虽然土壤中磷的固定较多,但土壤有效磷尤其偏低,土壤潜在性肥力向有效性肥力转化的能力较差,致使土壤有效性肥力水平较低^[23],从而植物增加对 AMF 的投资,有利于自身对 P 等限制性养分元素的吸收利用^[57]。

对于撮箕和牟托样地,SWC 对土壤微生物类群也有着重要影响,其单独分别可以解释两样地 17.85% 和 23.35% 的微生物类群变异。不同的是,撮箕样地,SWC 与 PLFAT 呈显著的负相关关系,与细菌类群表现出显著的正相关关系,而牟托样地则正好相反。此外,两河口与撮箕的 C/N 比同微生物类群的关系也表现出类似的变化。事实上微生物群落组成受到很多因素的影响,某些本研究未涉及的因素如不同样地温度、团聚体、土壤有机酸等的差异可能比 SWC、C/N 更加强烈的影响着微生物群落组成,从而造成这种差异^[54, 58-59]。

从 RDA 排序中(图 3,表 4)可见,这些具有显著影响的因子,对 F、F/B 和 AMF 类群的变异解释的相对较少。真菌类群,特别是 AMF,与植物之间有着很密切的联系。本研究中,两河口、飞虹和牟托 3 个样地中,灌丛、空地间真菌类群有着显著地差异,因此,其可能更多的受到来自植物的直接调控。

pH 值通常被认为是影响微生物群落的一个重要因素,但本研究中 pH 的作用并未突出,4 个样地中,pH 对微生物类群变异的作用较小,这大概与本研究 pH 的较小变异有关。Pietri 和 Brookes 也发现,干旱土壤中 pH 对微生物的作用相对于湿润的森林土壤来说并不明显^[60]。事实上,本研究中,pH 也只在湿度较高的牟托样地表现出一定的影响。

总体来说,灌丛下相对更高的养分含量(AN、TN、TP)、更优的物理环境(SWC、BD),是造成灌丛下微生物,特别是真菌、AMF 类群富集的重要因素。

4 结论

综上所述,灌丛与空地间土壤理化性质和微生物群落组成存在显著差异,而不同灌丛种类间则无明显差异。灌丛下土壤相比于空地,具有更高的养分含量、更为适宜的土壤物理条件,以及更为丰富的真菌和菌根真菌群落。N 是影响干旱河谷地区土壤微生物群落的主要因素,其次是 P 和土壤含水量。此外,P 与真菌、AMF 类群表现的很强相关性,表明真菌和 AMF 对于该地区土壤中 P 的有效性和 P 循环的重要作用。

参考文献(References):

- [1] Maestre F, Quero J, Gotelli N, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, García-Gómez M, Bowker M, Soliveres S, Escolar C, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceição A, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge D, Espinosa C, Florentino A, Gaitán J, Gatica M, Ghiloufi W, Gómez-González S, Gutiérrez J, Hernández R, Huang X, Huber-Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Moneris J, Mau R, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez-Collantes D, Romão R, Tighe M, Torres-Díaz C, Val J, Veiga J, Wang D, Zaady E. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 2012, 335(6065): 214-218.
- [2] Seager R, Ting M F, Held I, Kushnir Y, Lu J, Vecchi G, Huang H P, Harnik N, Leetmaa A, Lau N C, Li C H, Velez J, Naik N. Model projections of an imminent transition to a more arid climate in southwestern North America. *Science*, 2007, 316(5828): 1181-1184.
- [3] Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4(1): 25-51.
- [4] Kéfi S, Rietkerk M, Alados C L, Pueyo Y, Papanastasis V P, ElAich A, De Ruiter P C. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 2007, 449(7159): 213-217.
- [5] Schlesinger W H, Raikes J A, Hartley A E, Cross A F. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 1996, 77(2): 364-374.
- [6] Bolling J D, Walker L R. Fertile island development around perennial shrubs across a Mojave Desert chronosequence. *Western North American Naturalist*, 2002, 62(1): 88-100.
- [7] Ben-David E A, Zaady E, Sher Y, Nejdat A. Assessment of the spatial distribution of soil microbial communities in patchy arid and semi-arid landscapes of the Negev Desert using combined PLFA and DGGE analyses. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 76(3): 492-503.
- [8] Goberna M, Pascual J A, García C, Sánchez J. Do plant clumps constitute microbial hotspots in semiarid Mediterranean patchy landscapes? *Soil*

