

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

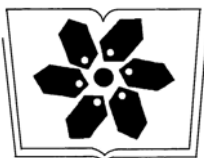
Acta Ecologica Sinica



第34卷 第3期 Vol.34 No.3 **2014**

中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 34 卷 第 3 期 2014 年 2 月 (半月刊)

目次

前沿理论与学科综述

- 灾后生态恢复评价研究进展 刘孝富,王文杰,李京,等 (527)
- 基于生态能量视角的我国小水电可持续性分析 庞明月,张力小,王长波 (537)

个体与基础生态

- 北部湾北部海域夏季微型浮游动物对浮游植物的摄食压力 马璐,曹文清,张文静,等 (546)
- 鲶鱼和胡子鲶的两性异形与雌性个体生育力 樊晓丽,林植华,丁先龙,等 (555)
- 环境温度对白头鹇代谢产热和蒸发失水的影响 林琳,曹梦婷,胡益林,等 (564)
- 灌溉对沙拐枣幼苗生长及氮素利用的影响 黄彩变,曾凡江,雷加强,等 (572)
- PAHs 污染土壤植物修复对酶活性的影响 朱凡,洪湘琦,闫文德,等 (581)
- 基于修正 RISKE 模型的重庆岩溶地区地下水脆弱性评价 魏兴萍,蒲俊兵,赵纯勇 (589)
- 排水沟蓄水条件下农田与排水沟水盐监测 潘延鑫,罗纨,贾忠华,等 (597)

种群、群落和生态系统

- 高寒退化草地不同海拔梯度狼毒种群分布格局及空间关联性 高福元,赵成章,卓马兰草 (605)
- 捕食者对空心莲子草叶甲种群的生物胁迫 刘雨芳,李菲,桂芳艳,等 (613)
- 夏、冬季南海北部浮游植物群落特征 马威,孙军 (621)
- 磨盘山天然次生林凋落物数量及动态 范春楠,郭忠玲,郑金萍,等 (633)
- 持续干旱对樱桃根际土壤细菌数量及结构多样性影响 刘方春,邢尚军,马海林,等 (642)
- 随机森林算法基本思想及其在生态学中的应用——以云南松分布模拟为例 张雷,王琳琳,张旭东,等 (650)
- 基于水文平衡的湿地退化驱动因子定量研究 侯鹏,申文明,王桥,等 (660)
- 华北低丘山地人工林蒸散的控制因子 黄辉,孟平,张劲松,等 (667)
- 新疆天山高寒草原不同放牧管理下的 CO_2 , CH_4 和 N_2O 通量特征 贺桂香,李凯辉,宋韦,等 (674)

景观、区域和全球生态

- 宁夏生态足迹影响因子的偏最小二乘回归分析 马明德,马学娟,谢应忠,等 (682)
- 引黄灌区土壤有机碳密度剖面特征及固碳速率 董林林,杨浩,于东升,等 (690)
- 自养微生物同化 CO_2 的分子生态研究及同化碳在土壤中的转化 吴小红,简燕,陈晓娟,等 (701)

资源与产业生态

- 基于能值分析法的矿区循环经济系统生态效率分析 孙玉峰,郭全营 (710)

基于 AD-AS 模型的海岸带生态系统综合承载力评估——以舟山海岸带为例 苏盼盼,叶属峰,过仲阳,等 (718)

城乡与社会生态

基于增强回归树和 Logistic 回归的城市扩展驱动力分析 李春林,刘 淼,胡远满,等 (727)

研究简报

陕西省不同生态区大气氮素干湿沉降的时空变异 梁 婷,同延安,林 文,等 (738)

不同覆盖方式对旱地果园水热特征的影响 刘小勇,李红旭,李建明,等 (746)

长白山苔原带土壤动物群落结构及多样性..... 王振海,殷秀琴,蒋云峰 (755)

最大可允许填海面积模拟——厦门西海域案例研究 林琛琛,饶欢欢,刘 岩,等 (766)

学术信息与动态

2013 年水文土壤学与自然资源可持续利用国际学术研讨会述评 张 骁,赵文武 (774)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 252 * zh * P * ￥90.00 * 1510 * 29 * 2014-02



封面图说：云南松树冠——云南松为松科松属裸子植物，多生长在海拔 1000—3500m 的高山，喜光、耐干旱、耐瘠薄，适应酸性的红壤、黄壤，在其他树种不能生长的贫瘠石砾地或冲刷严重的荒山坡分布，易于天然更新。主要分布于四川西南部、云南、西藏东南部、贵州西部、广西西部，常形成大面积纯林，尤以云南分布最广，故有云南松之称。云南松树高可达 30m，胸径达 1m，树皮呈灰褐色，叶通常 3 针一束，鲜有两针，球果圆锥状卵圆形，种子近卵圆形或倒卵形。树干通直，木质轻软细密，是优质造纸、人造板原料，富含松脂是云南松的重要特点之一。

彩图及图说提供：陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201211051538

吴小红, 简燕, 陈晓娟, 李宝珍, 袁红朝, 葛体达, 邹冬生, 吴金水. 自养微生物同化 CO₂ 的分子生态研究及同化碳在土壤中的转化. 生态学报, 2014, 34(3): 701-709.

Wu X H, Jian Y, Chen X J, Li B Z, Yuan H Z, Ge T D, Zhou D S, Wu J S. Molecular mechanism on carbon dioxide assimilation of autotrophic microorganism and carbon translocation in agricultural soils. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(3): 701-709.

自养微生物同化 CO₂ 的分子生态研究及 同化碳在土壤中的转化

吴小红^{1,2}, 简燕³, 陈晓娟^{1,2}, 李宝珍¹, 袁红朝¹, 葛体达^{1,*}, 邹冬生³, 吴金水¹

(1. 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125;

2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 湖南农业大学生物科技学院, 长沙 410128)

摘要: 大气中 CO₂ 浓度持续升高和全球气候变暖是亟待解决的重大环境问题。自养微生物在环境中广泛分布, 能直接参与 CO₂ 的同化, 因此研究自养微生物同化 CO₂ 的分子生态学机制具有重大的科学意义。以往对自养微生物的研究多针对基因组 DNA, 从 DNA 水平揭示了不同生态系统中碳同化自养微生物的种群结构和多样性, 但这些微生物在生态系统中的具体功能有待进一步的研究。近年来, 随着转录组学研究技术和稳定同位素探针技术(SIP)的发展, 自养微生物同化 CO₂ 的生态机理研究不断深入, 这些研究明确揭示了碳同化自养微生物是河流、湖泊和海洋生态系统中 CO₂ 固定作用的驱动者, 并新发现了一些具有 CO₂ 同化功能的微生物群落。基于国内外有关研究进展, 从 DNA 和 RNA 水平上对自养微生物同化 CO₂ 的分子机理以及稳定同位素探针技术(SIP)在碳同化微生物研究中的应用进行了分析和总结, 初步展望了 RNA-SIP 技术在陆地生态系统碳同化微生物分子生态学研究中的前景。同时, 探讨了陆地生态系统同化碳的转化和稳定性机理, 以期深入了解生态系统碳循环过程和应对气候变化提供理论依据。

关键词: CO₂ 同化; 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶; 稳定同位素探针技术; 同化碳; 碳循环

