

# 土壤微生物生态学及其实验技术

姚槐应 黄昌勇 等 编著

科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书概述了土壤微生物生态学的基本理论、研究进展及其实验技术。主要包括三部分内容：第一部分是土壤微生物生态学基础，介绍土壤微生物生态学的基本概念、微生物与生物地球化学循环、微生物与环境污染以及土壤微生物的生态特征指标；第二部分是土壤微生物生态学应用，主要结合作者近十年来的研究工作，介绍微生物生态学在农业和环境方面的应用；第三部分是土壤微生物生态学实验技术，除介绍部分传统的微生物生态学研究方法外，较系统地归纳整理了近年来国际上广泛应用的土壤微生物生态学研究的新方法、新技术。

本书可以作为高等院校和科研院所土壤学、生态学、微生物学、环境科学等学科研究生的辅助教材，也可以作为土壤微生物生态学教学和相关研究人员的参考用书。

### 图书在版编目(CIP)数据

土壤微生物生态学及其实验技术/姚槐应,黄昌勇等编著. —北京:科学出版社,2006

ISBN 7-03-017430-5

I. 土… II. ①姚…②黄… III. 土壤微生物学:土壤生态学-实验  
IV. S154.36-33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 062722 号

责任编辑:朱海燕 韩 鹏 李久进 沈晓晶/责任校对:钟 洋

责任印制:钱玉芬/封面设计:王 浩

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2006年8月第一版 开本:787×1092 1/16

2006年8月第一次印刷 印张:13 1/2

印数:1—1 500 字数:299 000

定价:36.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

# 《土壤微生物生态学及其实验技术》编委会

主 编 姚槐应 黄昌勇

编 委 (以姓氏笔画为序)

吕镇梅 刘岳燕 陈保冬 姚槐应

黄昌勇 葛超荣 滕 应 薛 冬

# 前 言

在地球表面，形形色色的陆地生态系统是现代生态学研究的核心内容。陆地生态系统是由以绿色植物（生产者）、动物（消费者）为主要组分的地上部亚系统和以土壤微生物（分解者）为主体的地下部亚系统组成的。它们在空间上彼此分开、各自独立，在结构和功能上相互联系、相互依存、相互作用，这种相互间的调节和反馈机制维持并支撑着整个陆地生态系统自身的平衡和稳定性。相对而言，由于地上部的动植物生产与人类的生产活动关系更直接、更贴近，因此，以地上部动植物为主要研究对象的植物生态学、动物生态学等学科的研究发展迅速，并从 20 世纪六七十年代后，开始超常速的发展。而地下部亚系统——土壤微生物生态学的研究起步较晚，并且进展缓慢。

土壤微生物生态学是土壤学、微生物学和生态学相互渗透、结合而形成的一门新型边缘学科，具有明显的学科交叉性。在土壤中居住的数量巨大、种类繁多的微生物是土壤中最活跃的生物活体，它们几乎参与土壤中的一切生物和生物化学反应，在陆地生态系统中担负着生态系统平衡的“稳定器”，环境污染的“净化器”，土壤养分有效化的“转换器”和碳、氮、磷、硫循环的“调节器”等，是生物地球化学循环的原动力。所以，土壤微生物学奠基人 Winogradsky 指出：土壤微生物学的基本问题本质上是生态学问题。

随着科学技术的发展，特别是全球生态环境问题的日益严峻，科学家对地下部土壤微生物生态在整个陆地生态系统中的作用和影响给予了越来越多的关注。在过去的几十年中，一方面生态学分支学科如雨后春笋般相继问世，微生物生态学的相关书籍也已有几种版本；另一方面生物学技术的突飞猛进，已成功地使土壤微生物研究走出实验室的纯培养，并且能对自然土壤进行直接测定，这些背景大大推动了土壤微生物生态学的发展。然而，至今土壤微生物生态学专著仍十分少见，在国内还是一个空白，基于此，我们将近十年来的研究工作进行总结，通过精心考量编著此书，目的是对研究成果做一小结，同时希望能推动土壤微生物生态学的研究并对从事相关领域的研究人员有所帮助。本书除绪论外，共分三部分，第一部分是土壤微生物生态学基础，主要介绍土壤微生物生态学的基本概念、微生物与生物地球化学循环、微生物与环境污染以及土壤微生物的生态特征指标。第二部分是土壤微生物生态学的应用，主要结合我们近十年来在这方面的研究工作，介绍微生物生态学在农业和环境方面的应用。第三部分是土壤微生物生态学的实验技术，除介绍部分传统的微生物生态学研究方法外，较系统地归纳整理了近年来国际上广泛应用的土壤微生物生态学研究的新方法、新技术，其中大部分实验技术在我们以往的研究中已得到应用和验证。因此，本书不仅可以作为高等院校和科研院所土壤学、生态学、微生物学、环境科学等学科研究生的辅助教材，也可以作为土壤微生物生态学教学和相关研究人员的参考用书。

本书绪论由黄昌勇教授撰写，其余各章以姚槐应副教授为主撰写，其中陈保冬博士参加编写了第 9 章第 3 节，吕镇梅博士参加编写了第 10 章的第 1、2 节及部分实验技

术，滕应博士参加编写了第 10 章的第 1、4 节，葛超荣讲师和刘岳燕、薛冬研究生也参加了本书实验技术部分的整理编写工作。最后，全书由黄昌勇教授统稿、定稿。

在本书的编写过程中，我们参考了大量文献资料，但本书只列出了主要参考文献，特此说明，并向所有作者一并致以衷心的感谢。最后，感谢国家自然科学基金项目（编号 40371063、30200164、40171045）的连续资助。由于编者水平有限，难免有遗漏和错误之处，希望广大读者和同行批评指正，以利今后进一步修改提高。

编 者

2005 年 10 月于杭州

# 目 录

## 前言

## 绪 论

第 1 章 陆地生态系统与陆地生态系统中的土壤和土壤微生物	3
1.1 陆地生态系统	3
1.2 土壤	4
1.3 土壤微生物	5
第 2 章 土壤微生物生态在农业和环境中的重要意义	7
2.1 地上部和地下部亚系统	7
2.2 捕食食物链与腐食食物链	7
2.3 养分循环	8
2.4 生物降解	9
第 3 章 土壤微生物生态学的形成、内容和研究方法	10
3.1 形成	10
3.2 定义和研究内容	11
3.3 研究方法	12

## 第一部分 土壤微生物生态学基础

第 4 章 土壤微生物生态学的基本概念	15
4.1 环境与生态位	15
4.2 生态系统的概念	16
4.2.1 生物圈与生态系统	16
4.2.2 能量流与物质循环	17
4.2.3 生态平衡	19
4.3 生物群落的概念	20
4.3.1 群落及其演替	20
4.3.2 生物多样性与群落稳定性	21
第 5 章 微生物在土壤环境中的分布及其相互作用	24
5.1 微生物在土壤环境中的分布	24
5.1.1 微生物生长的土壤环境条件	24
5.1.2 微生物的地理分布	25
5.2 微生物与生物环境之间的相互作用	26
5.2.1 竞争关系	26
5.2.2 互生关系	27

5.2.3	共生关系	27
5.2.4	拮抗关系	28
5.2.5	捕食关系	28
5.2.6	寄生关系	29
<b>第 6 章</b>	<b>微生物与生物地球化学循环</b>	<b>31</b>
6.1	微生物与碳素循环	31
6.1.1	碳素循环概述	31
6.1.2	微生物与 CO <sub>2</sub> 固定	32
6.1.3	微生物与有机质分解	33
6.2	微生物与氮素循环	33
6.2.1	氮素循环概述	33
6.2.2	生物固氮	34
6.2.3	氨化作用	35
6.2.4	氮化合物的生物同化作用	36
6.2.5	硝化作用	36
6.2.6	异化硝酸盐还原	36
6.3	微生物与磷素循环	37
6.3.1	磷素循环概述	37
6.3.2	有机磷的矿化作用	38
6.3.3	难溶性磷化合物的溶解	38
6.3.4	磷的微生物同化作用	39
6.4	微生物与硫素循环	39
6.4.1	硫素循环概述	39
6.4.2	同化硫酸盐还原	40
6.4.3	脱硫作用	40
6.4.4	硫氧化作用	41
6.4.5	异化硫酸盐还原作用	41
<b>第 7 章</b>	<b>微生物与环境污染</b>	<b>42</b>
7.1	微生物形成的污染物	42
7.1.1	环境中的病原微生物	42
7.1.2	微生物代谢产物污染	44
7.1.3	水体富营养化	46
7.2	污染物的微生物降解及转化	47
7.2.1	有机污染物的微生物降解	47
7.2.2	重金属污染物的微生物转化	50
<b>第 8 章</b>	<b>土壤微生物的生物量、多样性和活性</b>	<b>52</b>
8.1	微生物生物量	52
8.1.1	微生物生物量的概念	52
8.1.2	微生物生物量的测定	52

8.1.3	微生物生物量的周转	54
8.1.4	微生物生物量的生态学意义	55
8.2	微生物种类及多样性	57
8.2.1	土壤微生物的种类	57
8.2.2	微生物多样性的概念	60
8.2.3	微生物多样性的测定	60
8.2.4	微生物多样性的生态学意义	61
8.3	微生物活性	62
8.3.1	呼吸作用	62
8.3.2	土壤酶	63
8.3.3	能量代谢	66

