

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2020.335

李永恒, 李乾玺, 吴君君, 程晓莉. 秦岭落叶阔叶林不同空间尺度下土壤微生物特征[J]. 植物科学学报, 2020, 38(3): 335~346

Li YH, Li QX, Wu JJ, Cheng XL. Soil microbial attributes at different spatial scales in deciduous broad-leaved forest in Qinling Mountains [J]. *Plant Science Journal*, 2020, 38(3): 335~346

# 秦岭落叶阔叶林不同空间尺度下土壤微生物特征

李永恒<sup>1,2,3</sup>, 李乾玺<sup>3</sup>, 吴君君<sup>3</sup>, 程晓莉<sup>3\*</sup>

(1. 西藏大学青藏高原生态与环境研究中心, 拉萨 850000; 2. 西藏大学理学院, 拉萨 850000;

3. 中国科学院武汉植物园, 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074)

**摘要:** 在秦岭佛坪国家级自然保护区内的固定样地, 设置3种不同空间尺度(大: 20 m × 20 m, 中: 5 m × 5 m, 小: 1.25 m × 1.25 m)的样方, 采用野外调查和室内分析的方法, 对固定样地土壤微生物特征及其环境因子进行研究, 探讨不同空间尺度下土壤微生物特征(磷脂脂肪酸(PLFAs)生物量、土壤微生物群落结构和基础土壤呼吸)对环境因子的响应。结果显示, 土壤全磷、溶解性有机碳和溶解性总氮含量在3种空间尺度间有显著差异( $P < 0.05$ )。对微生物PLFAs生物量的研究显示, 放线菌生物量在小空间尺度下显著低于大、中空间尺度( $P < 0.05$ ), 其他微生物PLFAs生物量都没有显著差异。支链/单不饱和PLFAs的比值在大空间尺度下显著高于中、小空间尺度( $P < 0.05$ ), 其他微生物群落结构特征都没有显著差异。基础土壤呼吸在大空间尺度和小空间尺度间的差异显著( $P < 0.05$ )。相关性分析和冗余分析表明, 不同空间尺度下, 环境因子对微生物特征的解释度也存在明显差异。大空间尺度下, 解释度最高的环境因子是土壤有机碳、含水率和溶解性氮; 中空间尺度下, 解释度最高的是含水率、土壤有机氮和溶解性有机碳; 小空间尺度下, 解释度最高的是pH、全磷含量和土壤有机氮。本研究结果表明由于尺度效应的存在, 导致随着取样尺度的缩小, 环境因子的交互作用增强和空间自相关程度增大, 从而表现出在不同空间尺度下环境因子对土壤微生物的影响存在差异。

**关键词:** 尺度效应; 微生物PLFAs; 土壤微生物群落结构; 基础土壤呼吸; 秦岭

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2020)03-0335-12

## Soil microbial attributes at different spatial scales in deciduous broad-leaved forest in Qinling Mountains

Li Yong-Heng<sup>1,2,3</sup>, Li Qian-Xi<sup>3</sup>, Wu Jun-Jun<sup>3</sup>, Cheng Xiao-Li<sup>3\*</sup>

(1. Research Center for Ecology and Environment of Qinghai-Tibetan Plateau, Tibet University, Lhasa 850000, China;

2. College of Science, Tibet University, Lhasa 850000, China; 3. Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China)

**Abstract:** We established three different spatial-scale fixed plots in Foping National Nature Reserve in the Qinling Mountains. Based on field investigation and indoor analysis, we investigated soil microbial characteristics and environmental factors in order to explore the responses of microbial phospholipid fatty acid (PLFA) biomass, microbial structure, and respiration to environmental factors. Results showed that microbial PLFA biomass did not significantly change among the three sampling scales, except actinomycete biomass was higher at the small scale compared with the other scales ( $P < 0.05$ ). Similarly, microbial community structure was not significantly different, except the branched/monounsaturated

收稿日期: 2019-09-04, 退修日期: 2019-10-25。

基金项目: 国家自然科学基金(31470557, 31770563)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31470557, 31770563).

作者简介: 李永恒(1993-), 男, 硕士研究生, 研究方向为土壤生态学(E-mail: zoccolo\_lee@163.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: xlcheng@fudan.edu.cn)。

PLFA ratio was significantly higher at the large scale than the small and mid-scales ( $P < 0.05$ ). Pearson correlation analysis indicated that there were significant differences in the correlation between microbial characteristics and environmental factors at different spatial scales. Moreover, redundancy analysis (RDA) showed that the interpretation of microbial attributes by environmental factors differed at different spatial scales. Namely, the most important controllers of microbial attributes were soil organic carbon, water content, and dissolved nitrogen at the large scale; water content, soil organic nitrogen, and dissolved organic carbon at the mid-scale; and soil pH, total phosphorus content, and soil organic nitrogen at the small scale. Thus, our results showed that the interactions among environmental factors and degree of spatial autocorrelation increased at the small scale due to the existence of the scale effect, indicating that environmental factors had different effects on soil microorganisms at different spatial scales.

**Key words:** Scale effect; Microbial PLFAs; Soil microbial community structure; Basic soil respiration; Qinling Mountains

森林生态系统是陆地生态系统的重要组成部分, 陆地生态系统的土壤有机质(soil organic matter, SOM)大约有45%储存在森林生态系统中<sup>[1]</sup>。SOM储量的大小取决于植被生产力的输入和土壤呼吸的输出, 土壤呼吸是生物圈碳排放的主要途径, 全球每年的土壤呼吸总量大约为68~98 Pg C<sup>[2]</sup>, 其数量仅次于总初级生产力<sup>[3]</sup>。土壤微生物是生态系统中的关键组成部分, 土壤微生物不仅参与土壤碳氮循环过程, 同时也是土壤碳的重要来源<sup>[4~6]</sup>。真菌和细菌构成了约90%的土壤微生物生物量, 对SOM稳定性和积累的贡献超过80%<sup>[7]</sup>。研究表明, 真菌占主导地位的微生物群落比细菌占主导地位的更能够降低土壤呼吸, 从而增强土壤固碳能力<sup>[8, 9]</sup>。因此, 土壤微生物的组成与结构决定了微生物的功能, 了解其变化规律和分布格局对认识土壤微生物的生态功能具有重要意义。

土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)主要来源于植物碳的输入(凋落物输入、根际沉淀), 因而SOC库会受到植被类型的影响<sup>[10]</sup>。植物凋落物是森林生态系统内维持土壤养分的重要物质来源, 其元素含量及分解速率的快慢会影响土壤养分含量<sup>[11, 12]</sup>。研究表明, 不同土地利用方式下的SOC和全氮具有显著差异, 其主要因素之一是不同植被类型下SOC的形态和数量的差异<sup>[13, 14]</sup>。同时, 土壤微环境(温度、pH、含水率、孔隙度等)和土壤基质(土壤全氮、C/N等)的变化也能够显著影响微生物群落结构<sup>[15]</sup>。土壤

结构复杂多样, 具有较高的空间异质性<sup>[16]</sup>, 在不同空间尺度下影响土壤微生物特征的主导因子存在较大的差异性<sup>[17]</sup>。在单一空间尺度上研究土壤微生物不能全面地理解微生物群落动态。探索不同空间尺度下影响土壤微生物特征的主导因素对揭示土壤微生物分布规律和功能起着极其重要的作用。

