

大兴安岭不同落叶松林植被土壤微生物多样性

姜海燕 闫伟* 李晓彤 杨秀丽 吕洪丽

(内蒙古农业大学林学院 内蒙古 呼和浩特 010019)

摘要: 利用选择性培养基, 研究了杜香-落叶松林(LLV)、草类-落叶松林(HLV)、柴桦-落叶松林(BLV)、皆伐-落叶松林(CL)、火烧-落叶松林(LFB) 5个样地土壤微生物的数量、种群组成、Shannon指数(H)、丰富度(S)、Pielou均匀度指数(J)、Simpson优势度(D)。从5个样地共分离到细菌24属, 优势菌属主要为短杆菌属(*Brevibacterium*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、棒杆菌属(*Corynebacterium*)、微球菌属(*Micrococcus*); 放线菌为链霉菌的6个类群, 优势类群主要为白色类群(*Albosporus*)和黄色类群(*Flavus*); 真菌20属, 优势菌属为青霉属(*Penicillium*)和头孢属(*Cephalosporium*)。兴安落叶松林不同样地微生物的多样性指数(H)、丰富度指数(S)、均匀度指数(J)及优势度指数(D)随样地不同而发生变化, 细菌的多样性和丰富度指数为 $LLV > HLV > LFB > CL > BLV$, 放线菌为 $BLV > HLV > LLV > LFB > CL$, 真菌为 $CL > HLV > BLV > LFB > LLV$ 。

关键词: 兴安落叶松林, 土壤微生物类群, 土壤微生物多样性

The Diversity of Soil Microorganism Under Different Vegetations of *Larix gmelinii* Forest in Great Xingan Mountains

JIANG Hai-Yan YAN Wei* LI Xiao-Tong YANG Xiu-Li LV Hong-Li

(College of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot, Inner Mongolia 010019, China)

Abstract: The diversity and numbers of soil microorganisms in different forest types were studied, as well as Shannon index (H), richness index of genera (S), Pielou evenness index (J) and Simpson index (D) in *Le-dum palustre*—*Larix gmelinii* virgin forest, *Herbage*—*L. gmelinii* virgin forest, *Betula*—*L. gmelinii* virgin forest, clear cutting *L. gmelinii* forest and *L. gmelinii* forest burned areas in the national forestry ecosystems station of Inner Mongolia Great Xingan Mountains by selective media. The results showed that bacteria isolated from five plots belonged to 24 genera, *Brevibacterium*, *Bacillus*, *Corynebacterium* and *Micrococcus* were main genera; actinomycetes were classified into 6 groups, *Flavus* and *Albosporus* were the main genera; fungi were composed of 20 genera, *Penicillium* and *Cephalosporium* were the dominant genera. Diversity index (H), richness index of genera (S), evenness index (J) and dominant index (D) of soil microorganisms of *Larix gmelinii* varied with forest types; and the order of diversity index and richness index of bacteria followed $LLV > HLV > LFB > CL > BLV$, while actionmycetes were $BLV > HLV > LLV > LFB > CL$ and

fungi were CL > HL > BLV > LFB > LLV.

Keywords: *Larix gmelinii* forest, Soil microorganism groups, Soil microorganism diversity

土壤是微生物生活的良好场所, 微生物在土壤养分转化和腐殖质形成过程中有着重要作用, 并且积极参与生态系统的物质循环和能量流动, 其生命活动直接影响生态系统的结构和功能^[1-6]。土壤微生物多样性受制于土壤性质, 而微生物多样性又影响土壤功能的多样性^[7]。土壤微生物多样性的保护对土壤性质的持续性和减少土壤与环境退化的危险性具有重要作用^[8-9]。本文研究大兴安岭兴安落叶松不同林型土壤微生物种群结构及物种多样性, 为该区的生物多样性研究及认识土壤发育与成因提供依据。

1 研究区域概况

研究地设在内蒙古大兴安岭森林生态系统定位站, 地理坐标为: 北纬 50°49′-50°51′, 东经 121°30′-121°31′, 地处大兴安岭西北坡, 为中山山地, 海拔 784 m-1142 m, 属寒温带湿润气候区, 年均气温 -5.4℃, 最低气温 -54℃, 年降水量 450 mm-550 mm, 60%集中在 7-8 月。林地土壤暗棕壤土, 土层厚度 30 cm-40 cm, 含较多石砾, 基岩以花岗岩与玄武岩为主。研究地主要树种为兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.), 其面积占总面积的 79%。