## 第二部分 土壤微生物生态学应用

<b>第9章</b>	<b>土壤微生物生态学在农业中的应用</b>	71
9.1	微生物生态与土壤质量	71
9.1.1	微生物生物量与土壤肥力评价	71
9.1.2	土壤微生物多样性与利用方式和肥力水平	73
9.1.3	土壤酶和土壤肥力评价	77
9.1.4	微生物肥料	79
9.2	根际微生物生态	80
9.2.1	根际效应与根际微生物	80
9.2.2	根际微生物技术	83
9.3	菌根真菌与植物生长	84
9.3.1	菌根概述	84
9.3.2	丛枝菌根真菌与植物矿质营养	87
9.3.3	菌根真菌与植物抗逆性	90
9.3.4	菌根真菌与生态系统稳定性	93
9.4	微生物生态与作物生态防治	97
9.4.1	病原微生物与其生态功能	97
9.4.2	生物入侵与土壤微生物生态	98
9.4.3	作物土传病原菌的生态防治	99
<b>第10章</b>	<b>土壤微生物生态学在环境中的应用</b>	102
10.1	土壤微生物生态与环境质量	102
10.1.1	农药污染	102
10.1.2	重金属污染	105
10.1.3	温室效应	108
10.2	土壤有机污染物的微生物生态修复	111
10.2.1	原位生物修复	111
10.2.2	异位生物修复	116



10.2.3	植物微生物联合修复	116
10.3	固体废弃物的微生物生态处理技术	117
10.3.1	堆肥	117
10.3.2	沼气发酵	118
10.3.3	蘑菇种植	119
10.4	矿区复垦与微生物生态恢复	119
10.4.1	矿区土壤微生物生态特征	120
10.4.2	矿区土壤微生物生态恢复	122

### 第三部分 土壤微生物生态学实验技术

<b>第 11 章</b>	<b>土壤微生物生态学实验基础</b>	129
11.1	土壤样品的采集和处理	129
11.1.1	土壤样品的采集	129
11.1.2	土壤样品的处理和储存	129
11.2	土壤微生物的分离、培养和保藏	130
11.2.1	培养基	130
11.2.2	培养方法	133
11.2.3	接种与分离方法	134
11.2.4	微生物的保藏	134
11.3	土壤微生物生态学实验的数据处理	135
11.3.1	群落多样性指数	135
11.3.2	群落聚类和排序	136
11.3.3	分子系统发育树的构建	137
<b>第 12 章</b>	<b>土壤微生物数量和生物量的测定</b>	138
12.1	土壤微生物直接观察法	138
12.2	土壤微生物活菌测数法	139
12.2.1	平板培养计数法	139
12.2.2	稀释培养计数 (MPN) 法 (最近似值法计数)	140
12.3	土壤微生物生物量测定	143
12.3.1	三磷酸腺苷法	143
12.3.2	底物诱导呼吸法 (SIR)	144
12.3.3	氯仿熏蒸法 (旱地土壤)	144
12.3.4	氯仿熏蒸法 (淹水土壤)	147
12.3.5	总磷脂脂肪酸法	148
<b>第 13 章</b>	<b>土壤微生物种类与多样性的测定</b>	150
13.1	微生物的分类鉴定	150
13.1.1	形态学检查	150
13.1.2	生物化学反应法鉴定	152
13.1.3	免疫血清鉴定	152

13.1.4	分子生物学检测	155
13.1.5	微生物种类的自动化鉴定	156
13.2	微生物类群与物质转化	160
13.2.1	纤维素分解菌	160
13.2.2	氨化细菌、硝化细菌和反硝化细菌	161
13.2.3	沼气发酵过程中的主要细菌类群	164
13.3	碳素利用法分析土壤微生物功能多样性	165
13.3.1	不同 pH 值碳素利用微平板的制作	165
13.3.2	Biolog 法	166
13.4	磷脂脂肪酸 (PLFA) 法分析土壤微生物结构多样性	169
13.5	核酸分析法研究土壤微生物遗传物质多样性	171
13.5.1	DNA 的 G+C 含量分析	171
13.5.2	荧光原位杂交	171
13.5.3	16S rDNA 的 PCR-DGGE 分析	172
13.5.4	随机扩增多态性 DNA (RAPD) 分析	175
13.5.5	16S rDNA 克隆文库的建立和 RFLP 分析	176
13.5.6	核酸-稳定性同位素 (SIP) 技术	178
<b>第 14 章</b>	<b>土壤微生物活性及其表征的测定</b>	<b>179</b>
14.1	土壤微生物活性与物质转化的测定	179
14.1.1	纤维素分解作用	179
14.1.2	土壤呼吸作用	180
14.1.3	有机酸的测定	181
14.1.4	甲烷形成活性	182
14.1.5	土壤氮素净矿化和净硝化速率	182
14.1.6	土壤硝化势	183
14.1.7	土壤氮素总矿化与总硝化速率	184
14.1.8	土壤全酚的测定	185
14.2	土壤酶活性测定	186
14.2.1	蔗糖酶	186
14.2.2	脱氢酶	187
14.2.3	脲酶	188
14.2.4	固氮酶	189
14.2.5	蛋白酶	190
14.2.6	磷酸酶	190
	<b>主要参考文献</b>	<b>192</b>

# 绪 论

# 第 1 章 陆地生态系统与陆地生态系统中的土壤和土壤微生物

## 1.1 陆地生态系统

生态系统又称生态系 (ecosystem), 其概念是由英国植物生态学家 Tansley 在 1935 年提出的。所谓生态系统是指生物 (动物、植物和微生物) 和它们生存环境构成的自然集合体, 可简单地表述为: 生态系统 = 生物群落 + 非生物环境。这一概念有着丰富的内涵, 至少需要从下面几个方面加深理解: 其一, 生物与环境是相互依存、不可分割的, 即在一定时间和空间范围内, 生物群落与非生物环境通过能量流动和物质循环形成一个相互影响、相互作用并有自动调节功能的有机整体。其二, 包含了从微观 (细胞、分子) 到宏观 (全球各种大小尺度) 的生物多样性。其范围大小和边界没有严格的限制, 例如小可以是一个池塘或一个单独的土壤剖面或某一植物的根圈; 大可以将一个地区或一个国家、甚至整个“生物圈”作为一个生态系统。在地球表面, 由于生物的千差万别和地理环境的复杂多变, 在生物与环境之间存在着各种各样的功能组合, 因此生态系统是一个功能单位, 其大小范围可根据研究对象而划分, 而不是根据生物学上的分类单位而划分。目前, 有人对生态系统进行分类尝试, 如按环境性质划分为水域生态系统和陆地生态系统等; 按人类对生态系统影响分为自然、半自然和人工生态系统等。但至今尚无一个统一的分类原则和被广泛接受的分类标准。其三, 具有相对的稳定性。自然生态系统几乎都属于开放系统, 它是生物物种和群落在长时间进化过程中与环境之间相互适应的产物, 在一定范围内具有抗拒生物与环境之间变化的能力, 这种调节反馈功能使生态系统能保持自身平衡, 是使生态系统具有一定稳定性的机理。但是生态系统的稳定性是有限的, 当环境的变化超过了生物所能承受的限度时, 生态系统的稳定就受到破坏, 造成生态系统平衡失调, 甚至出现生态危机。一切自然灾害和违背生态系统规律的人类活动是导致平衡失调的根本原因。因而, 正确处理好人与自然的关系、在追求经济利益的同时注意生态效应是保持生态系统结构和功能稳定性的重要途径。

生态系统概念提出后, 很快引起包括经济、社会学科在内的多学科科学家的兴趣, 并得到广泛应用, 极大地推动了生态学的发展, 从 20 世纪六七十年代开始逐渐成为现代生态学的研究中心, 其中, 陆地生态系统的研究进展尤为显著。地球陆地表面由于地理环境的复杂性, 如受经纬度、海拔、气候、土壤、地形地貌等多种因素的影响, 陆地生态系统总是形形色色的, 但地球上的所有生物 (动物、植物和微生物) 都是以土壤和大气为生存介质的。因此, 陆地生态系统实际上是由绿色植物 (生产者)、动物 (消费者) 为主要组成成分的地上部亚系统和以土壤微生物 (分解者) 为主体的地下部亚系统组成的。绿色植物 (生产者) 截获太阳辐射能, 通过光合作用转化为化学能, 将无机物转化为有机物。通常把植物、藻类和发光细菌等自养型生物通过光合作用直接制造有机物质的过程称为初级生产 (primary production)。动物 (消费者) 不能将无机物转化为

有机物，它们通过直接或间接消耗植物有机物来制造动物有机物，属于异养生物。在初级产品的消耗过程中，食草动物以植物有机物为食源，食肉动物又以食草动物为食源，使能量和物质获得重新分配，这种再生产过程又称次级生产（secondary production）。地下部亚系统的土壤微生物则主要充当分解者的角色，其作用正好与绿色植物的光合作用相反：将动植物在初级生产和次级生产中的残体、有机废弃物分解还原为简单的无机物，使之重新为植物所利用，重新参与生物循环。地上部亚系统与地下部亚系统就这样处在相互依存、相互制约、相互作用和相互改造之中，沿着特定的途径进行着物质循环和能量流动，以维持陆地生态系统的代谢过程及相对稳定性。