陕西省佛坪市秦岭自然保护区是国家一级保护动物大熊猫等的重要栖息地之一, 同时也是长江第一大支流汉江的发源地。秦岭山区植物区系和动物种属具有明显的过渡性、混杂性和复杂多样性。该地区森林生态的稳定关系到许多珍稀动植物的生存与人类的发展。前人已对秦岭不同林分<sup>[18]</sup>和不同季节<sup>[19]</sup>的土壤微生物群落特征, 真菌多样性<sup>[20]</sup>和土壤碳氮动态<sup>[21, 22]</sup>, 以及植被多样性<sup>[23, 24]</sup>等进行了研究, 但目前对不同空间尺度下土壤微生物特征的研究还较少。因此, 本研究以秦岭落叶阔叶林大型固定观测样地(500 m × 500 m)为基础, 选取包含优势物种锐齿槲栎的样地, 在20 m × 20 m、5 m × 5 m、1.25 m × 1.25 m这3种空间尺度下, 研究土壤微生物磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acids, PLFAs)生物量、群落结构、基础土壤呼吸及其影响因素, 探讨不同空间尺度下影响土壤微生物特征的主导因子及其差异, 以期为该地土壤微生物群落结构和基础土壤呼吸研究的取样尺度与方法、土壤微生物影响因素及土壤系统稳定性研究等提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

佛坪国家级自然保护区位于陕西省佛坪县西北部( $33^{\circ}33' \sim 33^{\circ}46'N$ ,  $107^{\circ}41' \sim 107^{\circ}55'E$ ), 地处秦岭中段南坡, 是秦岭地区生物多样性最丰富的区域, 动植物资源丰富, 是大熊猫等珍稀动物的重要栖息地之一。该地区年均温  $11.5^{\circ}C$ , 年均降水量  $924\text{ mm}$ , 降水集中在每年 7–8 月中旬和 9 月上旬。土壤类型为黄棕壤, 其中, 粘粒含量  $16.66\%$ 、粉粒含量  $43.27\%$ 、砂粒含量  $40.07\%$ 。区内优势植物有锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata* Maxim.)、油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)、秦岭箭竹(*Fargesia qinlingensis* Yi et J. X. Shao)等。

### 1.2 样方设置与取样

采用嵌套式取样方法<sup>[25, 26]</sup>。于 2018 年 7–8 月, 在秦岭落叶阔叶林大型固定监测样地中( $500\text{ m} \times 500\text{ m}$ ), 随机选取一个具有最优势种锐齿槲栎的样地, 在  $20\text{ m} \times 20\text{ m}$  的样方内划分 16 个  $5\text{ m} \times 5\text{ m}$  的大样方, 再在  $5\text{ m} \times 5\text{ m}$  大样方中随机选取一个样方, 进一步划分成 16 个  $1.25\text{ m} \times 1.25\text{ m}$  的中样方, 最后在  $1.25\text{ m} \times 1.25\text{ m}$  中样方中随机选取一个样方划分成 16 个  $0.31\text{ m} \times 0.31\text{ m}$  的小样方。样方中去除表面凋落物后, 用土钻在每个样方中随机取 5 钻土样混合均匀, 用四分法取约  $100\text{ g}$  土置于密封袋中密封, 放入装有干冰的保温箱中带回实验室, 置于  $-80^{\circ}C$  超低温冰箱保存, 用于测定 PLFAs。将剩余土及植物根系全部置于密封袋中密封保存, 用于测定土壤基本理化性质及细根生物量。

#### 1.2.1 细根生物量和生物碳测定

将土壤样品过  $2\text{ mm}$  筛的同时, 仔细挑出所有新鲜的植物根系, 洗净后在  $60^{\circ}C$  烘箱中烘干, 将直径小于  $2\text{ mm}$  的细根挑出称重, 细根质量与取样土柱横截面积的比值即为细根生物量。将所有细根研磨过 100 目筛, 然后使用稳定性同位素质谱仪(Thermo Finnigan, Delta-Plus, Flash, EA, 1112 Series, USA)测定细根碳含量。

#### 1.2.2 土壤理化性质测定

取新鲜土样用烘干法测定土壤含水率。土壤风

干后使用 pH 计(Mettler Toledo FE 28, Mettler-Toledo, CH)测定土壤 pH; 用稳定性同位素质谱仪(Thermo Finnigan, Delta-Plus, Flash, EA, 1112 Series, USA)测定土壤有机碳和全氮; 用 TOC 分析仪(Vario TOC cube, Elementar, DE)测定溶解性有机碳和溶解性总氮。全磷测定方法: 于高温条件下, 让土壤中含磷化合物与高沸点的硫酸和强氧化剂高氯酸作用, 使之完全分解, 全部转化为正磷酸盐而进入溶液, 然后用钼锑抗比色法测定全磷含量。

#### 1.2.3 微生物 PLFAs 测定

取  $3\text{ g}$  冷冻干燥的土壤样品加入氯仿: 甲醇: 柠檬酸盐( $1: 2: 0.8$ )混合均匀, 用固相萃取柱(Supelco-3 mL 硅胶柱)分离磷脂部分, 磷脂部分经过温和甲醇分解作用, 生成脂肪酸甲酯, 再经过气相色谱仪(Hewlett-Packard 6890 series GC, FID, USA), 利用 MIDI 图谱识别软件 Sherlock System 6.2 进行样品脂肪酸图谱识别和分析。共鉴定 113 种 PLFAs, 将相对丰度大于  $1\%$  的 24 种特征 PLFAs 标记物含量作进一步分析。表征各类微生物 PLFAs 生物量及部分微生物群落结构的 PLFAs 标记物见附表 1<sup>1)</sup>。细菌胁迫指数可以表明环境胁迫下的微生物生理状态, 通常由  $(\text{cy}17: 0)/(16: 1\omega 7\text{c})$ 、 $(\text{cy}19: 0)/(18: 1\omega 7\text{c})$  以及饱和/单不饱和 PLFAs 比(Sat/Mono)表示<sup>[27, 28]</sup>。

#### 1.2.4 微生物呼吸培养实验

土壤微生物呼吸培养实验采用碱液吸收法<sup>[29]</sup>。取相当于  $50\text{ g}$  干土的土壤样品, 平铺在  $500\text{ mL}$  广口瓶中, 调节含水量为田间持水量的  $60\%$ 。在  $25^{\circ}C$  生化培养箱中预培养 7 d, 使土壤内部环境趋于稳定。预培养结束后, 用  $50\text{ mL}$  烧杯盛  $0.5\text{ mol/L}$  的  $\text{NaOH}$   $10\text{ mL}$ , 置于广口瓶中吸收释放的  $\text{CO}_2$ ; 然后用橡胶塞密封瓶口, 继续放置在  $25^{\circ}C$  培养箱中遮光培养。在培养的第 1、4、9、16、23、30 d, 分别取出碱液, 用称重法校正含水量, 每次校正完毕后, 自然换气  $2\text{ h}$ , 更换碱液, 进行下一次培养。在取出的碱液中, 加入  $1.0\text{ mol/L}$  的  $\text{BaCl}_2$   $5\text{ mL}$ , 用  $0.5\text{ mol/L}$  的盐酸滴定计算  $\text{CO}_2$  释放量。

1) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站(<http://www.plantscience.cn>)查看本期文章附表。

### 1.3 数据处理方法

对微生物特征和环境因子进行单因素多重检验, 比较不同空间尺度下微生物特征和环境因子的差异性及显著性 (SPSS 22), 并绘制微生物 PLFAs 生物量、微生物群落结构和基础呼吸在不同空间尺度下的箱线图 (Origin 9.0)。运用 Pearson 相关性分析比较不同空间尺度下微生物特征与环境因子之间的相关性和差异显著性 (SPSS 22)。运用 Excel 2016 软件计算不同尺度下微生物 PLFAs 生物量的变异系数。此外, 运用 Geo-Da 1.14 计算 3 种空间尺度下微生物 PLFAs 生物量的全局莫兰指数 (Moran's I)、冗余分析 (RDA analysis) 量化环境因子对微生物特征的影响 (Canoco 5.0)。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤理化性质及植物细根指标

研究结果显示, 不同空间尺度下, 环境因子土壤含水率、pH、SOC、土壤有机氮 (soil organic nitrogen, SON)、土壤全碳/全氮比 (C/N)、细根生物量和细根生物碳间无显著差异。土壤溶解性有机碳 (dissolved organic carbon, DOC) 在 3 种尺度下的差异显著 ( $P < 0.05$ ), 其中, 中空间尺度下 DOC 含量最大 (65.09 mg/kg), 大空间尺度下含量最小 (32.67 mg/kg)。溶解性总氮 (dissolved total nitrogen, DTN) 的含量在 6.95~13.24 mg/kg

