

DOI: 10.5846/stxb202006171568

于颖超, 张心昱, 戴晓琴, 吕斯丹, 杨洋, 史丽娟. 亚热带红壤区森林土壤剖面微生物残体碳分布及影响因素. 生态学报, 2022, 42(3): 1108-1117.
Yu Y C, Zhang X Y, Dai X Q, Lü S D, Yang Y, Shi L J. Distributions and influencing factors of microbial residue carbon contents in forest soil profiles in subtropical red soil region. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(3): 1108-1117.

亚热带红壤区森林土壤剖面微生物残体碳分布及影响因素

于颖超^{1,2}, 张心昱^{1,2,*}, 戴晓琴^{1,2}, 吕斯丹¹, 杨洋^{1,2}, 史丽娟^{1,2}

1 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

2 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100190

摘要: 土壤剖面中 20cm 以下土壤有机碳 (SOC) 储量占土壤剖面总 SOC 储量 50% 左右, 由于土壤微生物残体碳 (MRC) 是稳定土壤碳库的重要来源, 因此研究土壤剖面中 MRC 对 SOC 的贡献对于评估土壤碳储量具有重要意义。然而, 目前关于 MRC 含量及其对 SOC 贡献的研究多数集中在土壤表层, 在土壤剖面和母质中尚不清楚。选取江西省千烟洲亚热带典型森林红壤剖面, 通过氨基糖与磷脂脂肪酸 (PLFA) 微生物标志物分析方法, 分析红壤剖面和母质中 MRC 的影响机制及其对 SOC 贡献的分布特征。研究表明: (1) MRC 含量随着土壤剖面深度增加而显著降低 ($P < 0.05$), 在整个土壤剖面中, 细菌 MRC 对 SOC 贡献为 6%—12%, 真菌 MRC 对 SOC 贡献为 12%—36%, MRC 对 SOC 贡献为 18%—46%。从土壤表层至母质, 真菌 MRC 对 SOC 贡献高于细菌 MRC。 (2) 结构方程模型结果表明, 在土壤剖面中, MRC 含量主要受到微生物-PLFA 含量、容重和溶解态有机碳含量的影响。研究量化了红壤剖面中 MRC 对 SOC 的贡献, 表明在 20cm 以下土壤及母质中, 微生物残体碳对红壤地区生态系统碳库具有重要贡献。

关键词: 氨基糖; 磷脂脂肪酸; 细菌; 真菌; 放线菌; 母质

Distributions and influencing factors of microbial residue carbon contents in forest soil profiles in subtropical red soil region

YU Yingchao^{1,2}, ZHANG Xinyu^{1,2,*}, DAI Xiaoqin^{1,2}, LÜ Sidan¹, YANG Yang^{1,2}, SHI Lijuan^{1,2}

1 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China

Abstract: In soil profiles, soil organic carbon (SOC) storage beneath 20cm accounts for about 50% of the total SOC storage in the terrestrial ecosystem. Microbial residue carbon (MRC) is considered as an important constituent of persistent soil organic carbon. It is important to learn the role of MRC for soil carbon storage in deep soil as the main source of soil stable carbon pool. Until now, most studies involving MRC content and the contribution of MRC to SOC have mainly focused on surface soil, but seldom in deep soil and parent material. In this study, we selected typical red soil profiles in Qianyanzhou, Jiangxi province in subtropical region. We measured the microbial biomarkers of amino sugars and phospholipid fatty acids (PLFAs) which represent microbial residue carbon content and living microbial biomass content, respectively. The objective of the study was to analyze the influence factors of MRC and to quantify the contributions of MRC to SOC along the soil profiles from the surface to parent material. The results showed that (1) bacterial residue carbon

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (41830860); 国家自然科学基金面上项目 (41877091)

收稿日期: 2020-06-17; 网络出版日期: 2021-10-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangxy@igsnr.ac.cn