## 1.2 土 壤

土壤是地壳表面的岩石风化体及其搬运沉积体在环境因素综合作用下而形成的，包含多介质、多组分物质，是具有独特结构和功能的复杂历史自然体。在陆地生态系统中，土壤是陆地生态系统的基本单元，具有土壤-水-植物（SWP）系统的整体性；同时，它又是陆地生态系统的一个独立子系统，是生物与环境间进行物质和能量交换的活跃场所。

所谓土壤环境因素，在这里指的是自然环境因素和人为作用因素的总和。著名的成土因素学说创始人、俄国科学家 Докучаев 把自然因素概括为：气候（climate）、生物（organism）、地形（relief）、母质（parent material）和时间（time）。之后，美国土壤学家 Jenny 将成土因素分析应用到生态系统研究中，将五大成土因素视为生态系统中独立的状态函数，提出了“土壤形成因素-函数”的概念，即： $s = f(cl, o, r, p, t, \dots)$ ，式中： $s$ 表示土壤； $cl, o, r, p, t$ 分别表示气候（降水、光、热等）、生物、地形、母质和时间。陆地生态系统中的土壤可以解读为：起始态地形和母质，接受气候和生物输入量，经过长时间平衡过程发育形成。Jenny 把这一函数式称为“clorpt”公式，并将它作为土壤的同义词，这就使成土因素学说以及土壤与其所处自然环境因素的相互作用原理显得更加深入浅出、更加明晰和便于理解。而另一方面，自从人类进行生产活动以来，土壤不仅成为人类满足物质需求、获取生活资料的基地，而且成为从事农业劳动的生产资料，人类的生活、生产广泛深刻地影响着土壤，所以土壤又是人类劳动的产物。

土壤的“多介质、多组分”是指土壤组分不是单一的固相体系，也不能从严格意义上划分为单一的固、液、气三相，而是由固、液、气三相按一定比例结合，并包含种类繁多的无机、有机化合物的多介质、多界面、多组分及非均质的复合体系。对多组分、多介质的理解至少需要明确以下两点：①土壤固、液、气三相介质均具有自身的组成和性质。土壤固相是由直径为几毫米到小于  $0.1\mu\text{m}$  不同大小的原生和次生矿物及无定形氧化物的无机颗粒，大分子腐殖物质胡敏酸、富啡酸和胡敏素等为主体的有机物质及土壤生物活体组成，它们构成了土壤多孔结构的基础骨架。土壤液相（水）和气相（空气）则存在于不同形状和大小孔径的土壤孔隙之中。土壤水实为土壤溶液，其中含有多种可溶性有机和无机化合物，是地上部植物和地下部微生物营养的直接来源。土壤空气所含的气体组成与近地表大气组成种类相似，但土壤空气中的水汽、 $\text{O}_2$ 、 $\text{CO}_2$ 、 $\text{NO}_x$ （氧化氮）、 $\text{CH}_4$ （甲烷）以及其他气体含量的相对比例与大气中相比则有很大差别。

②土壤固相物质、土壤水（溶液）和土壤空气三者之间始终处于相互作用、动态变化之中，土壤中发生的一系列物理、化学和生物过程包括生物和非生物物质在土壤中输入与输出、合成与分解、迁移与转化、积累与损失等都是土壤固、液、气三相间，尤其在三相界面上进行的，土壤的多介质、多组分特性使土壤成为生态系统中物质与能量交换最活跃的场所。

土壤具有独特的结构和功能。从生态学观点看，土壤不仅仅是植物生长的介质，其本身实际上是由生物和非生物构成的结构体。在生态系统中，结构是存在于生态系统中的生物种类、数量和所占空间的关系，同时也包括各种无机物及有机残体的数量和它们的分布状况。土壤生物主要有土壤微生物、土著动物和高等植物（植根于土壤），它们占据一定的空间范围，而且在水平和垂直方向上具有一定的分异和组合规律。非生物无机环境指前面叙述的自然成土因子（状态因子），主要包括光照、热量、水分、空气、矿物质和腐殖质及营养物质等。生态系统功能是指物质交换和能量转化性能，即物质和能量向土壤的输入，在土体内的转化、循环或储存速度，以及物质和能量向外界的输出。输入土壤的能量主要直接来源于太阳辐射或大气辐射的光、热能，也可以少部分来自地热或间接来自生物、沉积物等储存的潜能。输入土壤的物质包括水分、空气、矿物质、有机质和生物体等，主要来自地下水、灌溉水、大气、母岩、有机残体及生活在土壤中的微生物、动物和植物。输入土壤中的能量和物质在土壤内部尤其在土壤固、液、气、生界面上进行一系列的反应，其中大部分能量和物质转变为潜能或新物质储存在土体内部，如有机物转化形成腐殖质、矿物质转化形成次生黏粒矿物以新“物质”存在于土体中，另外一部分能量与物质则以次生质态向外界环境输出。

综上所述，在陆地生态系统中，土壤不仅仅是系统的基本单位，而且是陆地生态系统中一个相对独立的子系统，即土壤生态系统。土壤随陆地生态系统的发展而演变，土壤的演化又影响到整个陆地生态系统的变化，土壤是陆地生态系统的基础。

### 1.3 土壤微生物

土壤微生物是土壤生命活体的主要组成部分。从最初定植于土壤母质上的蓝绿藻开始，直到土壤肥力的形成，土壤微生物参与了土壤发生发育的全过程。同时，土壤又是微生物生长发育的最佳环境，土壤中一系列的物理、化学性质，如土壤矿物质-有机质胶体、土壤水分、空气、温度、土壤结构、孔度、养分、土壤 pH 值和 Eh 值等均深刻影响着土壤微生物的种群类型、生物活性、存在状态和分布特性。土壤微生物一般特征如下。

#### 1. 类群繁多

人类培养和利用的微生物已达数万种，但这仅仅是地球环境中极小的一部分。在地球环境中微生物的类群复杂、种类繁多。从形态特征看，常见的微生物有细菌、放线菌、蓝细菌、光合细菌、古细菌、真菌、藻类和原生动物，以及病毒、噬菌体。可概括为细胞型微生物和非细胞型微生物，病毒和噬菌体是非细胞型，其他均属细胞型。根据碳源和能量的来源，微生物可分为光能自养型（无机营养型）、光能异养型（有机营养型）、化能自养型和化能异养型，藻类和部分细菌属自养型，大部分细菌及全部霉菌、

酵母都属异养型。根据呼吸作用即最终电子受体的不同，又可分为好氧微生物、厌氧微生物、兼性厌氧微生物，以分子氧作为最终质子受体的有氧呼吸是好氧和兼性厌氧微生物进行的生物氧化方式。

陆地生态系统中的土壤因其类型多样性、物质复杂性、时空变异性和营养丰富性等特点，与相对均一的水、大气介质比较，土壤微生物类群无疑比水和大气中更复杂、更具多样性，几乎包罗了地球表面系统全部微生物类群。土壤是微生物最丰富的基因库，具有极大的开发潜力。

## 2. 数量巨大

微生物的繁殖方式大多数是以简单的细胞分裂完成的，在适宜条件下，十几分钟或几小时就可繁殖一代。土壤中微生物的数量巨大。在 10g 的肥沃土壤中，仅细菌数量就可能比全球人口的总数还多。1kg 土壤中可能含 5000 亿个细菌、约 100 亿个放线菌、近 10 亿个真菌，土居原生动物也可达 5 亿个。土壤微生物是地球地表下数量最巨大的生命形式。然而，土壤中可培养的微生物一般只占总数的 0.1%~1%，最多不超过 10%。随着分子生物学技术的不断渗透，不经过传统培养、直接从土壤中提取 DNA 的方法已开始应用于土壤微生物研究中。

## 3. 分布复杂

土壤是成土母质、气候、地形和生物因子综合作用下随时间不断变化的连续体。土壤中一系列非生物性质如土壤结构、土壤空气、土壤水、pH 值和 Eh 值、土壤温度等都不同程度地影响土壤微生物的生存和反应，并且由于土壤中各种因子很少是单独起作用的，从而多因子的影响更为复杂。因此，从宏观的区域土壤到单个土体、直到微观的土壤微团体，其微生物的分布有很大差异。就区域土壤类型而言，我国土壤的微生物总数一般为：黑钙土 > 棕壤 > 灰壤 > 水稻土 > 砖红壤。就土壤剖面而言，耕作土壤一般 A 层（表层）的总数较高，随土层深度增加，B、C 层数量减少。而对于另一些土壤如森林土壤、草原土壤等，可能出现完全不同的分布，即有时 B 层高而 A 层低。土壤团聚体是矿质-有机胶体颗粒的空间排列，具有多级孔性和大小孔隙兼备特性。直径小于 0.25mm 的称为微团聚体，0.25~10mm 称为团聚体。团聚体的内外条件不同，微生物分布也不一样，直径为几微米的小孔径充满着水分，一般适合细菌生活，而真菌则适合在更大的孔隙中生活。此外，不同耕作管理、季节变化等均影响土壤微生物的分布，其季节变化受温度、水分、有机质矿化、地上植物生长等综合作用的影响，冬季气温低，微生物数量可能明显下降，随春季气温回升其数量迅速增加。

## 4. 功能多样

微生物的代谢功能极其多样。凡是自然界中存在的有机物，一般都能被微生物分解利用。在土壤中，微生物是参与碳、氮、磷、硫等元素转化的主要驱动力，对土壤植物生态系统中的物质循环和能量流通起着决定作用。同时，土壤微生物又是降解、代谢和转化各种环境污染物的主要承担者，微生物结构和功能的易变异特性还为许多人工合成有机物的降解提供了实现的基础。