范围内, 中空间尺度下 DTN 含量显著高于其他两个尺度 ( $P < 0.05$ )。土壤全磷 (total phosphorus, TP) 含量在 546.58~895.75 mg/kg 范围内, 其中, 大空间尺度与小空间尺度间的差异显著 ( $P < 0.05$ ), 中空间尺度与其他空间尺度无显著差异 (表 1)。

### 2.2 土壤微生物 PLFAs 生物量、土壤微生物群落结构和基础土壤呼吸

研究结果显示, 微生物 PLFAs 生物量除了小空间尺度下的放线菌显著低于大、中空间尺度 ( $P < 0.05$ ) 外, 其他指标在各空间尺度间均无显著差异 (图 1: a)。经单因素方差分析显示, 微生物 PLFAs 生物量在 3 种空间尺度下的变异系数 (附表 2)<sup>2)</sup>, 除了放线菌外, 微生物 PLFAs 生物量的变异系数均随着空间尺度增大而增大。另外, 空间自相关分析显示, 微生物 PLFAs 生物量的全局莫兰指数都随着空间尺度的扩大而降低 (表 2)。对于微生物群落结构来说, 真菌/细菌 PLFAs 比 (F/B) 是真菌和细菌相对生物量和种群相对丰度的真实反映。研究结果显示, 3 种空间尺度下, F/B 无显著差异 (图 1: b)。另外, 革兰氏阳性/阴性细菌 PLFAs 比  $G^+/G^-$ 、(cy17: 0)/(16: 1ω7c)、(cy19: 0)/(18: 1ω7c) 和 Sat/Mono 在 3 种空间尺度下均没有显著差异, 而支链/单不饱和 PLFAs 比 (Bra/Mono) 在大空间尺度下显著高于中小空间尺度 ( $P < 0.05$ , 图 1: b)。总之, 微生物群落结

表 1 不同空间尺度下环境因子的特征

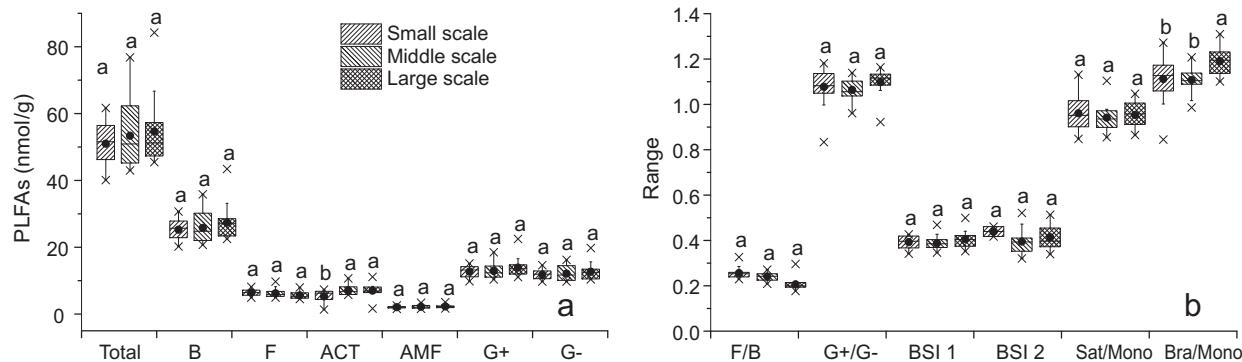
Table 1 Characteristics of environmental factors at different spatial scales

变量 Variable	小尺度 Small scale (1.25 m × 1.25 m)	中尺度 Mid-scale (5 m × 5 m)	大尺度 Large scale (20 m × 20 m)
细根生物量 FRB (g/m <sup>2</sup> )	142.28 ± 19.61a	150.64 ± 17.69a	128.34 ± 20.41a
细根碳含量 FRC (g/m <sup>2</sup> )	64.29 ± 8.98a	60.22 ± 7.76a	52.44 ± 9.13a
土壤含水率 Moisture (%)	65.93 ± 3.74a	64.19 ± 4.27a	63.44 ± 7.44a
pH	5.15 ± 0.05a	5.37 ± 0.08a	5.32 ± 0.08a
土壤有机碳 SOC (g/kg)	70.01 ± 7.43a	63.43 ± 7.7a	60.88 ± 7.88a
土壤有机氮 SON (g/kg)	5.56 ± 0.33a	5.87 ± 0.49a	5.22 ± 0.67a
全磷含量 TP (mg/kg)	644.80 ± 22.15b	685.17 ± 44.4ab	729.71 ± 47.82a
溶解性有机碳 DOC (mg/kg)	47.69 ± 3.78b	65.09 ± 5.99a	32.67 ± 3.19c
溶解性总氮 DTN (mg/kg)	9.18 ± 0.61b	11.13 ± 0.75a	8.52 ± 0.81b
土壤碳/氮比 C/N	12.71 ± 0.67a	11.15 ± 0.94a	11.86 ± 0.53a

注: 数据为平均值 ± 标准误 ( $n = 16$ )。同行数据后不同的小写字母表示在不同空间尺度下变量间的差异显著性 ( $P < 0.05$ )。

Notes: Data are mean ± standard error ( $n = 16$ ). Different lowercase letters after peer data indicate significance of difference between variables at different spatial scales ( $P < 0.05$ ).

2) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站 (<http://www.plantscience.cn>) 查看本期文章附表。



(a) 不同空间尺度下微生物PLFAs生物量的差异性。B: 细菌; F: 真菌; ACT: 放线菌; AMF: 丛枝菌根真菌; G+: 革兰氏阳性菌; G-: 革兰氏阴性菌。(b) 不同空间尺度下微生物群落结构的差异性。F/B: 真菌/细菌PLFAs比; G+/G-: 革兰氏阳性/阴性细菌PLFAs比; BSI 1: (cy 17: 0)/(16: 1ω7); BSI 2: (cy 19: 0)/(18: 1ω7); Sat/Mono: 饱和/单不饱和PLFAs比; Bra/Mono: 支链/单不饱和PLFAs比。箱线图中箱内的横线表示中位数, 上方“×”表示最大值, 下方“×”表示最小值, 箱内“●”表示平均值, 上方不同字母表示差异显著性( $P < 0.05$ )。下同。

(a) Differences in microbial PLFA biomass at different spatial scales. B: bacteria; F: fungi; ACT: *Actinobacteria*; AMF: arbuscular mycorrhizal fungi; G+: gram-positive bacteria; G-: gram-negative bacteria. (b) Differences in microbial community structure at different spatial scales. F/B: fungi/bacteria PLFAs; G+/G-: gram-positive/negative bacteria PLFAs; BSI 1: bacterial stress index 1, (cy 17: 0)/(16: 1ω7); BSI 2: bacterial stress index 2, (cy 19: 0)/(18: 1ω7); Sat/Mono: saturated/monounsaturated PLFAs; Bra/Mono: branched/monounsaturated PLFAs. Horizontal line in box diagram is median; upper “×” is maximum value; lower “×” is minimum value, “●” in box is mean. Different letters in box plot indicate significance of difference ( $P < 0.05$ ). Same below.