(MRC_B), fungal residue carbon (MRC_F) and MRC contents decreased significantly with soil depth ($P < 0.05$), and were about 0.08, 0.18, 0.25 g/kg at the parent material, respectively. The contributions of MRC to SOC along the soil profiles remained unchanged because of the same variation trend of MRC and SOC contents. Along the whole soil profiles, the contributions of MRC_B, MRC_F and MRC to SOC were about 6%—12%, 12%—36% and 18%—46%, respectively. The contribution of MRC_F to SOC was higher than that of MRC_B to SOC from surface soil to parent material. This may be caused by different components of cell walls in bacteria and fungi. The chitin in cell wall of fungi is more difficult to decompose than peptidoglycan in cell wall of bacteria. In addition, MRC_F could have more physical protection than MRC_B by soil aggregates since extracellular mycelia and polysaccharides are involved in the formation of soil aggregates. (2) The structural equation model showed that MRC content was largely determined by microbial biomass content of PLFA biomarkers, soil bulk density (Db) and dissolved organic carbon (DOC) content in the soil profiles, while Db and DOC indirectly influenced but microbial-PLFA content directly influenced the MRC content. Our study quantified the contribution of MRC to SOC along the soil profile and emphasized the contribution of MRC to the formation of ecosystem carbon pool beneath 20cm and in the parent material in red soil region.

Key Words: amino sugars; phospholipid fatty acids; bacteria; fungi; actinobacteria; parent material

土壤是陆地生态系统中最大的有机碳库,其所含碳量大约是大气和植被所含碳量总和的 2—3 倍,在陆地生态系统碳循环中起到重要作用^[1]。微生物通过分解代谢促进土壤有机碳(SOC)降解,同时也通过合成代谢将土壤中可利用性碳转化为可长期储存的稳定态碳,在碳库的调控中发挥着重要作用^[2]。以往研究认为,土壤微生物活体有机碳在 SOC 总量中的比例低于 4%,对陆地生态系统碳库贡献较小^[3]。微生物死亡残体有机碳(MRC)在土壤中周转时间比微生物活体碳更长,对稳定性碳库的形成具有重要贡献^[4],并可表征微生物对 SOC 的长期贡献^[5-6]。

土壤剖面中 20cm 以下的 SOC 储量占总 SOC 储量的 50%左右^[7],土壤微生物残体的标志物氨基糖主要来源于微生物细胞壁,其在微生物死亡后仍能够在土壤中长期稳定存在^[8],因此 MRC 对深层土壤稳定 SOC 库的贡献不容忽视。底物 SOC、TN、DOC 含量、pH 及含水量等在土壤剖面中存在差异,影响微生物群落结构、微生物活性和繁殖^[9]。有研究表明,MRC 含量受到底物 SOC 和活体微生物生物量的影响^[10];另外,全球森林生态系统土壤微生物残体控制因素的研究表明,在 0—20cm 土壤中,微生物残体的含量主要受到 pH 和微生物生物量碳的调控^[11]。

目前的研究主要集中在表层土壤,缺乏针对包含土壤剖面和母质层整体系统开展的研究,20cm 以下土壤和母质中 MRC 对 SOC 的贡献及其影响机制还不清楚^[12]。地球关键带指浅层岩石-土壤-大气-水-生物及人类活动相互作用、为生命系统提供支撑资源的异质的地球表层系统^[13]。本研究基于地球关键带的理念,认知表层-深层土壤-母质中 MRC 的分布特征,这对理解土壤圈和陆地生态系统碳循环过程、碳库形成机制及碳库动态演变具有重要意义。