## 第 2 章 土壤微生物生态在农业和环境中的重要意义

### 2.1 地上部和地下部亚系统

陆地生态系统是由植物、动物为主体的地上部亚系统和土壤微生物为主体的地下部亚系统组成的。地上部的植物、动物和地下部的土壤微生物分别充当生产者（植物）、消费者（动物）和分解者（土壤微生物）的角色。生产者和消费者为分解者提供有机碳源；反过来，分解者通过破碎、分解还原进入土壤中的植物残体和动物排泄物，控制土壤养分对植物的有效供给，影响地上部植物生长和群落构成。

那么，在陆地生态系统中，地上部亚系统通过何种途径影响地下部土壤微生物，地下部土壤微生物又如何作用于地上部亚系统，地上、地下的生物多样性是怎样联系和反馈的，它们之间的联系和反馈又怎样影响生态系统稳定性和全球变化？这些涉及生态学理论和应用的问题是研究的焦点。

地上部与地下部亚系统之间存在相互依存、相互作用的关系。这种作用可能是直接或间接的，也可能是正效应或负效应，主要取决于地上植物的种类与地下土壤微生物的种群。现已证明，由于地上部植物种类不同，造成进入土壤有机质的数量和质量差异，进而影响地下部土壤微生物的群落组成。对于不同草本或树种的植物群落，其地下土壤微生物种类及代谢过程明显不同。地上部和地下部亚系统在空间上虽是彼此分开、各自独立的，但它们之间通过植物根系连接起来，沟通了地上与地下亚系统的物质、能量和信息流，形成一个由植物-土壤-土壤微生物组成的特殊“生境”——根际土壤微区，在这里进行着一系列的物理、化学和生物化学反应，是地上与地下系统相互反馈最活跃和敏感的区域。

地上部与地下部亚系统相互联系的观点为研究陆地生态系统开拓了一个新的视点，人们传统上只关注地上部亚系统，现在已越来越清晰地认识到两个亚系统是相互反馈、共同影响生态系统的组成和生态过程。例如生物入侵是威胁生态环境安全、生物多样性的一个大生态难题，人们往往强调生物入侵与地上部生态因子的关系，如被入侵地缺少自然天敌等，很少去研究探索其与土壤微生物之间的关系。新的研究表明，生物入侵能否成功很大程度上与土壤微生物有密切的关系。土壤微生物可通过各种途径，如病原体的作用、菌根真菌的互利共生、促进养分循环等对植物产生积极或消极的影响，使地上部植物与根际微生物间产生截然相反的动态反馈过程。当入侵植物根际聚集有益微生物如菌根真菌、固氮菌等时，正反馈发生，导致当地（被入侵地）群落多样性的丧失。相反，当入侵植物根际积累病原菌时，负反馈发生，抑制外界生物入侵。

### 2.2 捕食食物链与腐食食物链

在生态系统中，生产者所固定的能量与物质（初级生产量）通过一系列取食和被取



食的关系传递，各种生物按其食性关系排列成相互制约的链状顺序称为食物链（food chain）。生产者的初级生产量一般以两种途径被异养生物利用。以草食动物吃植物的活体开始，然后次一级消费者——食肉动物又以食草动物为食，这种排列顺序称捕食食物链。土壤动物和微生物从吃初级和次级生产中的动植物尸体（残体）或排泄物开始，即动植物残体最初经过土壤无脊椎动物、原生动物的破碎穿插，然后由微生物分解构成的食物链称腐食食物链。一个消费者（或分解者）不只吃一种食物，而一种食物又可能被不同种消费者所食。这样，许多食物链又能互相连接形成一种错综复杂的网状结构，称为食物网（food web）。食物链与食物网显示了生态系统中物种和物种间复杂的营养关系。目前，对食物链的定量研究难度较大，尤其对腐食食物链的定量测定更不容易，因而，腐食食物链常被误认为不重要。而实际上，草食动物对植物叶片的取食量，在森林中通常不足百分之几，而在气候湿润的森林和草原群落中，一年的纯生产量的90%以上要通过腐食食物链流过，由此可见腐食食物链的重要性。如果没有腐食食物链的存在，动植物尸体（残体）将会在地球陆地表面堆积成山，物质不能循环，生态系统将被毁灭。陆地生态系统中，腐食食物链的主要场所是土壤，并需多种土壤动物、微生物参与才能完成。

## 2.3 养分循环

养分是维持生物生命周期所必需的物质基础，它们在生物代谢过程中起着不可替代的作用。组成生物体的化学元素，如碳、氢、氧、氮、磷、硫、钾、钙、镁及微量元素主要由土壤提供，其次也来源于水和空气。然而，土壤及水、气环境中的养分元素的储存量毕竟是有限的，而生命的延续和发展是无穷尽的。在自然界，这对阻碍生物进化的矛盾是通过养分及其物质循环转化而化解的。

在土壤环境中，土壤养分可以被反复地循环和利用，典型的循环过程包括：① 生物从土壤吸收养分元素；② 生物残体和尸体归还土壤；③ 在土壤微生物作用下，分解生物残体，释放养分进入土壤；④ 释放的养分再次被生物吸收利用。可见，土壤生态系统是养分循环的重要基地，其实质包括地上部植物为主的吸收转化作用和以地下部土壤微生物为主的分解还原作用，二者相互联系、相互制约，构成一个复杂的生物地球化学循环。

土壤微生物是土壤养分循环的推动力。土壤中的一系列过程以碳氮循环为中心，包括腐殖物质的形成，木质素、纤维素、糖类物质的分解，有机氮的矿化、硝化和反硝化作用，生物固氮作用，有机磷、硫的转化等。虽存在纯的化学过程，但大部分反应是在微生物及其酶作用下完成的。参与作用的微生物可能是专性的或非专性的，反应途径可能是单向的或多向的，作用环境可能是稳定的或多变的。土壤微生物一直在挖掘有机物中C—H键的能量，调控着土壤有机化合物的转化及养分的释放。尽管有关土壤微生物与有机碳、氮转化作用的关系已进行过大量的研究，在总结土壤微生物研究工作时，Harmsen及Van Schreven指出：“有机氮在土壤中矿化作用的总过程研究实际上在1953年前已完成，奇怪的是许多研究者仍认为值得花费时间来研究这些已经解决的问题。”笔者认为这是因为碳氮转化关系因环境因子而异，需针对土壤类型而定，微生物

在碳氮转化作用中的具体过程及基本原理仍不清楚。

养分循环一直受到土壤及农业科学工作者的极大关注。土壤的生物成土作用、土壤肥力的实质、废弃物的再生资源化、农产品的高产优质等都与养分循环有着不可分割的联系。现代农业已不能只关心最大限度的产出，而无视对生态系统风险的影响。因此，“养分循环”又是重大的生态环境问题，温室气体效应、水体富营养化、土地退化、全球气候变化等都直接或间接与养分循环有关。

## 2.4 生物降解

有机化合物在微生物及生物酶作用下，经过一系列的生物化学反应转化成结构较简单的化合物的过程称为生物降解（biodegradation）。这一概念包括了两层含义：一是有机物彻底分解，最终转化为  $\text{H}_2\text{O}$ 、 $\text{CO}_2$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$ 、 $\text{NH}_3$  等无机物的过程称为完全降解或终极降解（ultimate biodegradation）；二是有机物分子结构发生某些变化生成新化合物的过程，实质上为生物转化（bioconversion）。生物转化易引起歧义和混乱，容易使人产生误解，例如杀虫剂 DDT 转化为 DDD、DDE 等相关化合物，有人认为 DDT 降解了（母体 DDT 已消失），而有人认为没有降解（因为其基本骨架并没有改变）。

生物降解是一个复杂的生物化学过程。微生物区系、有机物类型和分子结构、营养条件及环境条件等均对降解产生不同的影响，即使是同一种物质，由于环境条件不同其降解过程和产物往往存在很大的差异。目前认为生物降解的主要机理是矿化作用（mineralization）和共代谢作用（cometabolism）。前者为终极降解，最终产物为水和二氧化碳。后者指微生物不能利用目标基质（如难降解有机物）作为碳源或能源，而利用存在于介质中的其他有机物作碳源或能源，使该目标基质发生转化作用。通常情况下，共代谢不能被彻底降解，而是对难降解有机物进行了修饰和转化。在环境中，大多数有机污染物是通过共代谢作用被降解的，能被完全矿化的有机污染物很少。

随着越来越多（种类和数量）的异源有机化学物质进入土壤，土壤的持久性污染及其有机化学物质的去向是人们十分关注的问题。因为这些物质正持续地加剧危害生态系统和人类健康的风险。目前已经明确，土壤可通过吸附、钝化、老化、固定和降解作用对这些化学物质进行解毒。然而，彻底解除毒害可能要依赖于微生物的降解作用。目前，对杀虫剂和各种异源化学物质在土壤中的生物降解研究已取得了一定的进展，例如，已发现三氯乙烯（TCE）能被土壤中的好氧微生物降解，它是一种能利用甲烷作为能源和碳源的微生物。这种微生物不仅能在特殊基质生长，并能由此而产生特殊的生态位，能帮助分解一系列有机异源化合物。可见，降解微生物生态学基础及应用研究具有广阔的发展前景。