图 1 不同空间尺度下土壤微生物PLFAs生物量和群落结构的差异

Fig. 1 Differences in soil microbial PLFA biomass and community structure at different spatial scales

表 2 不同空间尺度下微生物PLFAs生物量全局莫兰指数

Table 2 Global Moran's index (Moran's I) of microbial PLFA biomass at different spatial scales

变量 Variable	全局莫兰指数 Global Moran's index (Moran's I)		
	小尺度 Small scale (1.25 m × 1.25 m)	中尺度 Mid-scale (5 m × 5 m)	大尺度 Large scale (20 m × 20 m)
总微生物PLFAs Total PLFAs	0.878	0.544	0.359
细菌PLFAs Bacterial PLFAs	0.734	0.548	0.327
真菌PLFAs Fungal PLFAs	0.604	0.549	0.322
放线菌PLFAs ACT PLFAs	0.301	0.433	0.122
丛枝菌根真菌PLFAs AMF PLFAs	0.672	0.504	0.323
革兰氏阳性菌PLFAs G+ PLFAs	0.573	0.508	0.300
革兰氏阴性菌PLFAs G- PLFAs	0.767	0.565	0.344

注: 数值表示全局莫兰指数, 范围为-1~1。莫兰指数  $> 0$  时, 表示数据呈空间正相关, 其值越大空间相关性越明显; 莫兰指数  $< 0$  时, 表示数据呈空间负相关, 其值越小空间差异越大; 莫兰指数  $= 0$  时, 空间呈随机性。

Notes: Values are global Moran indices (Moran's I), ranging from -1 to 1;  $I > 0$  indicates spatially positive correlation, with larger values indicating more obvious spatial correlation;  $I < 0$  indicates spatially negative correlation, with smaller values indicating larger spatial difference;  $I = 0$  indicates space is random.

构在不同空间尺度间差异不显著, 说明微生物在不同空间尺度间具有较高的一致性。而基础土壤呼吸在大空间尺度下显著高于小空间尺度( $P < 0.05$ ), 但中空间尺度与其他空间尺度间没有显著差异(图2: a)。基础土壤呼吸与总PLFAs的比值, 在大空间尺度下显著小于中空间尺度和小空间尺度( $P < 0.05$ ), 中空间尺度和小空间尺度间没有显著差异(图2: b)。

### 2.3 不同空间尺度下, 环境因子对土壤PLFAs生物量和群落结构的影响

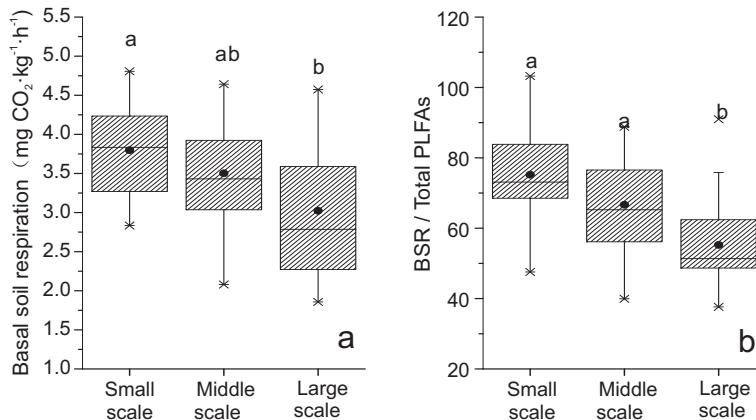
在大空间尺度下(图3: a, 表3), 土壤微生物

© Plant Science Journal

PLFAs生物量主要与环境因子DOC、SON、含水率、DTN和TP呈正相关, 而与C/N呈负相关。微生物群落结构中, F/B与C/N呈正相关, 而与DOC、SON、含水率、DTN和TP呈负相关。Sat/Mono、Bra/Mono、(cy19: 0)/(18: 1ω7)和G+/G-均与pH呈正相关, 而与细根生物碳、细根生物量、SOC和DOC呈负相关。(cy17: 0)/(16: 1ω7)主要与C/N、细根生物碳、细根生物量和SOC呈正相关。但是在中空间尺度和小空间尺度下却呈现不同的相关性。

在中空间尺度下(图3: b, 表3), 微生物PLFAs

<http://www.plantscience.cn>

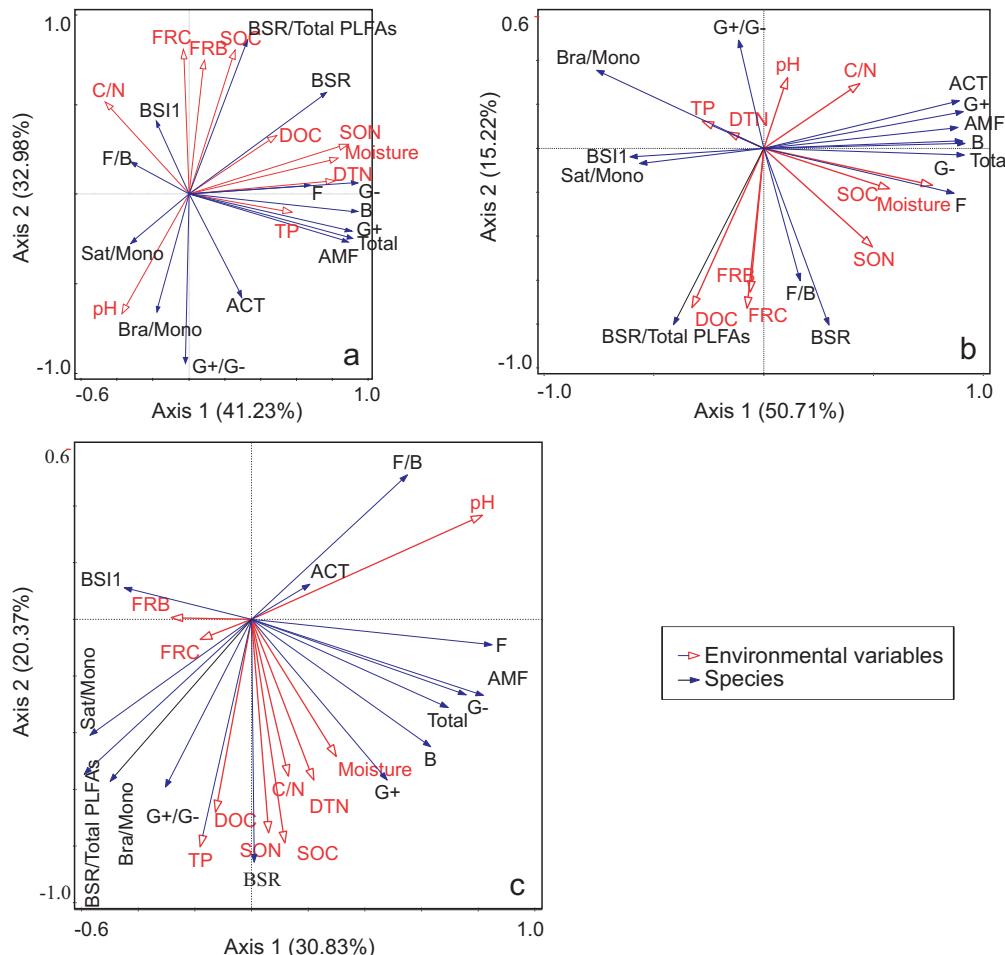


BSR: 基础土壤呼吸; BSR/Total PLFAs: 单位 PLFAs 的基础土壤呼吸。

BSR: Basal soil respiration; BSR/Total PLFAs: Basal soil respiration on a per-unit-PLFA basis.

图 2 不同空间尺度下的基础土壤呼吸(a)和单位 PLFAs 的基础土壤呼吸(b)

Fig. 2 Basal soil respiration (a) and basal soil respiration on a per-unit-PLFA basis (b) at different spatial scales



(a) 大空间尺度; (b) 中空间尺度; (c) 小空间尺度。FRB: 细根生物量; FRC: 细根碳含量; SOC: 土壤有机碳; SON: 土壤有机氮; DOC: 溶解性有机碳; DTN: 溶解性总氮; TP: 全磷含量; Total: 总微生物 PLFAs; F: 真菌 PLFAs; B: 细菌 PLFAs; ACT: 放线菌 PLFAs; AMF: 丛枝菌根真菌 PLFAs; G+: 莱氏阳性菌 PLFAs; G-: 莱氏阴性菌 PLFAs; 其他缩写见图 1 和图 2。

(a) Large scale; (b) Mid-scale; (c) Small scale. FRB: fine root biomass; FRC: fine root carbon; SOC: soil organic carbon; SON: soil organic nitrogen; DOC: dissolved organic carbon; DTN: dissolved nitrogen; TP: total phosphorus content; F: fungal PLFAs; B: bacterial PLFAs; ACT: actinobacterial PLFAs; AMF: arbuscular mycorrhizal fungal PLFAs; G+: gram-positive bacterial PLFAs; G-: gram-negative bacterial PLFAs. Other abbreviations are shown in Figure 1 and Figure 2.