- Biology and Biochemistry, 2007, 39(5): 1047-1054.
- [9] Thompson T L, Zaady E, Huancheng P, Wilson T B, Martens D A. Soil C and N pools in patchy shrublands of the Negev and Chihuahuan Deserts. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(7): 1943-1955.
- [10] Merilä P, Malmivaara-Lämsä M, Spetz P, Stark S, Vierikko K, Derome J, Fritze H. Soil organic matter quality as a link between microbial community structure and vegetation composition along a successional gradient in a boreal forest. *Applied Soil Ecology*, 2010, 46(2): 259-267.
- [11] Weintraub S P, Wieder W R, Cleveland C C, Townsend A R. Organic matter inputs shift soil enzyme activity and allocation patterns in a wet tropical forest. *Biogeochemistry*, 2013, 114(1/3): 313-326.
- [12] Kuzuyakov Y, Blagodatskaya E, Blagodatsky S. Comments on the paper by Kemmitt et al. (2008) 'Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size, activity or composition of the soil microbial biomass-A new perspective' [*Soil Biology & Biochemistry* 40, 61-73]: The biology of the Regulatory Gate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(2): 435-439.
- [13] Kaiser C, Koranda M, Kitzler B, Fuchslueger L, Schnecker J, Schweiger P, Rasche F, Zechmeister-Boltenstern S, Sessitsch A, Richter A. Belowground carbon allocation by trees drives seasonal patterns of extracellular enzyme activities by altering microbial community composition in a beech forest soil. *New Phytologist*, 2010, 187(3): 843-858.
- [14] Ayres E, Steltzer H, Berg S, Wallenstein M D, Simmons B L, Wall D H. Tree species traits influence soil physical, chemical, and biological properties in high elevation forests. *PLoS One*, 2009, 4(6): e5964.
- [15] Ma K M, Fu B J, Liu S L, Guan W B, Liu G H, Lu Y H, Anand M. Multiple-scale soil moisture distribution and its implications for ecosystem restoration in an Arid River valley, China. *Land Degradation and Development*, 2004, 15(1): 75-85.
- [16] 刘庆, 包维楷, 乔永康, 钱能斌. 岷江上游茂县半干旱河谷灌丛优势种间关系的研究. *应用与环境生物学报*, 1996, 2(1): 36-42.
- [17] 杨钦周. 岷江上游干旱河谷灌丛研究. *山地学报*, 2007, 25(1): 1-32.
- [18] 刘文彬. 岷江上游半干旱河谷灌丛植物区系. *山地研究*, 1992, 10(2): 83-88.
- [19] 冶民生, 关文彬, 吴斌, 马克明, 刘国华, 汪西林. 岷江干旱河谷主要灌木种群生态位研究. *北京林业大学学报*, 2006, 28(1): 7-13.
- [20] 刘国华, 马克明, 傅伯杰, 关文彬, 康永祥, 周建云, 刘世梁. 岷江干旱河谷主要灌丛类型地上生物量研究. *生态学报*, 2003, 23(9): 1757-1764.
- [21] 陈广生, 曾德慧, 陈伏生, 范志平, 耿海东. 干旱和半干旱地区灌木下土壤“肥岛”研究进展. *应用生态学报*, 2003, 14(12): 2295-2300.
- [22] 冶民生, 关文彬, 谭辉, 马克明, 刘国华, 汪西林. 岷江干旱河谷灌丛 α 多样性分析. *生态学报*, 2004, 24(6): 1123-1130.
- [23] 王春明, 包维楷, 陈建中, 孙辉, 谢嘉德. 岷江上游干旱河谷区褐土不同亚类剖面及养分特征. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(3): 230-234.
- [24] 陈泓. 岷江上游干旱河谷灌丛群落物种多样性与生产力的海拔梯度格局研究 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2007.
- [25] 黎燕琼, 刘兴良, 郑绍伟, 陈泓, 岳永杰, 慕长龙, 刘军. 岷江上游干旱河谷四种灌木的抗旱生理动态变化. *生态学报*, 2007, 27(3): 870-878.
- [26] 鲍士旦. 土壤农化分析 (第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [27] Bligh E G, Dyer W J. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, 1959, 37(8): 911-917.
- [28] Waldrop M P, Balser T C, Firestone M K. Linking microbial community composition to function in a tropical soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(13): 1837-1846.
- [29] Frostegård A, Tunlid A, Bååth E. Phospholipid Fatty Acid composition, biomass, and activity of microbial communities from two soil types experimentally exposed to different heavy metals. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, 59(11): 3605-3617.
- [30] Kourtev P S, Ehrenfeld J G, Haggblom M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 2002, 83(11): 3152-3166.
- [31] Frostegård A, Bååth E. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 1996, 22(1/2): 59-65.
- [32] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: Phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns. *Microbial Ecology*, 1998, 35(3): 265-278.
- [33] Chen D M, Zhou L X, Wu J P, Hsu J N, Lin Y B, Fu S L. Tree girdling affects the soil microbial community by modifying resource availability in two subtropical plantations. *Applied Soil Ecology*, 2012, 53: 108-115.
- [34] Giraudoux P. pgrmss: Data analysis in ecology. R package version 1. 5. 7. 2013.
- [35] Legendre P, Gallagher E D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 2001, 129(2): 271-280.
- [36] Oksanen J, Blanchet F G, Kindt R, Legendre P, Minchin P R, O'Hara R B, Simpson G L, Solymos P, Stevens M H H, Wagner H. vegan: Community Ecology Package. R package version 2. 0-7. 2013.