## 第 3 章 土壤微生物生态学的形成、内容和研究方法

### 3.1 形 成

土壤微生物生态学是土壤学、微生物学和生态学相互渗透、结合而产生的一门新兴的边缘学科。它的学科性质具有鲜明的多学科交叉性，并与母体学科土壤学、微生物学和生态学一样承担基础和应用研究的双重学科任务。

19 世纪中、后期是学科发展的黄金时期，土壤学、微生物学和生态学都在这个时期前后应运而生。在这个时期，它们之间虽然相互碰撞，但基本上按各自的学科轨迹发展。例如，1840 年德国化学家 Liebig 提出了著名的“矿质营养学说”，这是对土壤学与植物营养学的一个重大贡献，但他认为从有机肥料分解到糖的发酵，乃至一切化学变化都没有微生物的参与。直到 19 世纪 80 年代，现代土壤学奠基人俄国自然科学家 Докучаев 提出土壤是由气候、生物、地形和时间、母质综合作用下形成的“成土因素”学说，确立了土壤学作为一门独立的学科。但这里提及的生物也主要关注地上部的植物，没有充分认识到地下部微生物的作用。法国著名微生物学家 Pasteur 早在 1857 年就发现乳酸发酵是由微生物引起的，并提示微生物对有机质分解起重要作用，甚至认为硝化作用是由细菌推动的。这一发现，无疑对当时土壤植物营养学科中盛行的“矿质营养”学说有直接的撞击，但 Pasteur 也并没有将他的研究同土壤微生物直接联系。到了 19 世纪末和 20 世纪初，土壤学和微生物学才真正开始融合，如 1890 年俄国科学家 Winogradsky 从土壤中分离获得硝化细菌的纯培养，1893 年又发现厌气性固氮菌；1898 年波兰科学家 Prazmowski 发表了关于根瘤共生固氮的报告；1901 年荷兰学者 Beijerinck 成功从土壤中分离出了自生固氮菌。之后，一些经典的土壤微生物学专著相继出版，如 Waksman (1927) 的《土壤微生物学原理》，Winogradsky (1949) 的《土壤微生物学：问题和方法》等，这些专著充分阐述了土壤微生物与土壤肥力和植物营养的关系，为土壤中植物营养元素循环提供了理论依据。在当时，土壤学科也充分吸收了微生物学的研究成果，如著名土壤学家 Williams 和 Russell 提出微生物区系因不同土壤类型而有本质上的区别，并充分反映在他们的《土壤学》和《土壤条件和植物生长》等优秀著作中。从此，土壤微生物学与土壤地理、土壤化学一样，确立了土壤学分支学科地位。

生态学作为一个学科名词，是德国博物学家 Haeckel 于 1866 年在其所著《普通生物形态学》一书中首先提出的。作为生态学的原始思想，也在 19 世纪后半期与土壤学、微生物学引起碰撞。Докучаев 的“成土因素”学说，无疑是用生态学的理念来分析土壤形成的经典。但是，生态学、土壤学和微生物学相互间的学科渗透、结合要比土壤学与微生物学的融合晚。这是因为，一方面，生态学直到 20 世纪后才成为一门独立的学科；另一方面，在 20 世纪上半期，虽然土壤学、微生物学与生态学有了进一步的交叉，如美国著名土壤学家 Jenny 于 1941 年出版的《土壤形成因子》一书中就包含了 Tansley

的生态系统思想，Winogradsky 也曾提出：“土壤微生物学的基本问题本质上是生态学问题”，但由于这时期生态学本身正处在渐进发展之中，还不可能形成土壤微生物生态学分支学科。

自 20 世纪 60 年代以来，由于工业革命的负面效应，人类对生物圈的干扰和影响的认识不断加深，全球面临着人口、粮食、资源、能源、环境的危机和挑战，人们逐渐认识到人类的生存与赖以生存的生态环境息息相关。于是，环境科学、生态学获得了超常速的发展。生态学甚至超越了生物学范畴，渗透到地学、农学、医学、经济学及人文科学等各个学科领域。在这一背景下，土壤学家提出了陆地生态系统中的土壤科学新概念。著名土壤学家 Jenny 于 1983 年出版了世界生态学丛书《土壤资源·起源与性状》，重点阐述了状态因子在土壤生态系统中的作用。许多土壤学家、微生物学家则从生态学角度研究土壤微生物与环境间的动力学关系。学科交叉研究十分活跃，报道土壤微生物学及土壤微生物生态学的杂志达数十种，美国土壤学会《土壤学会会刊》有微生物学的专门标题“土壤微生物学和生物化学”；1967 年出版了《土壤生物化学》五卷系列丛书；1969 年创发了新的国际性杂志《土壤生物与生物化学》；1985 出版了名为《土壤生物和土壤肥力》的新刊物。《微生物生态学》(Campbell 1977)、《土壤微生物生态学》(石沢修一等 1977)、《微生物生态：原理及其应用》(Atlas 1987)、《土壤微生物生态：农业和环境中的应用》(Metting 1993)、《土壤微生物生态与植物生长》(Davet 2004) 等著作相继问世。

### 3.2 定义和研究内容

在陆地生态系统中，土壤不只是植物生长的介质及非生物环境，也是地球陆地表层最具活力的生命系统。土壤中栖息的微生物种类繁多、数量巨大，它们参与了土壤及整个陆地生态系统发育、演变的全过程。土壤微生物生态学是研究土壤微生物与其所处土壤环境之间相互关系和作用规律的科学。这个定义是由生态学定义衍生而来的，二者没有实质性的差异，不同的是对研究对象做出了具体界定，这里“微生物”指生活在土壤中的微生物，包括细菌、放线菌、真菌、土壤藻类和土壤原生动物等；“环境”则包括土壤基本理化性质如土壤团聚体、容重、土壤电荷性质、土壤 pH 值和 Eh 值，及其成土因子如光照、热量、降水、地形、母岩组成的非生物环境，也包括土壤中所有土壤生物群落成员在内的土壤微生物和植根于土壤中的植物根系等生物环境。所以，土壤微生物生活的生态环境可以是微观的，即一个微生境如土壤微团聚体、根际微域等；也可以是宏观的，即一个区域甚至整个陆地生态系统。由于微生物的比表面积远远大于动物和植物，环境因子可与之充分作用，微生物对温度、光、pH 值、有机和无机营养、水及二氧化碳等更敏感，比同一环境下的动、植物适应性更强，因而起着更重要的作用。

土壤微生物生态学以土壤自然体作为研究对象，探索生活在土壤中的微生物的生态行为和特性。微生物个体小、数量大、种类多、代谢功能多样化、特异性强等特点，决定了土壤微生物对于土壤生态系统及整个陆地生态系统的平衡起着决定作用。另一方面，由于微生物生命周期短、繁殖快、易变异、分布广等原因，能够表现出与环境的充分作用，并能很好地适应和修饰环境，可用于监测、保护、净化及修复被污染和破坏的

环境。因此，土壤微生物生态学研究的主要目的是充分利用及发掘现有和新建的微生物资源，解决资源匮乏、能源短缺等问题，促进生态系统良性循环，并为农业可持续发展及环境污染问题提供生态学理论基础、方法和技术。针对土壤微生物生态的内涵，其主要研究内容至少应包括以下几点：

(1) 探索土壤微生物在土壤宏观环境和微观环境中的分布及生活规律。从土壤宏观环境而言，土壤是陆地生态系统的重要组成部分，地球陆地表面的土壤分布着不同的生态类型，如森林生态系统、草地生态系统、荒漠生态系统和农业生态系统等。从微观环境而言，微生物分布在土壤团聚体内外、根际界面等微域中。对于不同的环境，其中土壤微生物的种类、群落结构、生活特性、作用功能及活动规律有着各自的特点，研究它们可为开发利用微生物资源提供基础。

(2) 探索微生物在土壤生态系统中的结构、功能，以及碳、氮等营养物质在土壤-植物-微生物系统中循环、转化作用机理；调控土壤养分的有效释放、保存、供给和维持陆地生态系统的稳定性。

(3) 探索土壤微生物在污染物处理、降解和土壤修复等方面的作用和机理。利用土壤微生物对污染环境进行综合治理，或利用生物技术改造微生物，增强对外源污染物的降解和转化。

(4) 探索土壤微生物与植物、动物以及土壤微生物内部之间的共生、互生、寄生、拮抗关系，从而调控、促进它们的互利双赢。

### 3.3 研究方法

土壤是一个多介质、多组分构成的复杂自然体。土壤的宏观类型和微观结构都相当复杂，并且许多是未知的。在自然土壤条件下，各类土壤微生物的组成和活动及其引起的生物化学过程又是相互交替、相互影响、错综复杂的。因此，对于土壤微生物生态学的发展，研究方法在某种意义上来说是一个瓶颈。一开始人们对土壤微生物的研究主要依赖于微生物的富集培养和分离、显微镜和平板计数等传统方法，这些方法通常能有目的地分析和研究土壤中某些类型的微生物，对研究土壤微生物生态起着不可或缺的作用。然而，土壤中可培养的微生物一般只占总数的很小一部分，这些传统方法显然难以反映土壤微生物群落的演变及其作用机制。20世纪70年代以来，氯仿熏蒸法的创立极大地推动了土壤微生物生态研究，该方法测定的土壤微生物生物量虽不能对所有微生物逐个进行分析和研究，但能有效揭示土壤生态系统中微生物在物质循环和能量流通中所起的作用，对研究土壤碳、氮、磷、硫等养分的周转循环具有十分重要的意义，已被国内外学者广泛应用。近年来，随着分子生物学技术的不断渗透，一些新兴的测试技术相继引入土壤微生物生态研究，如碳素利用（Biolog）法和磷酸酯脂肪酸（PLFA）法、16S rDNA、核酸-稳定性同位素等方法的发展和创新，进一步推动了人们对土壤微生物生态的全面系统研究。