图 3 不同空间尺度下微生物 PLFAs 生物量、群落结构和基础土壤呼吸与环境因子冗余分析(RDA 分析)

Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) of microbial PLFA biomass, community structure, basic microbial respiration, and environmental factors at different spatial scales

表3 不同空间尺度下微生物磷脂脂肪酸、微生物群落结构与环境因子的Pearson相关分析  
Table 3 Pearson correlation analysis of microbial PLFA biomass, community structure, and environmental factors at different spatial scales

尺度 Sampling scale	变量 Variable	FRB	FRC	Moisture content	pH	SOC	SON	TP	DOC	DTN	C/N
大尺度 Large scale (20 m × 20 m)	Total PLFAs	-0.068	-0.255	0.727 **	-0.231	0.011	0.774 **	0.504	0.440	0.751 **	-0.598 *
	Bacterial PLFAs	-0.012	-0.296	0.804 **	-0.336	0.076	0.831 **	0.551 *	0.436	0.779 **	-0.583 *
	Fungal PLFAs	0.119	-0.024	0.574 *	-0.292	0.104	0.609 *	0.167	0.551 *	0.569 *	-0.372
	ACT PLFAs	-0.313	-0.031	0.250	0.211	-0.319	0.390	0.273	0.098	0.442	-0.610 *
	AMF PLFAs	-0.099	-0.432	0.727 **	-0.145	0.038	0.737 **	0.547 *	0.288	0.746 **	-0.557 *
	G+ PLFAs	-0.115	-0.322	0.762 **	-0.258	-0.026	0.781 **	0.558 *	0.376	0.745 **	-0.639 *
	G- PLFAs	0.103	-0.258	0.838 **	-0.422	0.194	0.872 **	0.535 *	0.494	0.794 **	-0.506
	BSI 1	0.416	0.576 *	-0.131	-0.280	0.106	0.014	-0.377	0.320	-0.118	0.126
	BSI 2	-0.199	0.026	-0.34	-0.307	-0.172	-0.241	-0.098	0.166	-0.514	0.103
	Sat/Mono	-0.306	-0.208	-0.407	0.25	-0.305	-0.466	-0.217	0.263	-0.341	0.154
	Bra/Mono	-0.615 *	0.151	-0.270	0.258	-0.671 **	-0.282	-0.042	-0.187	-0.292	-0.362
	F/B	0.177	0.402	-0.285	0.044	-0.033	-0.284	-0.555 *	0.149	-0.286	0.211
	G+/G-	-0.794 **	-0.259	-0.233	0.587 *	-0.756 **	-0.292	0.090	-0.369	-0.115	-0.479
中尺度 Mid-scale (5 m × 5 m)	Total PLFAs	-0.081	-0.117	0.647 **	0.134	-0.288	0.339	-0.168	-0.312	-0.236	-0.401
	Bacterial PLFAs	0.017	0.011	0.553 *	0.033	-0.372	0.321	-0.212	-0.172	-0.258	-0.457
	Fungal PLFAs	-0.083	-0.088	0.634 *	0.142	-0.302	0.341	-0.192	-0.318	-0.228	-0.412
	ACT PLFAs	-0.152	-0.212	0.594 *	0.276	-0.296	0.271	-0.176	-0.452	-0.196	-0.363
	AMF PLFAs	-0.148	-0.164	0.694 **	0.272	-0.222	0.424	-0.217	-0.387	-0.081	-0.394
	G+ PLFAs	-0.119	-0.142	0.632 *	0.176	-0.280	0.323	-0.151	-0.331	-0.207	-0.381
	G- PLFAs	-0.036	-0.089	0.650 **	0.085	-0.291	0.350	-0.183	-0.289	-0.264	-0.414
	BSI 1	0.233	-0.113	-0.569 *	0.123	-0.045	-0.596 *	0.362	0.318	-0.227	0.289
	BSI 2	0.129	0.011	-0.630 *	-0.325	-0.010	-0.579 *	0.464	0.255	-0.372	0.280
	Sat/Mono	-0.019	0.261	-0.618 *	-0.043	-0.015	-0.454	0.180	0.233	-0.184	0.216
	Bra/Mono	-0.144	-0.187	-0.748 **	0.130	0.157	-0.760 **	0.439	0.038	-0.056	0.551 *
	F/B	0.284	0.313	0.021	-0.239	-0.360	0.128	-0.172	0.294	-0.156	-0.350
	G+/G-	-0.332	-0.168	-0.046	0.290	0.136	-0.088	0.061	-0.202	0.260	0.192
小尺度 Small scale (1.25 m × 1.25 m)	Total PLFAs	-0.272	0.440	0.428	0.462	0.209	0.273	0.061	0.139	0.278	0.063
	Bacterial PLFAs	-0.211	0.383	0.430	0.389	0.254	0.338	0.217	0.244	0.362	0.088
	Fungal PLFAs	-0.135	0.412	0.352	0.628 **	0.042	0.144	-0.063	0.002	0.315	-0.022
	ACT PLFAs	-0.371	0.215	0.151	0.265	0.137	0.017	-0.327	-0.130	-0.098	0.089
	AMF PLFAs	-0.313	0.440	0.277	0.613 *	0.016	0.152	0.080	-0.012	0.332	-0.037
	G+ PLFAs	-0.141	0.347	0.451	0.243	0.299	0.424	0.354	0.301	0.402	0.095
	G- PLFAs	-0.264	0.401	0.366	0.535 *	0.168	0.213	0.031	0.150	0.281	0.059
	BSI 1	0.103	-0.233	-0.168	-0.412	0.354	-0.153	-0.151	0.197	0.026	0.380
	Sat/Mono	0.246	-0.023	0.211	-0.650 **	0.225	0.221	0.473	0.465	0.004	0.093
	Bra/Mono	0.076	-0.160	0.111	-0.612 *	0.427	0.269	0.487	0.479	0.152	0.288
	F/B	0.069	0.162	-0.003	0.502 *	-0.318	-0.240	-0.417	-0.324	0.003	-0.191
	G+/G-	0.149	-0.031	0.228	-0.389	0.289	0.391	0.578 *	0.296	0.271	0.111

注: 缩写见表1和图1。\*, P < 0.05; \*\*, P < 0.01。

Notes: Abbreviations are shown in Table 1 and Figure 1. \*, P < 0.05; \*\*, P < 0.01.