Molecular mechanism on carbon dioxide assimilation of autotrophic microorganism and carbon translocation in agricultural soils

WU Xiaohong^{1,2}, JIAN Yan³, CHEN Xiaojuan^{1,2}, LI Baozhen¹, YUAN Hongzhao¹, GE Tida^{1,*}, ZOU Dongsheng³,
WU Jinshui¹

1 Key Laboratory of Agro-Ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China

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

3 College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

Abstract: The increase in atmospheric carbon dioxide (CO₂) concentration and global climate change are the most important environmental challenges we faced. Autotrophic bacteria, with the capability of CO₂ assimilation, are widespread in diverse environments, thus studies on molecular mechanisms of autotrophic bacteria CO₂ fixation are of great scientific importance. Previous researches were mainly based on genomic DNA, revealing the diversity and composition of CO₂ fixation microorganism in diverse ecological systems. However, the functional implication of these autotrophies is still unknown. Transcriptomics technique and stable isotope probe technique (SIP) are successfully employed in recent studies concerning

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(41271279; 41090283); 湖南省自然科学基金资助项目(11JJ4030); 中国科学院青年创新促进会会员资助项目(2012-2015); 中国科学院亚热带农业生态过程重点实验室开放基金资助项目(2010-2012)

收稿日期: 2012-11-05; 修订日期: 2013-03-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sjtugd@isa.ac.cn

the ecological function of CO_2 fixation microorganism, providing unequivocal evidence for CO_2 assimilation by autotrophic microorganisms in complex aquatic environments and identifying new autotrophic bacteria capable of CO_2 assimilation. Therefore, the microbial mechanisms of CO_2 fixation by autotrophic microorganism based on SIP are summarized and the methodological considerations of RNA-SIP for molecular ecology of carbon fixation in agricultural ecosystems are presented. The translocation and stability of assimilated carbon were also discussed. This paper will offer the theoretical basis of terrestrial ecosystem carbon cycle and response to climate change.

Key Words: CO_2 assimilation; RubisCO; stable isotope probe; assimilative carbon; C cycle

全球变暖和大气中 CO_2 等温室气体浓度持续升高已是不可争辩的事实。虽然控制温室气体排放是当前减缓和适应气候变化的首要措施^[1],但是通过陆地和水生生态系统的大气 CO_2 同化功能(生物固碳)增强碳固定,是目前应对气候变化最经济、最有效的途径^[2]。生物固碳是通过植物或微生物的循环途径,将 CO_2 转化成有机物质,提高生态系统的碳吸收和储存能力^[3]。在生物同化大气 CO_2 过程中,科学家们主要集中于陆地植被通过光合作用的碳同化过程。而自养微生物广泛分布于不同的生态系统中,具有很强的环境适应能力,可以在多种环境条件下如火山口^[4],海洋深处^[5],极地湖泊^[6]等植物无法生存的生境中参与 CO_2 的同化。因而从整个生物圈的物质、能量流来看,研究自养微生物的 CO_2 同化功能具有重大的意义。

土壤是陆地生态系统中最大的碳库,同时也是地表生态系统最活跃的碳库之一。农业土壤最大可以抵消 20% 的全球 CO_2 排放当量,此减排水平与我国农田土壤固碳潜力基本相当^[7]。然而,在陆地生态系统碳库中,农田土壤碳库易受人为活动(耕作、施肥、灌溉等)干扰而对区域及全球环境造成重大影响。目前,对气候变化下的农田土壤碳平衡变化预测,最大的困难来自对农田土壤碳循环及其机制认识的不全面性和不确定性,土壤微生物与碳循环过程之间复杂的交互耦合作用更增加了研究的挑战性。因此,开展农田土壤自养微生物 CO_2 同化功能及其同化碳转化和稳定的分子生态学机制研究,这将推进对微生物介导的土壤碳过程及陆地生态碳循环机制的认识,为农业生产中采取合理有效的措施提升土壤有机碳含量和土壤生产力功能提供理论支撑。

1 自养微生物 CO_2 同化机制

自养微生物同化 CO_2 的途径有 5 条^[3,8],即卡尔文循环、还原性三羧酸循环途径、厌氧乙酰辅酶 A 途径、3-羟基丙酸途径和琥珀酰辅酶 A 途径。其中,卡尔文循环(Calvin-Benson-Bassham (CBB) cycle) 可分 3 个阶段:(1)羧化反应;(2)还原反应;(3) CO_2 受体的再生(图 1),是自养生物 CO_2 同化以及陆地生态系统初级产物合成的最主要途径,在调节大气 CO_2 浓度方面发挥重要作用^[8]。 CO_2 同化效率影响着土壤碳库的输入与输出及土壤的相关生态过程。过去的很多研究关注着大气 CO_2 浓度倍增对土壤微生物群落的影响^[9-10]。然而本实验室最新研究^[11]表明农田土壤自养微生物(主要是不产氧兼性自养菌),能通过卡尔文循环将 CO_2 转化成有机物质,其同化速率约为 $0.0134\text{--}0.103 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,对提高生态系统的碳吸收和储存同样有着重要意义。该结果将改变人们对微生物在陆地生态系统碳循环中仅担

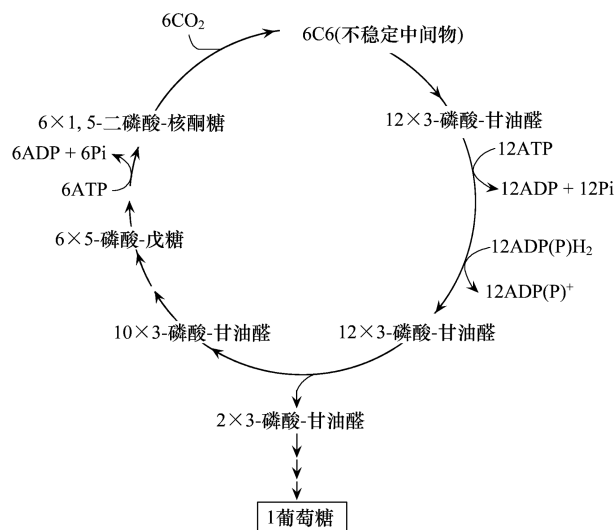


图 1 Calvin 循环简化图^[8]

Fig.1 The cycle of calvin

负有机质分解、矿化功能的长期认识。

核酮糖-1,5-二羧化酶/加氧酶(RubisCO)催化卡尔文循环中的第一步 CO₂ 固定反应^[12],即 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)的羧化反应,是卡尔文循环中碳同化的限速酶。RubisCO 酶有 Form I、Form II、Form III 和 Form IV 4 种类型^[8, 13],广泛分布在绿色植物和自养微生物中。虽然 RubisCO 的结构多样,但其催化过程是一致的。Takai 等^[14]分离的 1 株 *Epsilonproteobacteria* 菌的酶活性高达 222 nmol CO₂ mg⁻¹蛋白质 min⁻¹,而 Meeks^[15]分离获得的一株蓝细菌(点形念珠藻, *Nostoc punctiforme*), RubisCO 酶活性仅 19.8 nmol CO₂ mg⁻¹蛋白质 min⁻¹,明显低于其它纯培养获得的变形菌 RubisCO 酶活性。尽管以前有关 RubisCO 酶活性的研究取得很多方面的进展,但均集中于植物或者纯培养的细菌,关于土壤 RubisCO 酶活性研究还鲜见报道。Yuan 等^[11]2012 年通过微宇宙培养结合碳同位素示踪技术,发现供试农田土壤微生物具有较高的 RubisCO 酶活性(9.67—50.85 nmol CO₂ mg⁻¹蛋白质 · min⁻¹),并且酶活性与碳同化速率呈显著正相关关系($r = 0.945$),提出了以 RubisCO 酶活性指示土壤自养微生物碳同化潜力的估算方法,较高的 RubisCO 酶活性意味着较高的自养微生物碳同化潜力。相比碳同化功能基因, RubisCO 酶活性可以更好地反应土壤微生物固碳潜力。