第一部分 土壤微生物  
生态学基础

## 第4章 土壤微生物生态学的基本概念

### 4.1 环境与生态位

环境 (environment) 是一个相对的概念, 有大小之分, 大到整个宇宙, 小至基本粒子。环境这个概念既是相对的, 又是具体的, 即相对每个具体主体及研究对象而言, 环境都有其特定的内涵, 环境内涵的认识和界定, 是生态系统边界划分的重要内容。对于具体生物群落而言, 环境是指某一特定生物体或生物群落体以外的空间, 以及直接或间接影响该生物体或生物群落体生存的全部因素总和。环境构成中包括许多物理和化学的因素, 如光、温度、水分、气候、土壤以及许多化学物质等, 这些统称为非生物因素。构成环境的另一类是生物因素, 包括植物、动物和微生物。所有非生物因素和生物因素错综复杂地交织在一起, 构成生物赖以生活的环境。

每种生物都有自己特定的分布区, 这是由这个地区的温度、水分、气候、地形以及其他生物等各种生态因子综合作用的结果, 即环境的整体作用。其中个别因子称为环境因子或环境因素, 它是从整体中分离出来的个别单位。在合适的栖息地中, 各种环境因子都能满足生物生长、繁殖和活动等需要。但是, 一种环境因子对每种生物的作用是不相同的。同时, 每种生物对各种环境因子也有不同的适应范围。生境 (habitat) 是指生物个体、种群和群落所在的具体地段环境, 也就是在环境中的一定范围的空间, 也可简单地理解为生物生活的地方。微生物体形微小, 大多不能为我们肉眼所见, 但它们却存在于环境中, 因此在考察它们所处的生存环境时, 必须十分注意对微生境 (microhabitat) 的分析。例如, 一个土壤团或一条细小的植物根表面, 可能存在着多种多样的微生物。每种微生境往往只适合某些种类微生物的生长, 不同的微生境相应地生长着不同类型的微生物, 在土壤微团聚体表面可能发育着好氧微生物, 而在其内部则可能生长着厌氧微生物。微生境内部微生物群落也是始终发生演替和变化的, 随着微生境内部物理、化学等条件的改变, 某些微生物可能会大量繁殖, 而有些微生物则可能会停止生长, 甚至消亡。

在生态学中, 另一个有关环境的概念是生态位 (niche), 它的范围要比生境更大一些。生态位不仅指生物生存的空间范围, 而且包括生物在这一生境内的活动、功能、作用以及与其他生物的相互作用。目前, 有关生态位的定义和解释很多。综合来看, 最具有代表性的有空间生态位 (Grinnel 1917)、功能生态位 (Elton 1927) 和多维超体积生态位 (Hutchinson 1957) 3种。空间生态位在具体描述时运用了微生境、非生物因子、资源和被捕食者等环境中的限制性因子, 并强调了物种的生理功能和行为对这些因子的适应性, 但忽略或未充分注意到生物对其他生物潜在的影响。功能生态位强调的是生物对其存在的生态环境的影响, 强调生态位的营养概念, 如认为因为北极狐和非洲鬣狗吃相似的东西, 所以它们具有相同的生态位。多维超体积生态位偏重的则是对环境资源的需求, 比空间生态位、功能生态位更能反映生态位的本质含义, 但没有明确地把

生物对环境的影响作为生态位的成分。一般而言，土著的（autochthonous）微生物在特定的生境中有很大的适应性和竞争力，因而，占领着生态系内的微生物可利用环境的生态位，而外来的（allochthonous）微生物是指那些自然的或人为的偶然进入微生物群落的过客，它们有的很快消失，有的则通过对不同环境因素的适应存活和定居下来，逐渐占据所进入的生态系统的生态位。

## 4.2 生态系统的概念

### 4.2.1 生物圈与生态系统

生物圈（biosphere）是指地球表面全部生物以及和它们相关的自然环境的总称。生物圈将大气圈、水圈、岩圈、土壤圈连接成有机整体，它是自然界能量转化以及物质循环的活动中心，只有在生物圈的范围内，人类得以生产，人类社会得以发展。生物圈覆盖地球的范围较广，向上可达海拔近万米的山地，向下可至深海的弱光区以下。然而在生物圈的不同空间内，生物种类的多少、密度的大小和活动能力的强弱是不同的。地面以上、水面以下各 100m 的范围内，阳光比较集中，绿色植物能够繁茂生长，直接或间接依靠植物生活的动物、微生物也能频繁活动，这个范围称为活跃生物圈。一般来说，活跃生物圈是地球上生物的主要分布区。特别是覆盖地球陆地表面、厚度约为一至数米的土壤是动植物和微生物最活跃的场所，又称生命层。在活跃生物圈内生物种类多，群聚度高，活动能力强。这一范围，也是农业生物生命活动所能适应的最大范围。距地表以上 100m~9km、地表以下 100m~11km 的范围称为泛生物圈。在这个范围内，因受缺少液态水、少氧、高压等条件的限制，生物的种类、数量和活动能力随空中高度和 underwater 深度的加大而减少或减弱。在泛生物圈外，如地面 9~23km 的高空，仅能找到少量处于休眠状态的微生物孢子。

生态系统（ecosystem）是生物圈的组成部分与基本单元，它的范围可大可小，小至动物有机体内消化道中的微生物系统，大至各大洲的森林、荒漠等生物群落，甚至整个地球上的生物圈或生态圈，其范围和边界随研究问题的特征而定。生态系统是指在一定空间中共同栖居的所有生物（及生物群落）与其环境之间由于不断地进行物质循环和能量流动而形成的统一整体。它由生物群落和非生物环境条件两部分组成。生物群落包括动物、植物和微生物。环境条件包括物理因素及化学因素，诸如水、热、声、光、空气、有机物、无机物等。生物群落与非生物环境彼此之间相互依存、相互制约，构成一个有机的生态系统。

在生态系统中，根据生物在物质循环中的作用，可以把生物群落分为生产者、消费者和分解者。生产者是指能利用无机物制造有机物的自养生物，主要是绿色植物，也包括一些蓝绿藻、光合细菌及化能合成细菌。它们都能将环境中的无机物合成有机物，并把环境中的能量以化学能的形式固定到有机体内。消费者是指直接或间接利用绿色植物有机物作为食物源的异养生物，主要是指动物和寄生性生物。分解者又称还原者，主要为细菌、真菌等微生物，也包括某些营腐生生活的原生动物。它们利用动植物残体等各种有机物，将其矿化分解，使物质以其最简单的无机物状态释放，归还于环境。图 4-1



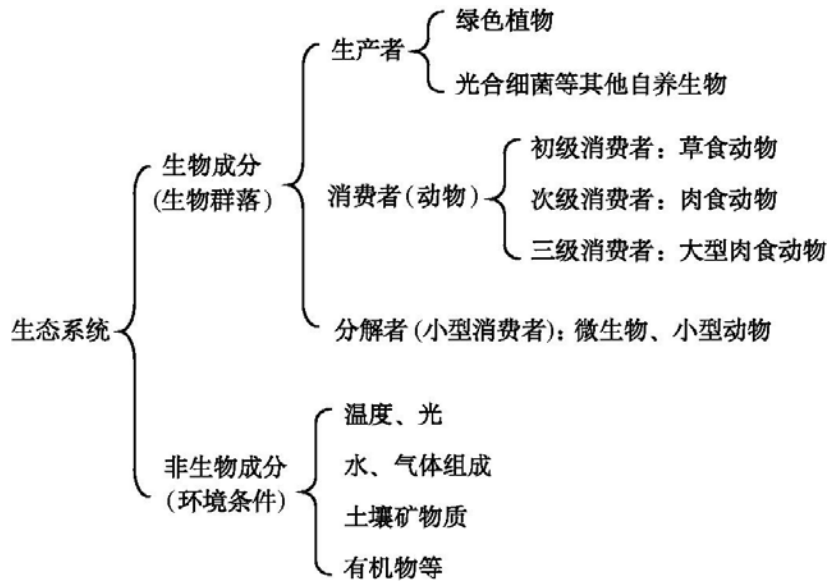


图 4-1 生态系统的结构和组成

代表了生态系统的组成和结构。

#### 4.2.2 能量流与物质循环

生物圈中生物所利用的能源归根结底都来源于太阳能。太阳能将能量供给植物、藻类和光合细菌等进行光合作用，合成有机物，光能被转化为化学能而被储存在植物体内。接着，草食动物以植物为生，其中部分能量被草食动物在呼吸中消耗掉，其余部分以有机质形式储藏为化学能。其后，草食动物为肉食动物所利用，部分能量被动物在合成自身有机体时所利用。生物体死亡后，又被微生物分解，所释放出来的能量供微生物代谢利用。这样，能量通过生态系统从一种生物传递给另一种生物，形成了能量流 (energy flow)。