2 材料与方法

2.1 样品采集

在内蒙古大兴安岭森林生态系统定位站原始林区选择杜香-落叶松林(LLV)、草类-落叶松林(HLV)、柴桦-落叶松林(BLV)及已被干扰的皆伐-落叶松林(CL)和火烧迹地(LFB)(采样时距火烧时约 1 年)设置样地, 在每种植被样地设置 3 个 20 m × 20 m 土壤取样区, 每个取样区内“S”形布点取样, 共取 5 点土样混合, 过 2 mm 筛后带回实验室, 4℃ 冷藏保鲜待用。

2.2 土壤微生物的分离与鉴定

土壤微生物类群的测定采用稀释平板培养计数法, 稀释倍数为真菌 10⁻²-10⁻⁴、细菌 10⁻⁴-10⁻⁶、放线菌 10⁻³-10⁻⁵, 每一稀释浓度 3 个重复, 选择长出菌落数 10-200 的培养皿计数^[10]。细菌分离采用牛肉膏蛋白胨培养基, 鉴定通过菌体形态结构观察和生

理生化指标测定, 具体参照文献[11]。真菌分离采用 PDA-链霉素培养基, 鉴定参照文献[12-13]。放线菌分离采用高氏一号培养基, 鉴定参照文献[14]。

2.3 土壤微生物多样性测定

选用 Shannon 指数(H)、丰富度指数(S)和 Pielou 指数(J)讨论不同林型的微生物多样性特征。多样性指数 H 的计算公式为: $H = -\sum p_i \ln p_i$, 式中 $P_i = N_i/N$, N_i 为属 i 的单菌落数量, N 为土样中总单菌落数量, S 为属 i 所在土样中属的数目; 均匀度指数 J 的计算公式为: $J = -\sum P_i \ln P_i / \ln S$; 采用 Simpson 优势度指数测定群落内不同物种所起的作用和所占的地位, 其公式为: $D = \sum P_i^2$ ^[15]。

3 结果与分析

3.1 兴安落叶松林不同样地土壤微生物的数量分布

兴安落叶松林样地不同, 土壤中 3 种微生物的数量存在差异($P < 0.05$), 微生物总数及细菌数量在各样地的分布特征是 LLV > BLV > BLV > LFB > CL (表 1), 真菌数量是 CL > BLV > LLV > HLV > LFB, 放线菌数量是 LLV > HLV > LFB > CL > BLV。3 种微生物中, 细菌占有绝对的优势, 占微生物总数的 80.19%-96.83%, 放线菌为 1.07%-6.31%, 真菌为 0.38%-13.55%。可见, 不同样地对土壤微生物数量和种类影响效果是有差异的($P < 0.05$), 之所以出现这种现象, 可能与不同样地的凋落物质量有一定关系, 从而影响分解速率。

3.2 兴安落叶松林不同样地细菌种群组成变化

细菌是土壤中活动力的主力军, 细菌在土壤微生物中分布最广、数量最多、作用最大。兴安落叶松林细菌种群组成随样地不同而发生着变化(表 2), 林地细菌以革兰氏阴性菌为主, 分别属于短杆菌属(*Brevibacterium*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、芽生球菌属(*Mycococcus*)、微球菌属(*Micrococcus*)、发酵杆菌属(*Zymobacterium*)、分枝小杆菌属(*Ramibacterium*)、链球菌属(*Sterptococcus*)、纤维单胞菌属(*Cellulomonas*)、棒状杆菌属(*Corynebacterium*)、梭状芽孢杆菌属(*Clostridium*)、分枝杆菌属(*Mycobacterium*)、小单孢菌属(*Micromonospora*)、链

条杆菌属(*Catenabacterium*)、乳酸杆菌属(*Lactobacillus*)、葡萄球菌属(*Staphylococcus*)、丙酸杆菌属(*Propionibacterium*)、真杆菌属(*Eubacterium*)、八叠球菌属(*Sarcina*)、杆菌属(*Bacterium*)、节杆菌属(*Arthrobacter*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、奈瑟氏球菌属(*Neisseria*)、足球菌属(*Pediococcus*)、未知菌(*Unknown*)等。优势菌属为短杆菌属、芽孢杆菌属、棒状杆菌属、微球菌属。不同样地土壤细菌单菌落数是 LLV> LFB > CL > HLV > BLV。