RubisCO 必须处于活化状态才能催化底物 RuBP 的羧化反应。RubisCO 的活化机制有两种:体外活化和体内活化。前者是一个依赖 pH 值、CO₂ 浓度、Mg²⁺ 与酶结合的过程^[16]。RubisCO 还可以借助另一种酶—RubisCO 活化酶的激活作用进行体内活化,该过程需要合适的 CO₂ 和 Mg²⁺ 浓度、未被活化的 RubisCO 以及 RuBP 等条件。RubisCO 活化酶能促进 RuBP 等抑制剂从 RubisCO 解离,使 CO₂ 更易进入活化位点,加速 RubisCO 的氨基甲酰化作用^[17]。RubisCO 活性受环境因子(包括光照强度、温度、湿度、CO₂ 浓度)和生理因子(包括 pH 值、Mg²⁺ 浓度、ATP/ADP 比值)的影响^[16]。此外,磷酸化代谢产物(6-磷酸葡萄糖、果糖、NADPH)、催化底物 RuBP 本身以及无机阴离子(硫酸盐、无机磷酸盐)等竞争性抑制剂也会影响 RubisCO 活性^[18],但这些抑制剂对 RubisCO 活性的影响程度有待进一步研究^[17]。

Marcus 等^[19]以蓝细菌 *synechocystis* sp. 6803 为研究对象,研究了磷酸盐在不同结合位点的吸附对 RubisCO 酶活性的调控机制,发现磷酸盐与底物 RuBP 在不同结合位点的竞争吸附均会抑制 RubisCO 酶活化。目前,有关土壤自养微生物 RubisCO 酶活性影响机制的研究还较少,Yuan 等^[20]认为土壤自养微生物 RubisCO 酶活性受土壤有机质含量的影响,秸秆还田能显著增加 RubisCO 酶活性,增加土壤碳固定量。

2 陆地生态系统碳同化微生物的分子生态学机理

由于编码 RubisCO 酶的 *cbbL* 和 *cbbM* 基因具有高度保守性,因此可以借助现代分子生物学技术,通过分析环境样品中 *cbbL* 和 *cbbM* 功能基因的多样性进而研究自养微生物碳同化的分子生态学机制。目前,利用 *cbbL* 和 *cbbM* 功能基因,从 DNA 和 RNA 水平研究此过程及其对不同生境的响应和反馈已成为这一领域的研究热点。

2.1 DNA 水平上碳同化微生物分子生态学机理研究

近年来,有关湖泊^[21]、地下水^[22]、海洋^[23]和深海盆地^[24]等水生生态系统中碳同化微生物碳同化能力及其多样性的研究已取得较大进展,但有关陆地生态系统 RubisCO 编码基因(*cbbL*)多样性的研究较少。对陆地生态系统 *cbbL* 功能基因多样性的研究始于 2004 年,该研究主要针对不同年限火山灰中化能自养菌多样性的进行了分析^[4]。随后,该实验室通过 *cbbL* 基因对距离自然 CO₂ 排放源不同距离的土壤中化能自养菌的群落结构和多样性进行了研究^[25-26]。这些研究表明,这几类土壤均以兼性化能固碳自养微生物为主,但在不同年限以及距离 CO₂ 排放源不同距离的土壤中获得 *cbbL* 基因序列多样性差异很大,说明兼性固碳自养微生物的群落结构受生境影响很大。

对农田生态系统的研究主要集中在自养固碳微生物种群多样性及其对环境条件的响应,研究发现了很多新的自养微生物固碳基因型,但这些碳同化微生物在土壤中所起的具体作用和贡献有待进一步研究和验证^[25, 27-28, 11]。从 *cbbL* 功能基因多样性着手研究农田土壤微生物固碳过程仅是一个开端。Tolli 和 King^[25]利用 *cbbL* 基因作为固定 CO₂ 自养细

菌的功能标记物,首次对不同农业生态系统不同层次土壤中化能自养微生物的群落结构和多样性进行了研究,结果表明土壤中以兼性固碳自养菌为主。受作物类型、土地利用方式和土层深度的影响,土壤中 *cbbL* 基因多样性差异很大。此后,研究者相继通过 *cbbL* 基因研究了不同农田管理方式对 CO_2 同化微生物多样性的影响^[27-28]。研究发现所有供试土壤兼性固碳自养菌的多样性均高于专性固碳自养菌,但不同研究区域兼性固碳自养菌群落结构存在较大差异。施肥处理能使兼性自养固碳菌增加而严格自养固碳菌生长受到抑制。Miltner 等认为这可能是异养微生物对有机肥碳源的竞争抑制了严格自养菌(携带 green-like 基因)的生长^[28]。Yuan 等^[20]研究了不施肥(CK),施氮、磷、钾肥(NPK)和秸秆还田(NPKS)3种长期施肥制度对稻田土壤固碳自养菌群落结构及数量的影响,结果表明长期施肥导致土壤固碳自养菌种群结构产生了明显差异,NPK 和 NPKS 处理中兼性自养固碳菌增加而严格自养固碳菌生长受到抑制,通过分析固碳细菌 *cbbL* 基因文库发现,供试土壤含有 *cbbL* 基因的细菌群落以兼性自养菌为主。由于 *cbbL* 基因的存在并不能证明自养微生物发挥了碳同化作用,研究者还利用碳同位素标记结合功能基因 *cbbL* 分子标记技术,发现农田土壤固碳细菌和藻类 *cbbL* 拷贝数分别为 $10^6 - 10^8 \text{ g}^{-1}$ 土和 $10^3 - 10^6 \text{ g}^{-1}$ 土,并且细菌 *cbbL* 基因拷贝数与碳同化速率呈显著正相关关系($r = 0.903$)^[11],说明农田土壤微生物碳同化过程主要是自养过程,参与该过程的微生物主要是自养菌和藻类,而非异养微生物。

2.2 RNA 水平上碳同化微生物分子生态学机理研究

一般来说,在 DNA 水平上检测到基因的存在并不意味着该基因得到了表达^[29],而 RNA 的存在能在很大程度上表明微生物基因处于活性状态,并驱动着重要的生物地球化学过程,因此环境转录组学研究可以更为明确地鉴别微生物在驱动过程中的功能作用。目前,通过 *cbbL* 基因从 RNA 水平上对自养微生物碳同化功能的研究主要集中水生生态系统。John 等^[30]研究发现,河流中浮游藻类在光饱和点的最大光合速率出现时间滞后于 *cbbL* 基因开始转录的时间,在大型浮藻中滞后时间更长。这说明 CO_2 同