在生态系统中，能量是以食物的形式从一种生物转至另一种生物，即通过食物链 (food chain) 来传递的。生态系统中的能量在沿着捕食食物链的传递过程中，每从一个环节到另一个环节，能量大约要损失 90%，也就是能量转化效率大约只有 10%。因此，生态系统中的能量沿着食物链传递几次后就所剩无几了 (图 4-2)，食物链一般都很短，通常只有 4 或 5 个环节构成，很少超过 6 个环节。生态系统中这种不可逆转的单向流每前进一步，都要消耗大量的能量，都会有能量以热能形式消耗掉。所以，通过各营养层的能量流动总量由低到高排列，就成为一个金字塔形，这种金字塔称为能量金字塔 (pyramid of energy)，或者称生产力金字塔。金字塔的底层是绿色植物，它的生产能力最大，草食动物其次，肉食动物最小。在食物链的循环过程中，微生物担负着至关重要的角色。在利用太阳能方面，除绿色植物外，还有一些自养微生物，如藻类、蓝细菌和光合细菌，同样可以利用光能合成自身物质，并且有助于植物进行光合作用。更为重要的是，微生物能把有机残体分解为无机物，同时在分解过程中储存一部分能量。微生物供能、耗能和储能的这种机能在自然界维持生态系统平衡中有着十分重要的意义。

生态系统中的物质循环又称为生物地球化学循环 (biogeochemical cycling)，它也是生态系统重要的功能之一。生态系统的存在和发展不仅需要能量，也需要各种物质。

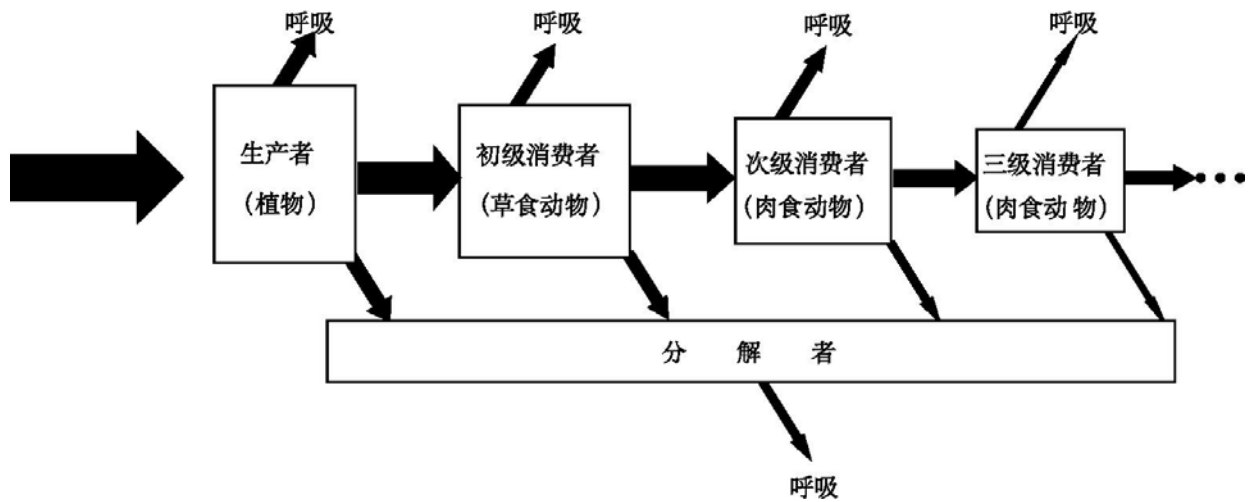


图 4-2 生态系统中的能量流通 (国庆喜等 2004)

自然界的各种化学元素被植物吸收，而从环境进入了生物界，并沿着生物之间的营养关系而流通，然后随排泄物和尸体的分解又回到环境中去，如此周而复始，循环不息，称为生物地球化学循环。不断地进行着的物质循环是生物圈得以维持的重要条件，而在这一系列的物质循环中，微生物同样起着不可忽视的作用。

生物地球化学循环可以用库 (pool) 和流通率 (flux rate) 两个概念加以描述。库是由存在于生态系统某些生物或非生物成分中一定数量的某种化学物质所构成的，如在一个土壤-植物生态系统中，土壤中磷的含量可以看成是一个库，植物中的磷含量是第二个库。这些库借助有关物质在库与库之间的转移而彼此相互联系。物质在生态系统单位面积 (或单位体积) 和单位时间的移动量就称为流通率。营养物质在生态系统各个库之间的流通量和输入输出生态系统的流通量可以有多种表达方法。为了便于测量和使其模式化，流通量通常用单位时间单位面积 (或单位体积) 内通过的营养物质的绝对值来表达，为了表示一个特定的流通过程对有关各库的相对重要性，用周转速率 (turnover rate) 和周转时间 (turnover time) 来表示更为方便。周转速率就是出入一个库的流通率除以该库中的营养物质总量，即： $\text{周转速率} = \text{流通率} / \text{库中营养物质总量}$ 。周转时间就是库中的营养物质总量除以流通率，即： $\text{周转时间} = \text{库中营养物质总量} / \text{流通率}$ 。周转时间表达了移动库中全部营养物质所需要的时间。周转速率越大，周转时间就越短。

因为能量是储存在有机分子键内，当能量通过呼吸过程被释放出来用以做功的时候，该有机化合物就被分解并以较简单的物质形式重新释放到环境中去，所以，能量流动和物质循环是同时进行的。它们都是借助于生物之间的取食过程而进行的，两者相互依存不可分割。正是能量流动和物质循环这两个基本过程使生态系统各个营养级之间和各种成分之间组织成为一个完整的功能单位。一方面，物质作为能量的载体，使能量沿着食物链而逐步转移，成为能量流。另一方面，能量作为动力，促使物质循环，否则，物质长期存在于自然环境而不能进入生物界形成循环，生命也将终止。当然，能量流动和物质循环的性质是明显不同的，能量流经生态系统最终以热的形式消散，能量流动是单方向的，因此生态系统必须不断地从外界获得能量。而物质的流动是循环式的，各种物质都能以可被植物利用的形式重返环境。

### 4.2.3 生态平衡

生态平衡 (ecological balance) 是指生态系统通过发育和调节所达到的一种稳定状况, 它包括结构的稳定、功能的稳定和能量输入、输出的稳定。生态平衡是一种动态平衡, 因为能量流动和物质循环总在不断地进行, 生物个体也在不断地进行更新。生态系统之所以得以平衡, 是因为生态系统具有反馈机制, 能够自动调节并维持固有的功能。通常情况下, 生态系统总是朝着种类多样化、结构复杂化和功能完善化的方向发展, 直到生态系统达到相对稳定为止。

当生态系统达到动态平衡的最稳定状态时, 它能够保持较高的生物生产率, 并能在很大程度上克服和消除外来的干扰, 保持自身的稳定性和正常功能。但生态系统稳定性是有限度的, 超越了生态阈限, 自行调节能力的降低或丧失就会导致一系列连锁反应: 各生物群落的种类和数量减少, 各生物群落间的数量比例失调, 能量流动和物质循环发生障碍, 整个生态系统平衡失调。破坏生态平衡的因素包括自然因素和人为因素。自然因素包括火山爆发、地震、泥石流、海啸、大气环境变迁等, 自然因素所造成生态平衡的破坏, 多数是局部的、短暂的、偶发的, 也常常是可以恢复的。与此对照的是, 由于人类违背生态规律的生产活动和对资源的掠夺性开发经营, 如滥伐森林、过度放牧、过量施用化肥和农药、任意排放工业“三废”等, 造成了森林破坏、草场退化、沙尘暴严重、水体富营养化、生物多样性降低等严重的生态危机, 导致局部地区甚至整个生物圈结构和功能失衡, 从而威胁到人类的生存。

美国曾从 1984 年起在亚利桑那州建立了“生物圈 2 号”实验基地 (图 4-3)。它原本是被设计用来研究将来在火星上建立自给生态系统的生物圈。在“生物圈 2 号”内有土壤、水源、空气及多种多样的动植物和微生物, 它是在几乎密封的情况下, 模拟地球环境的实验室。科学家们希望它能提供足够的食物、水和空气, 供 8 名进入“生物圈 2 号”工作的研究人员生活两年。然而, 科学家们发现“生物圈 2 号”内的空气越来越



图 4-3 “生物圈 2 号”外观 (Qsailing 2005)

差，氧气越来越少，二氧化碳浓度升高后导致了疲劳和失眠，后来有两位科学家不得不依靠氧气筒睡觉。原有的 25 种小动物中有 19 种灭绝；为植物传播花粉的昆虫全部死亡，植物也无法繁殖。科学家们探讨了试验的失败原因：自然界不同于人工控制系统，大而全的设计导致了顾此失彼。“生物圈 2 号”内的土壤均来自一个地方，不像地球那样不同地带有不同的土壤类型。细菌在分解土壤中大量有机质的过程中，耗费了大量的氧气；而细菌所释放出的二氧化碳经过化学作用，被“生物圈 2 号”的混凝土墙所吸收，又打破了循环。模拟的各类生态系统的空间分布格局及大小比例不合理。地球上的生态系统内的生物间关系很复杂，目前人类还未全面了解生物间的协调性。通过“生物圈 2 号”实验的失败，人类应保持对自然的敬畏，如果人类想要生存下去，那么，尽力确保生物圈的自我调节机制处于其固有的功能状态，就应该是人类最基本的职责。