3.3 兴安落叶松林不同样地真菌种群组成变化

真菌在土壤中有其特殊地位,由于真菌有喜酸性使它们在酸性森林土壤中尤为重要。兴安落叶松林不同样地真菌种群组成见表 3, 分别属于青霉属(*Penicillium*)、头孢属(*Cephalosporium*)、曲霉属(*Aspergillus*)、犁头霉属(*Absidia*)、丝核菌属(*Rhizoctonia*)、交链孢属(*Alternaria*)、无梗孢属(*Trichocladium*)、枝孢属(*Cladosporium*)、假丝酵母菌属(*Candida*)、木霉属(*Trichoderma*)、拟青霉属

(*Paecilomyces*)、色串孢属(*Tolura*)、镰孢属(*Fusarium*)、盾壳霉属(*Coniothyrium*)、毛霉属(*Mucor*)、指轮枝孢属(*Stachylidium*)、粉孢属(*Oidium*)、轮枝孢属(*Verticillium*)、壳变孢属(*Hendersonula*)、未知菌(*Unknown*)等,优势类群为青霉属和头孢属。兴安落叶松林不同样地土壤真菌单菌落数是 CL > HLV > LLV = LFB > BLV。

3.4 兴安落叶松林不同样地放线菌种群组成变化

放线菌对于土壤的有机质分解和养分释放无疑占有很重要的地位,即使相当复杂的化合物如纤维素、几丁质和磷脂类等也都能被它们降解为较简单的形式。兴安落叶松林土壤放线菌以链霉菌类群为主,由表 4 可见,分别属于白色类群(*Albosporus*)、灰烬类群(*Cinereus*)、吸水类群(*Hygroscopicus*)、黄色类群(*Flavus*)、青色类群(*Glaucus*)、红色类群(*Ruber*)等,优势类群为白色类群和黄色类群。不同样地土壤放线菌单菌落数是 HLV > CL > BLV > LLV > LFB。

表 1 兴安落叶松林不同样地土壤微生物数量							
Table 1 The numbers of soil microorganism in different plots of <i>Larix gmelinii</i> forest							
样地 Plot	细菌 Bacteria (10 ⁶ CFU/g)	比例 Percentage (%)	真菌 Fungi (10 ⁴ CFU/g)	比例 Percentage (%)	放线菌 Actionmycetes (10 ⁵ CFU/g)	比例 Percentage (%)	总数 Total (10 ⁶ CFU/g)
LLV	27.18 a	94.21	12.20 a	0.43	15.44 a	5.36	28.85 a
HLV	19.80 ab	95.79	7.93 a	0.38	7.94 ab	3.84	20.67 ac
BLV	9.76 bc	96.83	20.86 abc	2.07	1.08 b	1.07	10.08 bc
CL	1.66 c	80.19	28.05 c	13.55	1.28 b	6.18	2.07 b
LFB	2.69 c	91.19	7.32 ab	2.48	1.86 b	6.31	2.95 b