生物量仅与 SON 和含水率呈正相关, 而与 C/N、TP、SOC、DTN 呈负相关。F/B 主要与 SON、细根生物碳和细根生物量呈正相关, 与 pH 和 C/N 呈负相关。Sat/Mono、Bra/Mono、(cy19: 0)/(18: 1ω7) 和 (cy17: 0)/(16: 1ω7) 与 C/N、TP、SOC、DTN 呈正相关, 与含水率和 SON 呈负相关; G+/G- 则与 pH 和 C/N 呈正相关, 与 SON、

DOC、细根生物碳和细根生物量呈负相关。

在小空间尺度下(图3: c, 表3), 与微生物 PLFAs 生物量相关的因子主要是 pH、含水率、DTN、SOC 和 SON, 但不同因子对微生物 PLFAs 生物量的影响具有较大差异。F/B 与 pH 呈正相关, 而与 TP、DOC、SON 和 SOC 等环境因子呈负相关。其他微生物群落结构参数主要与细根生物

量、细根生物碳、DOC、TP、SOC 和 SON 呈正相关, 而与 pH 呈负相关。

通过冗余分析(RDA), 得到不同空间尺度下环境因子对微生物 PLFAs 生物量、群落结构和基础土壤呼吸的解释度(附表 3)<sup>3)</sup>, 可见, 在不同空间尺度下, 不同环境因子的解释度具有差别。大空间尺度下的解释度较高且  $P < 0.05$  的有 SON(35.6%)、含水率(31.4%)、DTN(30.6%)、C/N(18.5%); 中空间尺度下有含水率(30.5%)、SON(17.5%); 小空间尺度下有 pH(25.9%)、TP(14.9%)。

## 2.4 不同空间尺度下, 环境因子对基础土壤呼吸的影响

对基础土壤呼吸和环境因子进行 Pearson 相关性分析, 结果显示(表 4), 不同空间尺度下环境因子对基础土壤呼吸的影响存在差异。在大空间尺度下, 基础土壤呼吸与含水率、DTN、SOC 和 SON 均呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), 与 DOC 呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 而与 pH 呈极显著负相关( $P < 0.01$ ); 单位 PLFAs 的基础土壤呼吸与 SOC 呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), 与细根生物量呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 与 pH 呈显著负相关( $P < 0.05$ )。在中空间尺度下, 基础土壤呼吸仅与细根生物量、DOC 和 SON 呈显著正相关( $P < 0.05$ ); 单位 PLFAs 的基础土壤呼吸与 DOC 呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), 与细根生物量呈显著正相关( $P < 0.05$ )。在小空间尺度下, 基础土壤呼吸与 TP、SON 和 DTN 呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), 与 DOC 呈显著正相关( $P < 0.05$ ); 单位 PLFAs 的基础土壤呼吸与 TP 和 SON 呈显著正相关( $P < 0.05$ )与 pH 呈极显著负相关( $P < 0.01$ )。

## 3 讨论

### 3.1 不同空间尺度下土壤微生物 PLFAs 生物量和群落结构对环境因子的响应

有研究表明, 影响微生物群落组成的多种因素中土壤含水率尤为重要<sup>[30, 31]</sup>。土壤含水率通过改变氧气浓度和养分可用性, 从而直接或间接影响微生物的生物量<sup>[32]</sup>。Brockett 等<sup>[33]</sup>对加拿大 7 种不同森林类型中土壤水分和微生物群落特征的相关性的研究, 以及 Zhang 等<sup>[34]</sup>的研究表明, 在控制土壤微生物的因素中土壤水分占有重要比例。本研究显示, 不同空间尺度下环境因子对土壤微生物 PLFAs 生物量和微生物群落结构的影响具有差异性。在大、中空间尺度下, 总微生物、细菌、真菌、AMF、G+ 和 G- 的 PLFAs 生物量都与含水率呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 在小空间尺度下, 虽然相关性不显著, 但也具有正相关趋势, 与上述结果类似。

施瑶等<sup>[35]</sup>对内蒙古温带典型草原连续 6 年的氮磷添加实验表明, 随着氮添加量的增加, 土壤微生物 PLFAs 含量呈显著上升趋势; 朱凡等<sup>[36]</sup>对亚热带地区樟树林的氮添加实验也表明, 氮含量会显著影响土壤微生物的活性和生物量。本研究结果显示, 在大空间尺度下, 土壤总微生物、细菌、AMF、G+ 和 G- 的 PLFAs 生物量与 SON 和 DTN 呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), 与 C/N 呈显著负相关( $P < 0.05$ ), 真菌 PLFAs 生物量与 SOC 和 DTN 呈显著正相关( $P < 0.05$ )。此结果揭示了土壤氮含量增加会显著增加微生物 PLFAs 生物量, 也与前人的研究结果一致。Pietri 和 Brookes<sup>[37]</sup>在不同土

表 4 不同空间尺度下基础土壤呼吸和环境因子的 Pearson 相关性分析

Table 4 Pearson correlation analysis of basic microbial respiration and environmental factors at different spatial scales

变量 Variable	基础土壤呼吸 BSR			单位 PLFAs 的基础土壤呼吸 BSR/Total PLFAs		
	大尺度 Large Scale	中尺度 Mid-Scale	小尺度 Small Scale	大尺度 Large Scale	中尺度 Mid-Scale	小尺度 Small Scale
SOC	0.657 **	-0.076	0.058	0.819 **	0.087	-0.079
SON	0.861 **	0.611 *	0.823 **	0.506	0.291	0.542 *
TP	0.400	-0.173	0.674 **	0.148	0.047	0.590 *
DOC	0.604 *	0.620 *	0.612 *	0.430	0.812 **	0.431
DTN	0.677 **	0.003	0.623 **	0.260	0.109	0.375
C/N	-0.08	-0.419	-0.382	0.350	-0.134	-0.366

注: 缩写见表 1。\*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$

Notes: Abbreviations are shown in Table 1. \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ .

3) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站(<http://www.plantscience.cn>)查看本期文章附表。

© Plant Science Journal <http://www.plantscience.cn>

壤 pH 梯度实验中, 发现土壤微生物量与 pH 值存在极显著相关性, 我们的 Pearson 相关性分析显示, 大部分微生物 PLFAs 生物量在小空间尺度下与 pH 呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 小空间尺度下 pH 具有较高解释度(25.9%), 而在大空间尺度下则呈正相关趋势, 且 pH 解释度达到 16.3%, 表明即使在不同空间尺度下, pH 可能都会影响微生物生物量, 但效应有差别。

此外, 大量研究表明 pH、底物质量、C/N 在调节土壤微生物群落组成中具有重要作用<sup>[38, 39]</sup>, 例如, 相对于细菌而言, 较低的 pH 值对真菌更有利, 真菌能利用的底物 C/N 范围比细菌更广<sup>[40]</sup>。早在 1992 年, Wardle 就重新分析了 22 篇已发表文献中的 25 个数据集, 他发现微生物生物量与底物碳氮呈高度正相关, 且土壤氮更能影响有机碳在微生物体内的固定<sup>[41]</sup>。本研究发现, 仅在小空间尺度下发现 F/B 与 pH 呈显著正相关( $P < 0.05$ ), Sat/Mono、Bra/Mono、G+/G- 与 pH 呈显著负相关( $P < 0.05$ ); 在中空间尺度下, 微生物群落结构与含水率、SON 和 C/N 具有显著相关性( $P < 0.05$ ); 在大空间尺度下, 微生物群落结构与细根生物量、SOC 和 TP 具有一定的显著相关( $P < 0.05$ )。表明环境因子在影响微生物群落结构时可能会相互协作或拮抗, 由于尺度效应<sup>[42]</sup>的存在, 可能会掩盖单个环境因子的作用, 从而表现出环境因子的总体影响。

### 3.2 不同空间尺度下基础土壤呼吸对环境因子的响应

影响土壤微生物呼吸的环境因子在不同空间尺度下也存在一定的差异。吴静等<sup>[43]</sup>研究表明, 在不同温度下, 累计土壤呼吸均与 DOC 呈极显著相关。本研究结果显示, 在大空间尺度下, 基础土壤呼吸与 SOC、SON、DOC 和 DTN 均呈显著正相关( $P < 0.05$ ); 在中空间尺度下, 基础土壤呼吸与 SON 和 DOC 呈显著正相关( $P < 0.05$ ); 在小空间尺度下, 基础土壤呼吸与 SON、TP、DOC 和 DTN 呈显著正相关( $P < 0.05$ )。说明土壤碳氮底物会影响土壤微生物基础呼吸, 这与前人研究结果一致。另外, 在中小空间尺度下, 基础土壤呼吸与 C/N 呈负相关趋势, F/B 和 C/N 也呈负相关趋势, 表明 C/N 可能直接或通过影响群落结构间接影响土壤呼吸<sup>[8]</sup>。