化功能受 *cbbL* 基因转录水平的严格控制,而浮游藻类所处生境的生理生态特性包括光可利用性、光照时间、养分状况和 CO_2 分压均会影响 *cbbL* 基因的转录^[30, 6]。Kong 等^[6]发现受有效光照和养分状况的影响,南极班尼湖不同类型 *cbbL* 基因转录活性随水层深度呈现不同的变化规律,FormID *cbbL* 基因转录活性随水层深度增加而增加,而 FormIA/IB *cbbL* 基因呈现相反的规律。FormID *cbbL* 基因表达量与光合有效辐射和光合速率有很好的耦合关系,表明夏冬季节交替时期含 FormID *cbbL* 基因的光能自养微生物是班尼湖固定 CO_2 的主要贡献者。cDNA 文库分析结果表明这些光能自养微生物主要是分布在浅层水体(6m)的隐芽藻(*Geminigera cryophila*)、13m 深处的鞭金藻(*Isochrysis* sp.)以及在不同水层均有分布的微拟球藻(*Nannochloropsis*)。Crépeau 等^[31]提取深海热液喷口场微生物垫 RNA,反转录后,成功扩增了 *cbbL* 和 *cbbM* 基因,说明含 *cbbL* 和 *cbbM* 基因的自养微生物是深海环境中的初级生产者。Alfrider 等^[32]研究表明, *cbbL* 和 *cbbM* 基因的表达与地下水的氧化还原特性有关, *cbbL* 基因仅在充入工业氧气的地下水中表达,而 *cbbM* 基因仅在添加硝酸盐的地下水中表达,这些携带 *cbbL* 和 *cbbM* 基因的自养微生物是地下水系统中 CO_2 固定的重要驱动者。

相对于水生生态系统,目前在 RNA 水平上对陆地生态系统,特别是农田生态系统自养微生物碳同化功能的分子生态学机制研究还很缺乏。农田是陆地生态系统中最活跃且固碳潜力最大的碳库之一^[33-34],加强对农田土壤碳同化机制的研究可以为正确评估农田土壤固碳潜力提供科学依据。因此,通过环境转录组学研究(RNA 研究),鉴别农田土壤中具有碳同化功能的自养微生物,明确揭示驱动农田生态系统碳固定的微生物机制,将有利于加强对土壤碳过程及固碳机制的认识。

2.3 SIP 技术在碳同化微生物分子生态学研究中的应用

稳定同位素探针技术(SIP)是目前原位研究复杂环境关键元素生物地球化学循环微生物驱动机制的有力工具。该技术采用稳定同位素标记底物培养环境样品,通过分析标记的微生物基因组 DNA(DNA-SIP)或者 RNA(RNA-SIP)来揭示环境样品中同化了标记底物的微生物作用者,从而揭示环境

中微生物重要代谢过程的分子机制^[35]。利用 DNA-SIP 技术,Whitby 等^[36]通过添加¹³C-CO₂和¹²C-CO₂对淡水沉积物微生物基因组 DNA 进行标记培养,提取基因组 DNA 后进行超高速密度梯度离心,然后对¹³C-DNA 模板进行 PCR 扩增并克隆测序,基因测序结果表明在实验室培养条件下淡水沉积物中的亚硝化单胞菌(*Nitrosomonas europaea*)具有 CO₂同化功能。此后,研究者们相继采用 DNA-SIP 技术分析了旱地土壤和农田土壤中受¹³C 标记的氨氧化细菌,发现氨氧化细菌的大量 DNA 被标记,揭示了农业土壤中的氨氧化细菌,主要是亚硝化单胞菌(*Nitrosospira* sp.)和氨氧化菌(*Nitrosospira multiformis*)也具有同化 CO₂的能力^[29, 37]。然而,研究发现在乙炔存在的条件下,这些氨氧化细菌的 CO₂同化能力会受抑制^[29, 38]。具有 CO₂同化功能的氨氧化细菌在环境中广泛分布,而氨氧化古菌长期以来被研究者认为不具备同化 CO₂的能力。DNA-SIP 技术的利用改变了这一认识。Zhang 等^[39]分别用¹³C-CO₂和¹²C-CO₂对酸性土壤进行标记培养,培养 30d 后提取土壤基因组总 DNA 并超高速离心后,对不同浮力密度 DNA 进行了分析,发现酸性土壤中奇古菌门(*Thaumarchaeota*)中的氨氧化古菌(AOA)具有 CO₂同化功能。

由于复杂环境样品中目标微生物特别是难培养微生物生长缓慢,目标微生物基因组 DNA 难以在较短时间内得到足够程度的稳定同位素标记,导致标记 DNA 难以有效分离。与 DNA 相比,RNA 合成效率更快,可以在短时间内得到足够程度的标记^[40],因此,RNA-SIP 技术为活性微生物分类鉴定和功能研究提供了更为灵敏的技术手段。Pratscher 等^[41]分别用¹³C-CO₂和¹²C-CO₂对旱地土壤标记培养 12 个星期以后,提取土壤 DNA 和 RNA,采用 SIP 技术分析了受¹³C 标记的氨氧化古菌的群落与功能。RNA-SIP 分析结果则显示氨氧化古菌的大量 RNA 被¹³C 标记了,说明旱地土壤的氨氧化古菌发挥了同化 CO₂的能力,由于被¹³C 标记的 DNA 量低于检测限,所以 DNA-SIP 技术未能揭示氨氧化古菌的这一功能。系统发育分析表明这些氨氧化古菌主要是海洋亚硝化短小杆菌(*Nitrosopumilus maritimus*)和海绵共生古菌(*Cenarchaeum symbiosum*)。

由于 SIP 技术不依赖于培养,且能有效地将微生物的分类鉴定和功能联系起来,揭示复杂环境中

微生物的生理代谢功能,该技术已被广泛应用于陆地生态系统碳循环的微生物驱动机制研究。通过对标记微生物基因组 DNA 或者 RNA 进行环境基因组学或转录组学研究,进而采用新一代高通量测序技术,可深入发掘具有碳同化功能的微生物或者与碳同化过程相关的新的功能基因。因此,SIP 技术与组学技术的结合将会为未来陆地生态系统碳循环的微生物机理研究提供重要的技术手段。

3 同化碳在土壤中的转化与稳定性机理

自养微生物同化碳输入土壤环境以后,一部分通过土壤呼吸作用以 CO₂和 CH₄的形式返回大气,剩下的成为微生物量碳中的一部分或以有机质形式储藏于土壤碳库中。研究同化碳(“新碳”)进入矿质土壤基质后的去向和转化特征,将有助于评价“新碳”输入对土壤有机碳库的贡献。进入土壤的“新碳”在土壤碳库中的矿化、转化与其稳定性有关,因此在固碳中有十分重要的作用。