中国亚热带红壤区丘陵山地森林生态系统是全球代表性的红壤区域地球关键带生态系统类型。我国人工林面积占全球人工林总面积 25%^[14],其中亚热带人工林具有碳汇功能^[15]。因此,本研究选取亚热带典型森林土壤剖面,通过氨基糖和磷脂脂肪酸(PLFA)微生物标志物方法分别表征 MRC 含量和活体微生物生物量,探究细菌 MRC(MRC_B)、真菌 MRC(MRC_F)从地表到母质的剖面分布特征及其影响机制。我们假设(1)随着剖面深度增加,MRC_B、MRC_F及 MRC 含量减少;而 MRC 对 SOC 的贡献升高,这是由于随着土壤剖面深度增加,植物源碳逐渐减少导致微生物碳对 SOC 的相对贡献增加^[16]; (2)微生物残体来源于死亡后的微生物细胞壁,与活体微生物生物量有关^[17]。由于底物通过调控微生物代谢影响微生物生物量,进而影响 MRC 的积累^[10]。因此在整个土壤剖面中,MRC 含量可能主要受底物的影响。本研究旨在促进亚热带森林土壤剖面及母质中微生物残体碳对土壤碳库贡献的理解,对于研究红壤土壤碳库储存具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究地点位于江西省千烟洲亚热带森林生态系统观测研究站(26°44'29"N, 115°03'29"E)。处于亚热带季风气候区, 年均气温 17.9℃, 年均降雨量为 1475mm, 土壤类型以红壤为主, 成土母质多为红色砂岩和泥岩^[18]。主要树种为 1985 年前后种植的湿地松(*Pinus elliottii* Engelm)、马尾松(*Pinus massoniana*) 和杉木(*Cunninghamia lanceolata*) 等^[19]。

1.2 土壤样品与采集

2019 年 6 月, 在江西省千烟洲亚热带森林生态系统观测研究站森林样地中, 设置 4 个面积为 20m * 20m 的针叶林样方, 植被主要为马尾松林(表 1)。在样方中间位置, 挖掘土壤剖面至母质。在 4 个土壤剖面中分别取 0—5cm、5—10cm、10—20cm、20—40cm、40—母质上 5cm、母质上 5cm 和母质 7 个层次(图 1)。具体剖面采样点信息见表 1。

采集土壤样品并混合均匀, 去除石砾、根系等杂物, 过 2mm 筛, 用自封袋密封。取部分土壤样品烘干、研磨, 分析 SOC 和全氮(TN) 含量。其余样品于 4℃ 下冷藏保存, 用于测定土壤含水量(SWC)、pH、溶解态有机碳(DOC)、微生物-PLFA 含量及 MRC 含量。

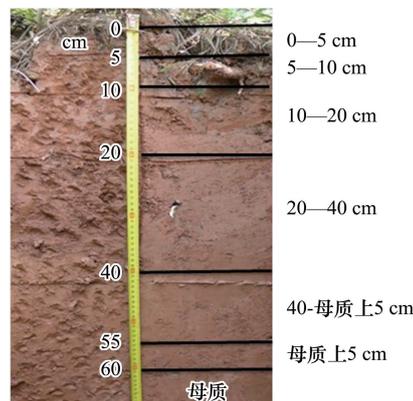


图 1 土壤剖面及采样土层示意图

Fig.1 The photo of a soil profile and sampling soil layers

表 1 土壤剖面基本概况

Table 1 General information of the sampling soil profiles

林分类型 Forest type	地理位置 Location	海拔高度/m Elevation	土壤深度/cm Soil depth	主要乔木 Main trees	主要灌木 Main shrubs	主要草本 Main herbaceous
针叶林 Coniferous forest	26°44'26"N 115°3'18"E	116	60	马尾松 (<i>Pinus massoniana</i>)	毛药红淡 (<i>Adinandra millettii</i>) 白栎 (<i>Quercus fabri</i>)	淡竹叶 (<i>Lophatherum gracile</i>) 竹叶草 (<i>Oplismenus compositus</i>)
	26°44'42"N 115°3'57"E			95	170	木荷 (<i>Schima superba</i>) 马尾松 (<i>Pinus massoniana</i>)
	26°44'37"N 115°3'37"E	107	160	马尾松 (<i>Pinus massoniana</i>)	毛药红淡 (<i>Adinandra millettii</i>) 三叶赤楠 (<i>Syzygium grijsii</i>)	狗脊 (<i>Woodwardia japonica</i>) 扇形铁线蕨 (<i>Adiantum flabellulatum</i>)
	26°44'31"N 115°3'34"E	106	215	马尾松 (<i>Pinus massoniana</i>) 湿地松 (<i>Pinus elliottii</i> Engelm)	欏木 (<i>Loropetalum chinense</i>) 毛药红淡 (<i>Adinandra millettii</i>)	狗脊 (<i>Woodwardia japonica</i>) 芒萁 (<i>Dicranopteris dichotoma</i>)