表 2 兴安落叶松林不同样地细菌种群结构		
Table 2 Population structure of bacteria in different plots of <i>Larix gmelinii</i> forest		
样地 Plot	菌落数 Colony numbers	属及单菌落数 The genera and its single colony numbers
LLV	46	短杆菌属(6)、芽孢杆菌属(6)、芽生球菌属(4)、微球菌属(3)、发酵杆菌属(3)、分枝小杆菌属(3)、链球菌属(3)、纤维单孢菌属(3)、棒杆菌属(3)、梭状芽孢杆菌属(2)、节杆菌属(2)、分枝杆菌属(2)、小单孢菌属(1)、链条杆菌属(1)、乳酸杆菌属(1)、葡萄球菌属(1)、丙酸杆菌属(1)、真杆菌属(1)
HLV	36	芽孢杆菌属(4)、短杆菌属(4)、梭状芽孢杆菌属(4)、微球菌属(4)、乳酸杆菌属(3)、棒杆菌属(3)、分枝小杆菌属(3)、节杆菌属(2)、分枝杆菌属(2)、纤维单孢菌属(2)、链球菌属(1)、八叠球菌属(1)、杆菌属(1)、芽生球菌属(1)、未知菌(1)
BLV	30	梭状芽孢杆菌属(4)、短杆菌属(4)、乳酸杆菌属(3)、芽生球菌属(3)、节杆菌属(3)、分枝杆菌属(3)、微球菌属(3)、芽孢杆菌属(3)、棒杆菌属(2)、节杆菌属(1)、葡萄球菌属(1)
CL	39	棒杆菌属(6)、短杆菌属(5)、梭状芽孢杆菌属(4)、乳酸杆菌属(3)、分枝杆菌属(3)、节杆菌属(3)、微球菌属(3)、发酵杆菌属(3)、芽孢杆菌属(3)、链球菌属(1)、葡萄球菌属(1)、芽生球菌属(1)、链条杆菌属(1)、假单胞菌属(1)、分枝小杆菌属(1)
LFB	41	微球菌属(9)、乳酸杆菌属(3)、分枝杆菌属(3)、假单胞菌属(3)、梭状芽孢杆菌属(3)、芽生球菌属(3)、棒杆菌属(3)、链球菌属(3)、奈瑟氏球菌属(2)、葡萄球菌属(2)、芽孢杆菌属(2)、节杆菌属(2)、足球菌属(1)、短杆菌属(1)、发酵杆菌属(1)

表 3 兴安落叶松林不同样地真菌种群结构
Table 3 Population structure of fungi in different plots of *Larix gmelinii* forest

样地 Plot	菌落数 Colony numbers	属及单菌落数 The genera and its single colony numbers
LLV	28	青霉属(6)、头孢属(5)、曲霉属(4)、犁头霉属(3)、丝核菌属(2)、交链孢属(2)、无梗孢属(2)、枝孢属(1)、假丝酵母菌属(1)、木霉属(1)
HLV	30	头孢属(6)、假丝酵母菌属(3)、木霉属(3)、犁头霉属(3)、青霉属(3)、无梗孢属(3)、拟青霉属(2)、色串孢属(2)、镰孢属(1)、盾壳霉属(1)、交链孢属(1)、丝核菌属(1)、曲霉属(1)
BLV	25	头孢属(4)、青霉属(3)、交链孢属(3)、犁头霉属(3)、毛霉属(3)、镰孢属(2)、丝核菌属(2)、曲霉属(1)、木霉属(1)、假丝酵母菌属(1)、无梗孢属(1)、未知菌(1)
CL	32	头孢属(8)、曲霉属(3)、无梗孢属(3)、青霉属(3)、指轮枝孢属(3)、木霉属(2)、丝核菌属(2)、粉孢属(2)、镰孢属(1)、轮枝孢属(1)、青霉属(1)、壳变孢属(1)、假丝酵母菌属(1)、未知菌(1)
LFB	28	青霉属(5)、头孢属(4)、曲霉属(3)、镰孢属(3)、木霉属(3)、毛霉属(3)、盾壳霉属(2)、交链孢属(2)、假丝酵母菌属(1)、壳变孢属(1)、无梗孢属(1)

表 4 兴安落叶松林不同样地放线菌种群结构
Table 4 Population structure of actinomycetes in different plots of *Larix gmelinii* forest

样地 Plot	菌落数 Colony numbers	属及单菌落数 The genera and its single colony numbers
LLV	20	白色类群(11)、黄色类群(5)、赭灰类群(2)、吸水类群(1)、红色类群(1)
HLV	28	白色类群(16)、黄色类群(3)、红色类群(3)、赭灰类群(3)、青色类群(3)
BLV	17	白色类群(6)、黄色类群(4)、红色类群(3)、赭灰类群(2)、青色类群(1)、吸水类群(1)
CL	19	白色类群(11)、黄色类群(3)、红色类群(4)、赭灰类群(1)
LFB	14	白色类群(8)、黄色类群(3)、青色类群(2)、吸水类群(1)

表 5 兴安落叶松林土壤微生物的多样性、丰富度、均匀度及优势度指数
Table 5 The diversity index, richness index, evenness index and domination index of soil microorganism in *Larix gmelinii* forest