3.1 同化碳在土壤中的转化

目前,有关同化碳的转化研究主要集中在对根系分泌物和外源有机碳的转化研究上。根系分泌物转化是土壤碳循环中的一个重要过程,而根际微生物会影响根系分泌物的转化,因此,开展根际微生物与根系分泌物的相互作用研究具有重要的意义。根际分泌物主要由水溶性物质组成(含量为 79%),而水溶性物质中碳氢化合物占 64%,氨基酸和氨基酸盐占 22%,有机酸占 14%^[42]。根际分泌物的转化受生物因素如根际微生物群落结构^[43]和植物类型^[44],以及非生物因素如土壤含水率、温度、土壤质地的影响^[45]。Liang 等^[46]通过盆栽实验采用¹³C 稳定性同位素标记方法研究了玉米根际沉积碳中新碳的分布,发现土壤微生物碳库(MBC)和水溶性有机碳库(DOC)是新碳的主要去向,但新碳对 MBC 的贡献比对 DOC 贡献大。而 Marx 等^[47]的盆栽实验结果则显示,小麦根际沉积碳中的新碳主要分布在 MBC 和土壤总有机碳库中,而在 DOC 中未检测到新碳。

外源添加有机底物后进入土壤的“新碳”在土壤碳库中的转化与根际分泌物有所不同。Perelo 等^[48]和李玲等^[49]分别在旱地和稻田土壤中添加标记的简单有机底物(葡萄糖)和复杂有机底物(植物秸秆或稻草),研究土壤活性有机碳的动态变化,发现有

机底物对稻田土壤 DOC 的影响较大,而对旱地土壤 DOC 影响较小。添加葡萄糖处理后,旱地土壤中¹⁴C 标记 DOC 含量和 MBC 含量均高于添加植物秸秆处理,这是因为植物秸秆的某些成分如木质素难以被微生物降解,其生物可利用性比葡萄糖低。

3.2 同化碳在土壤中的稳定机制

同化碳在土壤中的稳定性主要受到同化碳降解性的难易程度、土壤理化性质和土壤微生物群落的影响。

3.2.1 同化碳降解性难易程度

通过根际沉积或者外源添加有机底物进入土壤的碳尤其是 DOC 是易被土壤微生物吸收利用的有机碳组分^[50-51],10%—56%的土壤 DOC 具有生物有效性^[52]。外源有机底物所含的 DOC 生物有效性更高,30%—95%的 DOC 组分可在 3 个月内被土壤微生物消耗掉^[53]。DOC 进入土壤后,其中的碳水化合物和蛋白类物质最先被分解,而较难降解的复杂化学结构物质则不断富集(如具有芳香环结构的木质素和烷基结构的碳)。核磁共振(¹³C-CPMAS-NMR)分析结果显示随着有机碳不断分解,有机碳库中碳水化合物急剧减少,而具有脂肪烃结构和芳香结构的碳不断增加,但以脂肪烃为主^[54]。此外,受土壤微生物作用的影响,某些高度易降解的 DOC 结构组成会发生变化,芳香化程度增加,DOC 整体结构变得相对稳定^[55],使得 DOC 在溶液中的存留时间发生很大变化,易降解的 DOC(如来源于新鲜植物残体)可以存留几个月,而难降解的 DOC(如来源于泥煤或森林土壤)甚至可以停留二三十年^[56]。Sanderman 和 Amundson^[57]将室内试验与野外试验相结合,得出 DOC 在加利福尼亚森林土壤中的平均存留时间达到 90—150a。因此,难降解碳的累积有利于维持土壤碳库的稳定性。

3.2.2 土壤矿物与有机碳的相互作用

进入土壤的新碳可以通过与有机矿质相互作用来抵制微生物对有机碳的分解,从而减缓有机碳的周转,促进其在土壤中的有效累积^[58]。研究显示,新碳进入土壤后,土壤矿物质(氧化铁铝)的保护作用对土壤有机碳的稳定有着重要作用^[59-60]。培养实验结果表明,由于土壤矿物的吸附,DOC 的矿化速率减缓了 23%—64%^[61]。随着 DOC 截留时间的增加,吸附在矿物表面的 DOC 会与矿物形成有机复合

官能团而使其更难被矿化^[60]。与碳水化合物相比,分子量较高的芳香化合物如疏水性化合物,富里酸和腐殖酸更容易被土壤矿物吸附^[62]。Spaccini 等^[63]采用选择性有机组分提取、裂解组分化学鉴定和 CPMAS 联合¹³C 核磁共振光谱分析(CPMAS-NMR)等技术,揭示了来源于玉米的新碳主要进入腐殖组分中,新鲜植物残体矿化分解的有机碳化合物主要存在于腐殖物质的亲水组分中,并可以进一步被疏水组分所稳定,从而对土壤中原有有机碳中的稳定组分起着新碳的汇的作用^[64]。

3.2.3 团聚体的保护作用

土壤团聚体对有机碳的包裹作用可以提高土壤有机碳的稳定性。土壤有机碳的水平通常与稳定性团聚体的数量有关^[65],而土壤微生物及其代谢产物对团聚体的形成有较大影响^[66]。真菌菌丝可以促进土壤中水稳性团聚体的形成,保护有机碳含量增加^[67]。团聚体结合的有机碳受到的物理保护程度跟团聚体的级别有关,通常表现为大团聚体的保护作用弱于微团聚体。研究者发现大团聚体内的有机碳寿命较短,一般只有几年,而微团聚体内的有机碳可达 1 个世纪^[68]。

与根系分泌物和添加外源有机底物的转化与稳定性研究相比,有关自养微生物同化碳的相关研究还较少。Ge 等^[69]采用同位素标记方法进行了 100d 的室内培养试验,结果发现与未种植水稻的土壤相比(自养微生物同化碳),水稻同化碳的输入抑制了稻田土壤原有有机质的矿化,表现出明显的负激发效应,这对维持稻田土壤的碳汇功能具有十分重要的意义。尽管该结果在一定程度上丰富了对“新碳”的矿化、转化及其稳定性机理的认识,但是对于自养微生物同化碳对微生物生物量碳周转的贡献,以及自养微生物同化碳的矿化、转化特征及其稳定性差异形成的机理还有待深入研究。

4 研究展望

目前,有关陆地生态系统自养微生物同化 CO₂ 的分子生态学研究主要是 DNA 水平上的研究。研究者们探讨了碳同化微生物数量和种群结构对施肥管理、作物类型、土壤质地和土壤深度的响应,发现了很多新的微生物固碳基因型,但有关这些固碳微生物在土壤中所起的具体作用还有待通过进一步证

实。基于 RNA 水平对自养微生物 CO₂ 同化功能的分子生态学研究主要集中在水生生态系统,而有关同化 CO₂ 的自养微生物转录活性对陆地生态环境的响应及其对陆地生态系统固碳的调控机制研究还尚未见报道。采用碳稳定同位素示踪技术,结合基于 RNA 水平的分子生物学技术以及新一代高通量测序技术,可深入发掘具有碳同化功能的微生物或者与碳同化过程相关的新的功能基因。同时通过研究微生物同化碳在土壤碳库中的转化过程和稳定机制,可将碳同化微生物在土壤 CO₂ 同化过程中的贡献量化,这些研究将推进对微生物介导的土壤碳过程及陆地生态碳循环机制的认识,为农业生产中采取合理有效的措施提升土壤有机碳含量和土壤生产力功能提供理论支撑。

References:

- [1] UNFCCC. Fact Sheet. The Need for Mitigation. [2008]. <http://unfccc.int/press/items/2794.php>.
- [2] The Intergovernmental Panel on Climate Change. In Climate change 2007: Climate change impacts, adaptation and vulnerability. Working Group II. Geneva: IPCC, 2007.
- [3] Sato T, Atomi H. Microbial Inorganic Carbon Fixation. In: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, 2010, DOI: 10.1002/9780470015902.a0021900
- [4] Nanba K, King G M, Dunfield K. Analysis of facultative lithotrophic distribution and diversity on volcanic deposits by use of the large subunit of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70 (4): 2245-2253.
- [5] Tourova T P, Kovaleva O L, Sorokin D Y, Muyzer G. Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase genes as a functional marker for chemolithoautotrophic halophilic sulfur-oxidizing bacteria in hypersaline habitats. Microbiology, 2010, 156 (7): 2016-2025.
- [6] Kong W D, Ream D C, Priscu J C, Morgan-Kiss R M. Diversity and expression of RubisCO genes in a perennially ice-covered Antarctic lake during the polar night transition. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78 (12): 4358-4366.
- [7] Pan G X. Soil Organic Carbon Stock, Dynamics and Climate Change Mitigation of China. Advance in Climate Change Research, 2008, 4 (5): 282-289.
- [8] Tabita F R. Microbial ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase: a different perspective. Photosynthesis research, 1999, 60 (1): 1-28.
- [9] Dhillon S S, Roy J, Abrams M. Assessing the impact of elevated CO₂ on soil microbial activity in a Mediterranean model ecosystem. Plant and Soil, 1996, 187 (2): 333-342.
- [10] Zak D R, Pregitzer K S, Curtis P S, Holmes W E. Atmospheric CO₂ and the composition and function of soil microbial communities. Ecological Applications, 2000, 10 (1): 47-59.
- [11] Yuan H Z, Ge T D, Chen C Y, O'Donnell A G, Wu J S. Significant role for microbial autotrophy in the sequestration of soil carbon. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78 (7): 2328-2336.
- [12] Ellis R J. The most abundant protein in the world. Trends in Biochemical Sciences, 1979, 4: 241-244.
- [13] Tabita F R, Hanson T E, Li H, Satagopan S, Singh J, Chan S. Function, evolution and structure of the RubisCO-like proteins and their Rubisco homologs. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2007, 71 (4): 576-599.
- [14] Takai K, Campbell B J, Cary S C, Suzuki M, Oida H, Nunoura T, Hirayama H, Nakagawa S, Suzuki Y, Inagaki F, Horikoshi K. Enzymatic and genetic characterization of carbon and energy metabolisms by deep-sea hydrothermal chemolithoautotrophic isolates of Epsilonproteobacteria. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71 (11): 7310-7320.
- [15] Meeks J C. Molecular mechanisms in the nitrogen-fixing *Nostoc-Bryophyte* symbiosis. Molecular Basis of Symbiosis, 2006, 41 (3): 165-196.
- [16] Han Y, Chen G, Wang Z. The Progresses of Studies on Rubisco Activase. Chinese Bulletin of Botany, 2000, 17 (4): 306-311.
- [17] Parry M A J, Keys A J, Madgwick P J, Carmo-Silva A E, Andralojc P J. Rubisco regulation: a role for inhibitors. Journal of Experimental Botany, 2008, 59 (7): 1569-1580.
- [18] Andersson I. Catalysis and regulation in RubisCO. Journal of Experimental Botany, 2008, 59 (7): 1555-1568.
- [19] Marcus Y, Altman-Gueta H, Finkler A, Gurevitz M. Mutagenesis at two distinct phosphate-binding sites unravels their differential roles in regulation of RubisCO activation and catalysis. Journal of bacteriology, 2005, 187 (12): 4222-4228.
- [20] Yuan H Z, Ge T D, Wu X H, Liu S L, Tong C L, Qin H L, Wu M N, Wei W X, Wu J S. Long-term field fertilization alters the diversity of autotrophic bacteria based on the ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO) large-subunit genes in paddy soil. Applied Microbiology and Biotechnology, 2011, 95 (4): 1061-1071.
- [21] Nigro L M, King G M. Disparate distributions of chemolithotrophs containing form IA or IC large subunit genes for ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in intertidal marine and littoral lake sediments. FEMS Microbiology Ecology, 2007, 60 (1): 113-125.
- [22] Alfreider A, Vogt C, Geiger-Kaiser M, Psenner R. Distribution and diversity of autotrophic bacteria in groundwater systems based on the analysis of RubisCO genotypes. Systematic and Applied Microbiology, 2009, 32 (2): 140-150.
- [23] Elsaied H E, Kaneko R, Naganuma T. Molecular characterization of a deep-sea methanotrophic mussel symbiont that carries a RuBisCO gene. Marine Biotechnology, 2006, 8 (5): 511-520.
- [24] Paul W J. Diversity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large-subunit genes in the MgCl₂-dominated deep hypersaline anoxic basin discovery. FEMS Microbiology Letters, 2006, 259 (2): 326-331.
- [25] Tolli J, King G M. Diversity and structure of bacterial