### 3.3 不同空间尺度下影响土壤微生物特征的主导因子不同

有研究表明, 真菌会在地下建立密集的线状菌丝网络, 该网络可以作为细菌迁移的高速公路<sup>[44]</sup>, 从而使小范围内的微生物能均一化分布, 从而增加土壤微生物的空间自相关性, 弱化小空间尺度下环境因子的影响。本研究结果显示, 随着空间尺度增大, 微生物 PLFAs 生物量的变异系数增大, 而空间自相关系数减小, 这与前人的研究结果一致。在大空间尺度下(20 m × 20 m), 树种分布会显著影响细根生物量、SOC 和土壤全氮含量<sup>[25]</sup>, 而在相对更小的空间尺度下, 采样点距特定植株相对位置的差异性降低, 从而树木分布对土壤属性和土壤微生物的影响也会随之降低。本研究通过 Pearson 相关性分析以及 RDA 分析均表明, 在不同空间尺度下, 各环境因子同微生物 PLFAs 生物量、微生物群落结构和基础土壤呼吸之间的相关性及显著性各不相同, 说明不同空间尺度下影响微生物特征的主导因子也存在差异。

## 4 结论

(1) 本研究表明, 虽然在不同空间尺度下环境因子、微生物 PLFAs 生物量、微生物群落结构和微生物呼吸间没有显著差异, 但是环境因子对土壤微生物特征的影响具有显著差异, 且不同环境因子所占的权重不同。(2) 在大空间尺度下, 土壤含水率、SON、DTN 和 C/N 均对微生物特征和基础土壤呼吸有显著影响, 且具有较高的解释度。随着尺度的减小, 单一环境因子对微生物 PLFAs 生物量、群落结构和基础土壤呼吸所表现出的相关性也随之减弱, 另外, 微生物 PLFAs 生物量变异系数也随空间尺度的缩小而降低, 这是由于尺度效应的存在, 导致小空间尺度下环境因子的交互作用增强和空间自相关程度增大, 会表现出所有环境因子的综合影响。(3) 在生态学研究中, 应该明确空间尺度问题, 或进行多空间尺度对比研究, 将复杂的生态学规律通过合适的空间尺度来解释, 科学地选择生态空间尺度是生态学研究不可或缺的部分。

## 参考文献:

- [1] Balesdent J, Basile-Doelsch I, Chadoeuf J, Cornu S, Derrien D, Fekiacova Z, Hatte C. Atmosphere-soil carbon transfer as a function of soil depth [J]. *Nature*, 2018, 559: 103–106.

- (7715): 599–602.
- [2] 王家骏, 王传宽, 韩轶. 帽儿山不同年龄森林土壤呼吸速率的影响因子[J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1194–1202.  
Wang JJ, Wang CK, Han Y. Factors affecting soil respiration in stands of different ages in the Maoershan region, northeast China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(4): 1194–1202.
- [3] Rubio VE, Detto M. Spatiotemporal variability of soil respiration in a seasonal tropical forest[J]. *Ecol Evol*, 2017, 7(17): 7104–7116.
- [4] Armalyte J, Skerniskyte J, Bakiene E, Krasauskas R, Siugzdiniene R, Kareiviene V, et al. Microbial diversity and antimicrobial resistance profile in microbiota from soils of conventional and organic farming systems[J]. *Front Microbiol*, 2019, 10: 892.
- [5] Tedersoo L, Bahram M, Cajthaml T, Polme S, Hiiresalu I, Anslan S, et al. Tree diversity and species identity effects on soil fungi, protists and animals are context dependent [J]. *ISME J*, 2016, 10(2): 346–362.
- [6] 肖玉娜, 钟信林, 王北辰, 杨渐, 蒋宏忱. 通辽科尔沁地区土壤微生物群落结构和功能及其影响因素[J/OL]. 地球科学, 2019; 1–23[2020–02–01]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/42.1874.P.20190408.1703.010.html>.
- [7] Garcia-Franco N, Martinez-Mena M, Goberna M, Albaladejo J. Changes in soil aggregation and microbial community structure control carbon sequestration after afforestation of semiarid shrublands [J]. *Soil Biol Biochem*, 2015, 87: 110–121.
- [8] 徐嘉晖, 孙颖, 高雷, 崔晓阳. 土壤有机碳稳定性影响因素的研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(2): 22–230.  
Xu JH, Sun Y, Gao L, Cui XY. A review of the factors influencing soil organic carbon stability[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2018, 26(2): 222–230.
- [9] Lucas ST, D'Angelo EM, Williams MA. Improving soil structure by promoting fungal abundance with organic soil amendments[J]. *Appl Soil Ecol*, 2014, 75: 13–23.
- [10] You YM, Wang J, Sun XL, Tang ZX, Zhou ZY, Sun OJ. Differential controls on soil carbon density and mineralization among contrasting forest types in a temperate forest ecosystem[J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 22411.
- [11] 李慧, 王百田, 曹远博, 刘青青, 李德宁. 吕梁山区3种人工林植被、凋落物生物量差异特征及其与土壤养分的关系[J]. 植物研究, 2016, 36(4): 573–580.  
Li H, Wang BT, Cao YB, Liu QQ, Li DN. Difference feature of planted vegetation biomass and litter biomass for three plantations and their relationship with soil nutrients in Lvliang mountainous region[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2016, 36(4): 573–580.
- [12] 左巍, 贺康宁, 田贊, 王玮璐. 青海高寒区不同林分类型凋落物养分状况及化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2016, 35(9): 2271–2278.  
Zuo W, He KN, Tian Y, Wang WL. Surface litter stoichiometry for five forest types in alpine region, Qinghai, China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(9): 2271–2278.
- [13] 罗赵慧, 田大伦, 宁晨, 同文德. 桉树林对湘潭锰矿废弃地土壤碳氮含量的影响[J]. 林业科学, 2014, 50(3): 130–133.  
Luo ZH, Tian DL, Ning C, Yan WD. Effects of koelreuteria paniculata plantation on soil carbon, and nitrogen content in Xiangtan manganese mining wasteland, Hunan [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, 50(3): 130–133.
- [14] Li QX, Wang XG, Jiang MX, Wu Y, Yang XL, Liao C, Liu F. How environmental and vegetation factors affect spatial patterns of soil carbon and nitrogen in a subtropical mixed forest in central China[J]. *J Soils Sediments*, 2016, 17(9): 2296–2304.
- [15] Zhang NL, Wan SQ, Guo JX, Han GD, Gutknecht J, Schmid B, et al. Precipitation modifies the effects of warming and nitrogen addition on soil microbial communities in northern Chinese grasslands [J]. *Soil Biol Biochem*, 2015, 89: 12–23.
- [16] 刘庆, 魏建兵, 吴志峰, 钟世锦, 何元庆, 吉冬青. 广州市流溪河河岸带土壤反硝化作用的多尺度影响因子[J]. 中国环境科学, 2015, 35(10): 3069–3077.  
Liu Q, Wei JB, Wu ZF, Zhong SJ, He YQ, Ji DQ. Effects of multi-scale control factors on spatial heterogeneity of denitrification in riparian soil: a case study in Liuxi River of Guangzhou City[J]. *China Environmental Science*, 2015, 35(10): 3069–3077.
- [17] 李龙, 姜丽娜, 白建华. 半干旱区土壤有机碳空间变异及其影响因素的多尺度相关分析[J]. 中国水土保持科学, 2018, 16(5): 40–48.  
Li L, Jiang LN, Bai JH. Multi-scale correlations between spatial variability of soil organic carbon and its influencing factors in semiarid zone [J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2018, 16(5): 40–48.
- [18] 曹永昌, 谭向平, 和文祥, 耿增超, 刘帅, 余雕, 等. 秦岭地区不同林分土壤微生物群落代谢特征[J]. 生态学报, 2016, 36(10): 2978–2986.  
Cao YC, Tan XP, He WX, Geng ZC, Liu S, She D, et al. The metabolism characteristics of microbial community in different forest soil in Qinling mountains area [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(10): 2978–2986.
- [19] 曹永昌, 杨瑞, 刘帅, 王紫泉, 和文祥, 耿增超. 秦岭典型林分夏秋两季根际与非根际土壤微生物群落结构[J]. 生态学报, 2017, 37(5): 1667–1676.  
Cao YC, Yang R, Liu S, Wang ZQ, He WX, Geng ZC. Characteristics of microbial community in forest soil be-