人类是大自然的改造者，理所当然的应是大自然的保护者，我们必须认识到整个人类赖以生存的自然界和生物圈是一个高度复杂的、具有自我调节功能的生态系统，保持这个生态系统结构和功能的稳定是人类生存和发展的基础。因此，人类活动在考虑经济效益的同时，必须兼顾生态效益，重视对自然资源的合理利用和生态环境的保护。

## 4.3 生物群落的概念

### 4.3.1 群落及其演替

在自然界，很难见到任何生物种群单独群集在一起而孤立存在，它们必然和其他生物紧密联系在一起。生物群落（community）就是指在一定时间里生活在同一地区的各种生物种群相互结合所形成的一种结构单元，各种生物种群应包括植物、动物和微生物。群落的特征是有一定的生物种群组成和具有相互依赖性。无论群落是一个独立单元，还是连续系列中的片段，由于群落中生物的相互作用，群落绝不是其组成物种的简单相加，而是一定地段上生物与环境相互作用的一个整体。

由各种植物、动物、微生物共同构成的生物群落，是生态系统的核心，表面上看群落是由生物种群所构成的松散结合的结构单元。其实，在其内部存在极为复杂的相互关系，生物之间的物质循环和能量流动使它呈现出一定的组成和结构。微生物是生物群落的重要成员。生活在土壤中或水中的微生物包括细菌、放线菌、真菌、显微藻类、原生动物等。对于一个特定的群落，微生物常常和植物、动物紧密联系在一起。在微生物内部，也必然是有些种类微生物成为优势或亚优势种，而另一些种类微生物是伴生种或偶见种。

生物群落无时无刻不在波动变化中。当群落经过一定发展历史时期及生存条件的改变后，群落组成及其环境向一定方向发生有顺序的发展变化，这种变化称为群落的演替（succession）。演替是群落长期变化积累的结果，主要标志是群落在物种组成上发生质的变化，即优势种或全部物种的变化。群落演替是指由一种类型转变为另一种类型的顺序过程，或者说在一定空间范围内一个群落被另一个群落所替代的过程。在典型的演替中，群落内的种群不断变化，冰岛沿海的瑟尔塞岛（Surtsey）是火山爆发所形成的一个新岛屿，提供了一个极好的演替（图 4-4）例证。瑟尔塞岛于 1963 年火山爆发时首次

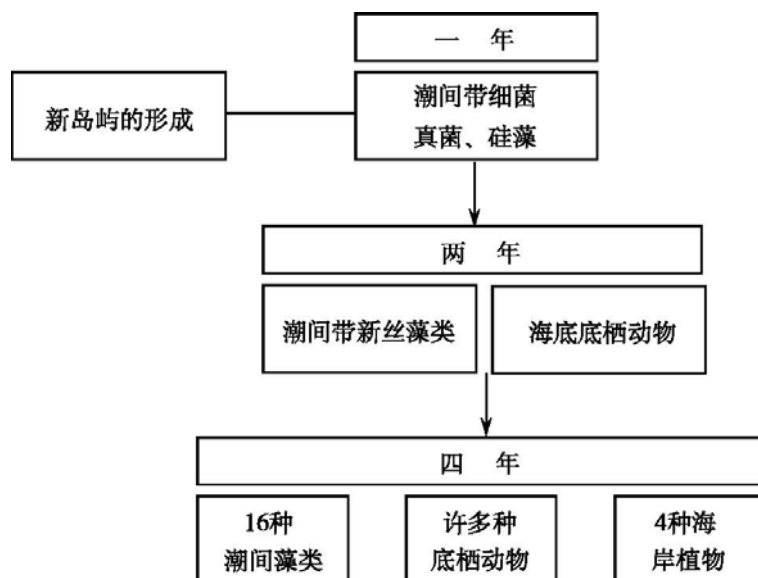


图 4-4 瑟尔塞火山岛上导致生物定居的生态演替系列（许光辉等 1991）

出现。6 个月后，微生物（主要是细菌和真菌）侵入潮间带。到 1965 年，丝状绿藻中的尾藻属（*Urospora*）开始在高潮线地带生长。两年后，14 种海生动物侵入潮间带。4 年后，16 种藻类在其中着生。海鸟的粪便提供了有机物和植物的种子，最后长出植物群落。

生物演替的发展有一定的规律性，通常是由生物的营养性质不同所决定的，往往是自养型生物在先，异养型生物在后。同时，生物演替还受生物适应能力、气候、土壤等因素的影响。一般来说，群落的演替都经过迁移、定居、群聚、竞争、反应、稳定 6 个阶段。到达稳定阶段的群落，就是与当地气候条件保持协调和平衡的群落，这是演替的终点，这个终点就称为演替顶级。这种群落能持久地保持稳定，与其所处的环境条件维持平衡。从进化观点看，生态演替自然发展的主要趋向并不在于生产率的不断增加，而是群落内生物种类相互协调和共存，保持相对的平衡。当然，也有一些生态系统永远不出现演替顶级状态，如港湾的潮水引起潮汐现象，因而在这种地区难以形成发育成熟的复杂生态系统。

#### 4.3.2 生物多样性与群落稳定性

生物多样性（biodiversity）是生物及其与环境形成的生态复合体，以及与此相关的各种生态过程的总和。它包括动物、植物、微生物和它们所拥有的遗传物质，以及与生存环境形成的复杂的生态系统。生物多样性是人类赖以生存的基础，也是一个内涵十分广泛的重要概念，包括多个层次和水平。一般来说，生物多样性可以从 3 个层次来描述，即遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性。遗传多样性是指所有生物个体中所包含的各种遗传物质和遗传信息变异，它既包括了不同种群的基因变异，也包括了同一种群内的基因差异。物种多样性是指物种水平的生物多样性，是从分类学、系统学和生物地理学角度研究一定区域内物种的状况。物种多样性的现状、形成、演化和维持机制是物种多样性的主要研究内容。生态系统多样性是指生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样性以及生态系统内生境差异、生态过程变化的多样性，其中生物群落的多样性

主要指群落的组成、结构和演替等方面的多样化。群落的多样性与物种的丰富度及物种的均匀度密切相关，群落内组成物种越丰富，物种均匀度越大，则多样性越大。

生物多样性是一种宝贵的自然资源，是人类赖以生存的物质基础。从生物多样性的3种类型来考虑，无论是哪种类型的生物多样性受到损失，都会破坏生态平衡。如果一个生态系统遭到破坏，所有与之相适应的生物都可能遭到破坏；如果一个物种消失，其他所有与之相互作用的物种也可能随之消亡；如果这个物种是科学家所说的“基础”物种，它更是整个生态系统生存的依托；如果某个基因库消失或减少，那么就有可能使物种适应生存环境变化的基因消失。生物多样性的重要性还体现在它能为人类带来数不清的直接的或间接的益处。地球上的各类植物为我们提供了呼吸的空气；动植物为我们提供了食物；微生物为我们净化饮水、循环废物及抑制有害生物。农业依赖野生植物的遗传多样性来改良作物。工业需要从野生生物那里获取原材料。生物多样性对医学的贡献也很大，许多处方药品都是从野生物种中提取的，而且基于野生生物的新的医疗方法仍在不断被开发出来。在环境生态方面，大量人工合成的有机物都依赖特种微生物去降解转化。

正常情况下，微生物群落能与它们的环境相适应，由于微生物之间以及微生物与其他生物之间的相互作用，大多数生态系统维持着高水平的微生物多样性。我国的微生物资源十分丰富，但由于研究力量和资金的限制，目前我国对微生物的分离、培养和保藏工作跟实际需要还有很大距离，已知的种类与实际存在的巨大微生物物种资源很不相称。

测定生物多样性的指数很多，如 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Whittaker 指数等。实际测量群落内生物多样性最常用的指数是 Shannon-Wiener 指数 ( $H$ )，其计算公式如下：

$$H = - \sum (n_i / N) \ln(n_i / N)$$

式中： $n_i$  为第  $i$  个种的个体数； $N$  为群落中所有物种的个体总数。

上式也可表示成：

$$H = - \sum p_i \ln(p_i)$$

式中： $p_i = n_i / N$ ，表示第  $i$  个种的相对多度。

Shannon-Wiener 指数来源于信息理论。它的计算公式表明，群落中生物种类增多代表了群落的复杂程度增高，即  $H$  值愈大，群落所含的信息量愈大。

群落稳定性 (community stability) 是指群落在一定时间过程中维持物种相互结合及各物种数量关系的能力，以及在受到扰动的情況下恢复到原来平衡状态的能力。一般来说，复杂结合的群落与高度的生物多样性是旺盛生态系统的特征。当一个群落有很多物种，而且每个种的个体比较均匀地分布时，物种之间就形成了比较复杂的相互关系，这种群落对于环境因素引起的波动有较强的反馈机制。并且，多样性高的群落，食物链和食物网往往更加复杂，群落内部能量流动的途径也更多一些，如果某一条途径受到干扰堵塞不通时，就有可能通过其他途径得以解决。因此，多样性高的群落相对比较稳定。当然生物多样性与群落多样性的这种关系并不是绝对的，一些生态学家 (Gardner *et al.* 1970; May *et al.* 1976) 甚至提出截然相反的观点，认为生物群落的多样性将导致生