样地 Plot	细菌 Bacteria				放线菌 Actinomycetes				真菌 Fungi			
	H	S	J	D	H	S	J	D	H	S	J	D
LLV	2.7204	18	0.9411	0.0756	1.2052	5	0.7488	0.3800	2.1181	10	0.9199	0.1385
HLV	2.5772	15	0.9517	0.0823	1.2770	5	0.7935	0.3724	2.4011	13	0.9361	0.1044
BLV	2.3261	11	0.9701	0.1022	1.5992	6	0.8925	0.2318	2.3588	12	0.9493	0.1040
CL	2.5323	15	0.9351	0.0901	1.0909	4	0.7869	0.4072	2.4039	14	0.9109	0.1152
LFB	2.5333	15	0.9355	0.0971	1.1164	4	0.8053	0.3980	2.2769	11	0.9495	0.1122

3.5 兴安落叶松林不同样地土壤微生物多样性变化

不同样地土壤细菌、真菌、放线菌的多样性、丰富度、均匀度及优势度指数见表 5, 细菌的多样性、丰富度指数以 LLV 最大, BLV 最小; 均匀度指数以 BLV 最大, CL 最小; 优势度指数以 BLV 最大, LLV 最小。链霉菌类群的多样性与丰富度指数以 BLV 最大, CL 最小; 均匀度指数以 BLV 最大, LLV 最小; 优势度指数以 CL 最大, BLV 最小。真菌的多样性、丰富度指数以 CL 最大, LLV 最小; 均匀度指数以 LFB 最大, CL 最小; 优势度指数以 LLV 最大, BLV 最小。一般而言, 生境条件越适宜, 多样性就

越高, 群落稳定性大, 多样性也大, 稳定性的大小反映了多样性的大小。植物根系可为微生物栖息提供很好的场所, 其分泌物可使微生物具有更丰富的资源可以利用, 植被覆盖使得土壤湿度更适合于群落的发展, 微生物群落的发展反过来又有利于植物群落的发展。

4 结论与讨论

兴安落叶松林土壤微生物在种类上, 经传统培养方法, 分离鉴定到真菌 20 属, 以青霉属和头孢属为优势属; 细菌 24 属, 以短杆菌属、芽孢杆菌属、棒杆菌属、微球菌属为主; 放线菌中链霉菌属 6 个

类群, 白色类群、黄色类群为优势类群。土壤中细菌占绝对优势, 分离到的真菌与放线菌的菌株数相差不大。细菌在兴安落叶松林枯枝落叶的分解过程中起主要作用。

土壤微生物群落受土壤质地、特性、温湿度、酸碱度、矿物质和有机质含量、植物根系分泌物、根系脱落物、植物残体的质量和凋落时间等多种因素的影响^[6,16-21]。土壤微生物多样性与活性的保持是森林土壤生态系统健康和稳定的基础^[22-23]。结果表明, 兴安落叶松林不同样地土壤微生物种群构成和优势种群不同。如杜香-落叶松林微生物种群结构较丰富, 分离到的优势微生物数量较多, 而柴桦-落叶松林未分离到优势细菌和真菌。这与湛方栋等^[23]试验结果有一定差异, 表明不同林地土壤微生物种群区系的组成存在差异。5个样地均分离到芽孢杆菌属菌株, 湛方栋等认为芽孢杆菌为土壤典型的发酵类型微生物, 它对环境条件变化反应迅速, 生长很快, 其数量变化代表了微生物数量随有机物质供应而发生的变化^[15,24]。

兴安落叶松林不同样地的土壤中, 细菌、放线菌、真菌的物种多样性指标的变化呈现出较大的差异性和复杂性。杜香-落叶松林、草类-落叶松林、柴桦-落叶松林分布于原始林, 光照充足, 外界干扰少, 土壤结构比较稳定, 枯枝落叶积累多, 水分涵养好, 适合微生物生长, 所以土壤微生物的类群多, 土壤相对较肥沃。从整体看, 兴安落叶松林土壤质量高, 微生物种类多, 土壤结构稳定, 有利于植物的生长。