- [37] Gallardo A, Schlesinger W H. Carbon and Nitrogen Limitations of Soil Microbial Biomass in Desert Ecosystems. *Biogeochemistry*, 1992, 18(1): 1-17.
- [38] Schlesinger W H, Pilmanis A M. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry*, 1998, 42(1/2): 169-187.
- [39] Aanderud Z T, Shuldman M I, Drenovsky R E, Richards J H. Shrub-interspace dynamics alter relationships between microbial community composition and belowground ecosystem characteristics. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(9): 2206-2216.
- [40] Bossio D A, Scow K M, Gunapala N, Graham K J. Determinants of soil microbial communities: Effects of agricultural management, season, and soil type on phospholipid fatty acid profiles. *Microbial Ecology*, 1998, 36(1): 1-12.
- [41] Zornoza R, Guerrero C, Mataix-Solera J, Scow K M, Arcenegui V, Mataix-Beneyto J. Changes in soil microbial community structure following the abandonment of agricultural terraces in mountainous areas of Eastern Spain. *Applied Soil Ecology*, 2009, 42(3): 315-323.
- [42] Schlesinger W H, Reynolds J, Cunningham G L, Huenneke L, Jarrell W, Virginia R, Whitford W. Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 1990, 247(4946): 1043-1048.
- [43] Jackson R B, Caldwell M M. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, 1993, 74(2): 612-614.
- [44] Collins S L, Sinsabaugh R L, Crenshaw C, Green L, Porras-Alfaro A, Stursova M, Zeglin L H. Pulse dynamics and microbial processes in aridland ecosystems. *Journal of Ecology*, 2008, 96(3): 413-420.
- [45] 李新荣. 干旱沙区土壤空间异质性变化对植被恢复的影响. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2005, 35(4): 361-370.
- [46] Šnajdr J, Dobiášová P, Urbanová M, Petránková M, Cajthaml T, Frouz J, Baldrian P. Dominant trees affect microbial community composition and activity in post-mining afforested soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 56: 105-115.
- [47] Osono T, Takeda H. Microfungi associated with *Abies* needles and *Betula* leaf litter in a subalpine coniferous forest. *Canadian Journal of Microbiology*, 2007, 53(1): 1-7.
- [48] Priha O, Grayston S J, Hiukka R, Pennanen T, Smolander A. Microbial community structure and characteristics of the organic matter in soils under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites. *Biology and Fertility of Soils*, 2001, 33(1): 17-24.
- [49] Wang M, Qu L Y, Ma K M, Yuan X. Soil microbial properties under different vegetation types on Mountain Han. *Science China Life Sciences*, 2013, 56(6): 561-570.
- [50] 马森, 李博, 陈家宽. 植物对荒漠生境的趋同适应. *生态学报*, 2006, 26(11): 3861-3869.
- [51] Johannes R, Philip C B, Erland B. The microbial PLFA composition as affected by pH in an arable soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(3): 516-520.
- [52] Bååth E, Anderson T H. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(7): 955-963.
- [53] Drenovsky R E, Vo D, Graham K J, Scow K M. Soil water content and organic carbon availability are major determinants of soil microbial community composition. *Microbial Ecology*, 2004, 48(3): 424-430.
- [54] Demoling F, Figueroa D, Baath E. Comparison of factors limiting bacterial growth in different soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(10): 2485-2495.
- [55] 黄元元. 岷江干旱河谷灌木恢复对土壤肥力质量的影响 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2011.
- [56] Burke D J, Lopez-Gutierrez J C, Smemo K A, Chan C R. Vegetation and Soil Environment Influence the Spatial Distribution of Root-Associated Fungi in a Mature Beech-Maple Forest. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(24): 7639-7648.
- [57] Bolan N S. A critical-review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil*, 1991, 134(2): 189-207.
- [58] Ushio M, Balser T C, Kitayama K. Effects of condensed tannins in conifer leaves on the composition and activity of the soil microbial community in a tropical montane forest. *Plant and Soil*, 2013, 365(1/2): 157-170.
- [59] Briar S S, Fonte S J, Park I, Six J, Scow K, Ferris H. The distribution of nematodes and soil microbial communities across soil aggregate fractions and farm management systems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(5): 905-914.
- [60] Pietri J C A, Brookes P C. Substrate inputs and pH as factors controlling microbial biomass, activity and community structure in an arable soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(7): 1396-1405.