- tween rhizosphere and non-rhizosphere in summer and autumn in Qinling mountains, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(5): 1667–1676.
- [20] 张彤彤, 耿增超, 许晨阳, 张晓鹏, 杜璨, 王志康, 等. 秦岭辛家山林区落叶松外生菌根真菌多样性[J]. 微生物学报, 2018, 58(3): 443–454.
- Zhang TT, Geng ZC, Xu CY, Zhang XP, Du C, Wang ZK, et al. Diversity of ectomycorrhizal fungi associated with *Larixg melinii* in Xinjishan forest region of Qinling mountains[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(3): 443–454.
- [21] 窦艳星, 侯琳, 马红红, 张硕新, 田瑞选. 间伐对松栎混交林土壤活性有机碳的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(5): 64–69.
- Dou YX, Hou L, Ma HH, Zhang SX, Tian RX. Effects of forest thinning on soil labile organic carbon in a Pine-oak mixed forest [J]. *Journal of Central South University of Forestry and Technology*, 2015, 35(5): 64–69.
- [22] 陈莉莉, 王得祥, 于飞, 王兆杰, 黄雅昆, 张洪武. 松栎混交林土壤微生物数量与土壤酶活性及土壤养分关系的研究[J]. 土壤通报, 2014, 45(1): 77–84.
- Chen LL, Wang DX, Yu F, Wang ZJ, Huang YK, Zhang HW. The relationship among microbial quantities, enzyme activities and nutrients in soil of Pine-oak mixed forest[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2014, 45(1): 77–84.
- [23] Wang J, Zhang B, Hou X, Chen XN, Han N, Chang G. Effects of mast seeding and rodent abundance on seed predation and dispersal of *Quercus aliena* (Fagaceae) in Qinling mountains, central China [J]. *Plant Ecol*, 2017, 218(7): 855–865.
- [24] Wang W, Franklin SB, Lu ZJ, Rude BJ. Delayed flowering in bamboo: evidence from *Fargesia qinlingensis* in the Qinling mountains of China[J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 151.
- [25] Li QX, Feng J, Wu JJ, Jia W, Zhang Q, Chen Q, et al. Spatial variation in soil microbial community structure and its relation to plant distribution and local environments following afforestation in central China [J]. *Soil Tillage Res*, 2019, 193: 8–16.
- [26] Saetre P, Bååth E. Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce-birch stand [J]. *Soil Biol Biochem*, 2000, 32(7): 909–917.
- [27] Wang C, Lu XK, Mori T, Mao QG, Zhou KJ, Zhou GY, et al. Responses of soil microbial community to continuous experimental nitrogen additions for 13 years in a nitrogen-rich tropical forest [J]. *Soil Biol Biochem*, 2018, 121: 103–112.
- [28] Zhang XF, Xin XL, Zhu AN, Yang WL, Zhang JB, Ding SJ, et al. Linking macroaggregation to soil microbial community and organic carbon accumulation under different tillage and residue managements [J]. *Soil Tillage Res*, 2018, 178: 99–107.
- [29] Zhang Q, Wu JJ, Yang F, Lei Y, Zhang Q, Cheng XL. Alterations in soil microbial community composition and biomass following agricultural land use change [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 36587.
- [30] Yang F, Zhang DD, Wu JJ, Chen Q, Long CY, Li YH, Cheng XL. Anti-seasonal submergence dominates the structure and composition of prokaryotic communities in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir, China [J]. *Sci Total Environ*, 2019, 663: 662–672.
- [31] Zhang XF, Xu SJ, Li CM, Zhao L, Feng HY, Yue GY, et al. The soil carbon/nitrogen ratio and moisture affect microbial community structures in alkaline permafrost-affected soils with different vegetation types on the Tibetan plateau[J]. *Res Microbiol*, 2014, 165(2): 128–139.
- [32] Drenovsky RE, Vo D, Graham KJ, Scow KM. Soil water content and organic carbon availability are major determinants of soil microbial community composition[J]. *Microb Ecol*, 2004, 48(3): 424–430.
- [33] Brockett BFT, Prescott CE, Grayston SJ. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada[J]. *Soil Biol Biochem*, 2012, 44(1): 9–20.
- [34] Zhang JS, Guo JS, Chen GS, Qian W. Soil microbial biomass and its controls[J]. *J For Res*, 2005, 16(4): 327–330.
- [35] 施瑶, 王忠强, 张心昱, 孙晓敏, 刘希玉, 何念鹏, 等. 氮磷添加对内蒙古温带典型草原土壤微生物群落结构的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(17): 4943–4949.
- Shi Y, Wang ZQ, Zhang XY, Sun XM, Liu XY, He NP, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil microbial community composition in temperate typical grassland in Inner Mongolia[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(17): 4943–4949.
- [36] 朱凡, 李天平, 郁培义, 宿少锋, 洪湘琦, 陈婷. 施氮对樟树林土壤微生物碳源代谢的影响[J]. 林业科学, 2014, 50(8): 82–89.
- Zhu F, Li TP, Yu PY, Su SF, Hong XQ, Chen T. Carbon source utilization of soil microbial communities in response to nitrogen addition in the *Cinnamomum camphora* plantation[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, 50(8): 82–89.
- [37] Pietri JCA, Brookes PC. Relationships between soil pH and microbial properties in a UK arable soil[J]. *Soil Biol Biochem*, 2008, 40(7): 1856–1861.
- [38] 王卫霞, 史作民, 罗达, 刘世荣, 卢立华. 南亚热带3种人工林土壤微生物生物量和微生物群落结构特征[J]. 应用生态学报, 2013, 24(7): 1784–1792.
- Wang WX, Shi ZM, Luo D, Liu SR, Lu LH. Characteristics of soil microbial biomass and community structure in three artificial forests in South Asia[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(7): 1784–1792.

- of soil microbial biomass and community composition in three types of plantations in southern subtropical area of China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24 (7): 1784–1792.
- [39] 孙锋, 赵灿灿, 何琼杰, 吕会会, 管奕欣, 谷艳芳. 施肥和杂草多样性对土壤微生物群落的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(18): 6023–6031.  
Sun F, Zhao CC, He QJ, Lü HH, Guan YX, Gu YF. Effects of fertilization and diversity of weed species on the soil microbial community [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(18): 6023–6031.
- [40] Zhelnina K, Dias R, de Quadros PD, Davis-Richardson A, Camargo FA, Clark IM, et al. Soil pH determines microbial diversity and composition in the park grass experiment[J]. *Microb Ecol*, 2015, 69(2): 395–406.
- [41] Wardle DA. A comparative-assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil[J]. *Biol Rev*, 1992, 67(3): 321–358.
- [42] 吕一河, 傅伯杰. 生态学中的尺度及尺度转换方法[J]. 生态学报, 2001, 21(12): 2096–2105.  
Lü YH, Fu BJ. Ecological scale and scaling[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(12): 2096–2105.
- [43] 吴静, 陈书涛, 胡正华, 张旭. 不同温度下的土壤微生物呼吸及其与水溶性有机碳和转化酶的关系[J]. 环境科学, 2015, 36(4): 1497–1506.  
Wu J, Chen ST, Hu ZH, Zhang X. Soil microbial respiration under different soil temperature conditions and its relationship to soil dissolved organic carbon and invertase [J]. *Environmental Science*, 2015, 36(4): 1497–1506.
- [44] Berthold T, Centler F, Hubschmann T, Remer R, Thullner M, Harms H, Wick LY. Mycelia as a focal point for horizontal gene transfer among soil bacteria [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 36390.

(责任编辑: 张平)