- chemolithotrophic communities in pine forest and agroecosystem soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71 (12): 8411-8418.
- [26] Videmšek U, Hagn A, Suhadolc M, Radl V, Knicker H, Schlöter M, Vodnik D. Abundance and Diversity of CO₂-fixing Bacteria in Grassland Soils Close to Natural Carbon Dioxide Springs. *Microbial Ecology*, 2009, 58 (1): 1-9.
- [27] Selesi D, Schmid M, Hartmann A. Diversity of green-like and red-like ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large-subunit genes (*cbbL*) in differently managed agricultural soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 171 (1): 175-184.
- [28] Miltner A, Kopinke F D, Kindler R, Selesi D, Hartmann A, Kästner M. Non-phototrophic CO₂ fixation by soil microorganisms. *Plant and Soil*, 2005, 269 (1/2): 193-203.
- [29] Jia Z J, Conrad R. Bacteria rather than Archaea dominate microbial ammonia oxidation in an agricultural soil. *Environmental Microbiology*, 2009, 11 (7): 1658-1671.
- [30] John D E, López-Díaz J M, Cabrera A, Santiago N A, Corredor J E, Bronk D A, Paul J H. A day in the life in the dynamic marine environment: how nutrients shape diel patterns of phytoplankton photosynthesis and carbon fixation gene expression in the Mississippi and Orinoco River plumes. *Hydrobiologia*, 2012, 679 (1): 155-173.
- [31] Crépeau V, Bonavita M A C, Lesongeur F, Randrianalivelo H, Sarrazin P M, Sarrazin J, Godfroy A. Diversity and function in microbial mats from the Lucky Strike hydrothermal vent field. *FEMS Microbiology ecology*, 2011, 76 (3): 524-540.
- [32] Alfreider A, Schirmer M, Vogt C. Diversity and expression of different forms of RubisCO genes in polluted groundwater under different redox conditions. *FEMS Microbiology ecology*, 2012, 79 (3): 649-660.
- [33] Smith P. Carbon sequestration in croplands: the potential in Europe and the global context. *European Journal of Agronomy*, 2004, 20 (3): 229-236.
- [34] Han B, Wang X K, Ouyang Z Y. Saturation levels and carbon sequestration potentials of soil carbon pools in farmland ecosystems of China. *Rural Eco-Environment*, 2005, 21 (4): 6-11.
- [35] Jia Z J. Principle and application of DNA-based stable isotope probing—A review. *Acta Microbiologica Sinica*, 2011, 51 (12): 1585-1594.
- [36] Whitby C B, Hall G, Pickup R, Saunders J R, Ineson P, Parekh N R, McCarthy A. ¹³C incorporation into DNA as a means of identifying the active components of ammonia oxidizer populations. *Applied Microbiology*, 2001, 32 (6): 398-401.
- [37] Xia W W, Zhang C X, Zeng X W, Feng Y Z, Weng J H, Lin X G, Zhu J G, Xiong Z Q, Xu J, Cai Z C, Jia Z J. Autotrophic growth of nitrifying community in an agricultural soil. *The ISME Journal*, 2011, 5 (7): 1226-1236.
- [38] Offre P, Prosser J I, Nicol G W. Growth of ammonia-oxidizing archaea in soil microcosms is inhibited by acetylene. *FEMS Microbiology ecology*, 2009, 70 (1): 99-108.
- [39] Zhang L M, Hu H W, Shen J P, He J Z. Ammonia-oxidizing archaea have more important role than ammonia-oxidizing bacteria in ammonia oxidation of strongly acidic soils. *The ISME Journal*, 2012, 6: 1032-1045.
- [40] Ostle N, Whiteley A S, Bailey M J, Sleep D, Ineson P, Manefield M. Active microbial RNA turnover in a grassland soil estimated using a ¹³CO₂ spike. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35 (7): 877-885.
- [41] Pratscher J, Dumont M G, Conrad R. Ammonia oxidation coupled to CO₂ fixation by archaea and bacteria in an agricultural soil. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108 (10): 4170-4175.
- [42] Hütsch B W, Augustin J, Merbach W. Plant rhizodeposition—an important source for carbon turnover in soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2002, 165 (4): 397-407.
- [43] Ostle N, Briones M J I, Ineson P, Cole L, Staddon P, Sleep D. Isotopic detection of recent photosynthate carbon flow into grassland rhizosphere fauna. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39 (3): 768-777.
- [44] Prosser J I, Rangel-Castro J I, Killham K. Studying plant-microbe interactions using stable isotope technologies. *Current Opinion in Biotechnology*, 2006, 17 (1): 98-102.
- [45] Epron D, Ngao J, Dannoura M, Bakker M R, Zeller B, Bazot S, Bosc A, Plain C, Lata J C, Priault P, Barthes L, Loustau D. Seasonal variations of belowground carbon transfer assessed by in situ ¹³CO₂ pulse labelling of trees. *Biogeosciences*, 2011, 8: 1153-1168.
- [46] Liang B C, Wang X L, Ma B L. Maize root-induced change in soil organic carbon pools. *Soil Science Society of America Journal*, 2002, 66 (3): 845-847.
- [47] Marx M, Buegger F, Gättinger A, Marschner B, Zsolnay Á, Munch J C. Determination of the fate of ¹³C labelled maize and wheat rhizodeposit-C in two agricultural soils in a greenhouse experiment under ¹³C-CO₂-enriched atmosphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39 (12): 3043-3055.
- [48] Perelo L W, Munch J C. Microbial immobilisation and turnover of ¹³C labelled substrates in two arable soils under field and laboratory conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 37 (12): 2263-2272.
- [49] Li L, Xiao H A, Tong C L, Ding L J, Sheng R. Responses of active organic carbon in upland soil and paddy soil of red earth region to exogenous organic substrates: A laboratory incubation study. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27 (12): 2178-2183.
- [50] Pelz O, Abraham W, Saurer M, Siegwolf R, Zeyer J. Microbial assimilation of plant-derived carbon in soil traced by isotope analysis. *Biology and Fertility of Soils*, 2005, 41 (3): 153-162.
- [51] Yevdokimov I, Ruser R, Buegger F, Marx M, Munch J C. Microbial immobilisation of ¹³C rhizodeposits in rhizosphere and root-free soil under continuous ¹³C labelling of oats. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38 (6): 1202-1211.
- [52] McDowell W H, Zsolnay A, Aitkenhead-Peterson J A, Gregorich E G, Jones D L, Jödemann D, Kalbitz K, Marschner B, Schwesig D. A comparison of methods to determine the biodegradable dissolved organic carbon from different terrestrial sources. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38 (7): 1933-1942.

- [53] Don A, Kalbitz K. Amounts and degradability of dissolved organic carbon from foliar litter at decomposition stages. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37 (12): 2171-2179.
- [54] Rovira P, Vallejo V R. Labile and recalcitrant pools of carbon and nitrogen in organic matter decomposing at different depths in soil: an acid hydrolysis approach. *Geoderma*, 2002, 107 (1/2): 109-141.
- [55] Kalbitz K, Schwesig D, Schmerwitz J, Kaiser K, Haumaier L, Glaser B, Ellerbrock R, Leinweber P. Changes in properties of soil-derived dissolved organic matter induced by biodegradation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35 (8): 1129-1142.
- [56] Kalbitz K, Kaiser K. Contribution of dissolved organic matter to carbon storage in forest mineral soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171 (1): 52-60.
- [57] Sanderman J, Amundson R. A comparative study of dissolved organic carbon transport and stabilization in California forest and grassland soils. *Biogeochemistry*, 2009, 89 (3): 309-327.
- [58] Zhou P, Song G D, Pan G X, Li L Q, Zhang X H. SOC enhancement in three major types of paddy soils in a long-term agro-ecosystem experiments in south China II Chemical binding and protection in micro-aggregate size fractions. *Acta Pedologica Sinica*, 2009, 46 (2): 263-273.
- [59] Spaccini R, Zena A, Igwe C A, Mbagwu J S C, Piccolo A. Carbohydrates in water-stable aggregates and particle size fractions of forested and cultivated soils in two contrasting tropical ecosystems. *Biogeochemistry*, 2001, 53 (1): 1-22.
- [60] Kaiser K, Mikutta R, Guggenberger G. Increased stability of organic matter sorbed to ferrihydrite and goethite on aging. *Soil Science Society of America Journal*, 2007, 71 (3): 711-719.
- [61] Kalbitz K, Schwesig D, Rethemeyer J, Matzner E. Stabilization of dissolved organic matter by sorption to the mineral soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37 (7): 1319-1331.
- [62] Kaiser K. Sorption of natural organic matter fractions to goethite (α -FeOOH): effect of chemical composition as revealed by liquid-state ¹³C NMR and wet-chemical analysis. *Organic Geochemistry*, 2003, 34 (11): 1569-1579.
- [63] Spaccini R, Piccolo A, Haberhauer G, Gerzabek M H. Transformation of organic matter from maize residues into labile and humic fractions of three European soils as revealed by ¹³C distribution and CPMAS-NMR spectra. *European Journal of Soil Science*, 2000, 51 (4): 583-594.
- [64] Pan G X, Zhou P, Li L Q, Zhang X H. Core issues and research progress of soil science of C sequestration. *Acta Pedologica Sinica*, 2007, 44 (2): 327-337.
- [65] Liu M Q, Hu F, Chen X Y. A review on mechanisms of soil organic carbon stabilization. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (6): 2642-2650.
- [66] Six J, Bossuyt H, Degryze S, Denef K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*, 2004, 79 (1): 7-31.
- [67] Kohler J, Caravaca F, Carrasco L, Roldán A. Contribution of *Pseudomonas mendocina* and *Glomus intraradices* to aggregate stabilization and promotion of biological fertility in rhizosphere soil of lettuce plants under field conditions. *Soil Use and Management*, 2006, 22 (3): 298-304.
- [68] Puget P, Chenu C, Balesdent J. Dynamics of soil organic matter associated with particle-size fractions of water-stable aggregates. *European Journal of Soil Science*, 2000, 51 (4): 595-605.
- [69] Ge T D, Yuan H Z, Zhu H H, Wu X H, Nie S A, Liu C, Tong C L, Wu J S, Brookes P. Biological carbon assimilation and dynamics in a flooded rice-soil system. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 48: 39-46.