参 考 文 献

- [1] Louise MD, Gwyn SG, John H, *et al.* Management influences on soil microbial communities and their function in botanically diverse hay meadows of northern England and Wales. *Soil Biol Biochem*, 2000, **32**(2): 253-263.
- [2] 蔡燕飞, 廖宗文. 土壤微生物生态学研究方法进展. 土壤与环境, 2002, **11**(2): 167-171.
- [3] Rogers BF, Tate I. Temporal analysis of the soil microbial community along a toposequence in pineland soil. *Soil Biol Biochem*, 2002, **33**(10): 1389-1401.
- [4] Grayston SJ, Prescott CE. Microbial communities in forest floors under four tree species in coastal British Columbia. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, **37**(6): 1157-1167.
- [5] 王少昆, 赵学勇, 左小安, 等. 科尔沁沙地植物萌动期不同类型沙丘土壤微生物区系特征. 中国沙漠, 2008, **28**(4): 696-700.
- [6] Humphries JA, Ashe AMH, Smiley JA, *et al.* Microbial

- community structure and trichloroethylene degradation in ground water. *Canadian Journal of Microbiology*, 2005, **51**(6): 433-440.
- [7] 臧蕾, 张宗舟, 蔺海明. 白水江自然保护区土壤霉菌数量及物种多样性分析. 甘肃农业大学学报, 2006, **41**(5): 100-104.
- [8] Lal R, Reddy MV. Soil management and soil biotic processes. Management of tropical agroecosystems and the beneficial soil biota, 1999: 67-81.
- [9] Wasaki J, Rothe A, Kania A, *et al.* Root exudation, phosphorus acquisition and microbial diversity in the rhizosphere of white lupine as affected by phosphorus supply and atmospheric carbon dioxide concentration. *Journal of Environmental Quality*, 2005, **34**(6): 2157-2167.
- [10] 中国科学院南京土壤研究所微生物室. 土壤微生物研究法. 北京: 科学出版社, 1985: 54-59.
- [11] 东秀珠, 蔡妙英. 常见细菌系统鉴定手册. 北京: 科学出版社, 2001.
- [12] 戴芳澜. 真菌的形态和分类. 北京: 科学出版社, 1987.
- [13] 魏景超. 真菌鉴定手册. 上海: 上海科学技术出版社, 1979.
- [14] 阎逊初. 放线菌的分类和鉴定. 北京: 科学出版社, 1992.
- [15] 吕德国, 于翠, 杜国栋, 等. 樱桃属(*Cerasus*)植物根围微生物多样性. 生态学报, 2008, **28**(8): 3882-3889.
- [16] Sall SN, Masse D, Ndour NYB, *et al.* Does cropping modify the decomposition function and the diversity of the soil microbial community of tropical fallow soil? *Applied Soil Ecology*, 2006(31): 211-219.
- [17] Garbeva P, Van Veen JA, Van Elsas JD. Microbial diversity in soil selection of microbial populations by plant and soil type and implications for soil suppressiveness. *Annual Review of Phytopathology*, 2004(42): 243-270.
- [18] Griffiths BS, Hallett PD, Kuan HL, *et al.* Functional resilience of soil microbial communities depends on both soil structure and microbial community composition. *Biol Fertil Soils*, 2008(44): 745-754.
- [19] Inselsbacher E, Ripka K, Klaubauf S, *et al.* A cost-effective high-throughput microcosm system for studying nitrogen dynamics at the plant-microbe-soil interface. *Plant Soil*, 2009(317): 293-307.
- [20] Alf Ekblad, Anders Nordgren. Is growth of soil microorganisms in boreal forests limited by carbon or nitrogen availability? *Plant and Soil*, 2002(242): 115-122.
- [21] Katharine M Batten, Kate M Scow, Kendi F Davies, *et al.* Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands. *Biological Invasions*, 2006(8): 217-230.
- [22] Kirk JL, Beaudette LA, Hart M, *et al.* Methods of studying soil microbial diversity. *Journal of Microbiological Methods*, 2004(58): 169-188.
- [23] Bekwe AM, Kennedy AC, Frohne PS, *et al.* Microbial diversity along a transect of agronomic zone. *FEMS Microbiology Ecology*, 2002(39): 183-191.
- [24] 湛方栋, 陆引罡, 美国经, 等. 烤烟根际微生物群落结构及其动态变化的研究. 土壤学报, 2005, **42**(3): 488-494.