参考文献:

- [16] 韩鹰, 陈刚, 王忠. Rubisco 活化酶的研究进展. *植物学通报*, 2000, 17(4): 306-311.
- [34] 韩冰, 王效科, 欧阳志云. 中国农田生态系统土壤碳库的饱和水平及其固碳潜力. *农村生态环境*, 2005, 21 (4): 6-11.
- [35] 贾仲君. 稳定同位素核酸探针技术 DNA-SIP 原理与应用. *微生物学报*, 2011, 51 (12): 1585-1594.
- [49] 李玲, 肖和艾, 童成立, 丁龙君, 盛荣. 培养条件下旱地和稻田土壤活性有机碳对外源有机底物的响应. *生态学杂志*, 2008, 27 (12): 2178-2183.
- [58] 周萍, 宋国茜, 潘根兴, 李恋卿, 张旭辉. 三种南方典型水稻土长期试验下有机碳积累机制研究 II. 团聚体内有机碳的化学结合机制. *土壤学报*, 2009, 46 (2): 263-273.
- [64] 潘根兴, 周萍, 李恋卿, 张旭辉. 固碳土壤学的核心科学问题与研究进展. *土壤学报*, 2007, 44 (2): 327-337.
- [65] 刘满强, 胡锋, 陈小云. 土壤有机碳稳定机制研究进展. *生态学报*, 2007, 27 (6): 2642-2650.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.34, No.3 Feb., 2014 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Research advances and prospects of post-disaster ecological restoration assessment
..... LIU Xiaofu, WANG Wenjie, LI Jing, et al (527)
- The sustainability analysis of small hydropower plants in China based on ecological energetic accounting
..... PANG Mingyue, ZHANG Lixiao, WANG Changbo (537)

Autecology & Fundamentals

- An ecological study on zooplankton in the northern Beibu Gulf V: the effects of microzooplankton grazing on phytoplankton in summer
..... MA Lu, CAO Wenqing, ZHANG Wenjing, et al (546)
- Sexual size dimorphism and female individual fecundity of *Silurus asotus* and *Clarias fuscus*
..... FAN Xiaoli, LIN Zhihua, DING Xianlong, et al (555)
- Effect of environmental temperature on thermogenesis and evaporative water loss in Chinese bulbuls (*Pycnonotus sinensis*)
..... LIN Lin, CAO Mengting, HU Yilin, et al (564)
- Effects of irrigation on plant growth and nitrogen use characteristics of *Calligonum caput-medusae* Schrenk seedlings
..... HUANG Caibian, ZENG Fanjiang, LEI Jiaqiang, et al (572)
- Enzymatic activity during phytoremediation of polycyclic aromatic hydrocarbon impacted soil
..... ZHU Fan, HONG Xiangqi, YAN Wende, et al (581)
- Assessment of karst groundwater vulnerability in Chongqing based on revised RISKE model
..... WEI Xingping, PU Junbing, ZHAO Chunyong (589)
- Monitoring salt and water dynamics in farmland and drainage ditch in a saline environment under reduced drainage intensity
..... PAN Yanxin, LUO Wan, JIA Zhonghua, et al (597)

Population, Community and Ecosystem

- Spatial distribution and spatial association of *Stellera chamaejasme* population in the different altitude in degraded alpine grassland
..... GAO Fuyuan, ZHAO Chengzhang, ZHUO MA Lancuo (605)
- Biotic stress of predators on population of alligator weed flea beetle, *Agasicles hygrophila* (Col.: Chrysomelidae)
..... LIU Yufang, LI Fei, GUI Fangyan, et al (613)
- Characteristics of phytoplankton community in the northern South China Sea in summer and winter
..... MA Wei, SUN Jun (621)
- The amount and dynamics of litterfall in the natural secondary forest in Mopan Mountain
..... FAN Chunnan, GUO Zhongling, ZHENG Jinping, et al (633)
- Effects of continuous drought on soil bacteria populations and community diversity in sweet cherry rhizosphere
..... LIU Fangchun, XING Shangjun, MA Hailin, et al (642)
- The basic principle of random forest and its applications in ecology: a case study of *Pinus yunnanensis*
..... ZHANG Lei, Wang Linlin, ZHANG Xudong, et al (650)
- Quantitative analysis of driving factors for wetland degradation based on hydrology balance
..... HOU Peng, SHEN Wenming, WANG Qiao, et al (660)
- Stomatal and environmental control on evapotranspiration in a plantation in the lower mountain areas of North China
..... HUANG Hui, MENG Ping, ZHANG Jinsong, et al (667)
- The fluxes of carbon dioxide, methane and nitrous oxide in alpine grassland of the Tianshan Mountains, Xinjiang
..... HE Guixiang, LI Kaihui, SONG Wei, et al (674)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Analysis the relationship between ecological footprint (EF) of ningxia and influencing factors: Partial Least-Squares Regression (PLS) MA Mingde, MA Xuejuan, XIE Yingzhong, et al (682)
- Profile distribution patterns of soil organic carbon and the rate of carbon sequestration in Ningxia Irrigation Zone DONG Linlin, YANG Hao, YU Dongsheng, et al (690)
- Molecular mechanism on carbon dioxide assimilation of autotrophic microorganism and carbon translocation in agricultural soils WU Xiaohong, JIAN Yan, CHEN Xiaojuan, et al (701)

Resource and Industrial Ecology

- Ecological efficiency analysis of the circular economy system in mining area based on emergy analytic approach SUN Yufeng, GUO Quanying (710)
- Assessing synthetic carrying capacity based on AD-AS model: a case study in Coastal Zone, Zhoushan SU Panpan, YE Shufeng, GUO Zhongyang, et al (718)

Urban, Rural and Social Ecology

- Driving forces analysis of urban expansion based on boosted regression trees and Logistic regression LI Chunlin, LIU Miao, HU Yuanman, et al (727)

Research Notes

- Spatial-temporal variability of dry and wet deposition of atmospheric nitrogen in different ecological regions of Shaanxi LIANG Ting, TONG Yan'an, LIN Wen, et al (738)
- The effects of different mulching way on soil water thermal characteristics in pear orchard in the arid area LIU Xiaoyong, LI Hongxun, LI Jianming, et al (746)
- Structure and diversity of soil fauna communities in the tundra of the Changbai Mountains, China WANG Zhenhai, YIN Xiuqin, JIANG Yunfeng (755)
- Modeling the total allowable area for coastal reclamation: a case study of Xiamen, China LIN Chenchen, RAO Huanhuan, LIU Yan, et al (766)

《生态学报》2014 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 34 卷 第 3 期 (2014 年 2 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 34 No. 3 (February, 2014)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail: journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add: P.O.Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行人

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元