1.3 土壤样品分析

土壤容重(Db)用环刀法测定, SWC 用烘干恒重法测定, pH(土水比 1:2.5)用 pH 计测定, DOC 通过 0.05 mol/L K₂SO₄(土液比 1:5)浸提, 通过总有机碳分析仪(Liqui TOC II, Elementar, Germany)测定。SOC 和 TN 通过元素分析仪(Elementar, Vario Max CN, Germany)测定^[20]。土壤基本理化性质见表 2。

表 2 土壤理化性质剖面分布

Table 2 The soil properties in different layers along profiles

深度 Depth	土壤含水量 SWC/%	pH	容重 Db/ (g/cm ³)	土壤有机碳 SOC/ (g/kg)	溶解态有机碳 DOC/ (mg/kg)	总氮 TN/ (g/kg)
0—5 cm	29±2.3a	4.18±0.09c	1.28±0.02e	15.5±2.39a	51.4±6.36a	1.1±0.17a
5—10 cm	23±0.9ab	4.21±0.06c	1.33±0.02e	10.2±1.67b	54.2±8.12a	0.8±0.10b
10—20 cm	21±0.4b	4.26±0.06c	1.44±0.02cd	4.6±0.76c	46.2±6.72ab	0.5±0.05c
20—40 cm	23±1.5ab	4.21±0.06c	1.37±0.05de	3.5±0.52c	37.9±3.64abc	0.4±0.05c
40—母质上 5cm 40—5cm above parent material	23±1.6ab	4.54±0.11b	1.47±0.03bc	2.1±0.23c	29.1±6.17bc	0.4±0.05c
母质上 5cm 5cm above parent material	23±1.7ab	4.74±0.12ab	1.54±0.03b	1.9±0.31c	26.0±3.98c	0.3±0.03c
母质 Parent material	17±4.9b	4.99±0.13a	1.90±0.00a	0.9±0.12c	23.6±2.24c	0.3±0.05c

每列不同小写字母表示不同土层间差异显著 ($P < 0.05$, $n = 4$), 数据表示平均值±标准误; SWC: 土壤含水量 soil water content; Db: 土壤容重 Soil bulk density; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; DOC: 溶解态有机碳 Dissolve organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen

土壤中氨基葡萄糖 (GluN) 主要来源于真菌细胞壁, 以几丁质成分存在。氨基胞壁酸 (MurN) 唯一来源于细菌细胞壁^[21]。氨基糖的测定参考 Indorf 等^[22] 邻苯二醛 (OPA) 柱前衍生-高效液相色谱 (HPLC) 方法。即取 1g 新鲜过筛土于水解管中, 加入 10mL 6 mol/L 盐酸, 在烘箱中 105℃ 下放置 6 h 进行水解, 并使用 OPA 衍生, 使用配备十八烷基硅化硅胶凝胶柱 (ODS) (Acclaim120 C18; 4.6×150mm, 3μm) 的高效液相色谱仪分离 (Dionex Ultimate3000, Thermo Fish Scientific, USA), 使用发射波长为 445nm 和激发波长为 330nm 的荧光检测器检测, 采用混合氨基糖的标准溶液色谱图对氨基糖进行鉴定和定量。

磷脂脂肪酸 (PLFA) 是微生物活体细胞膜的成分, 其在微生物死亡后迅速分解, 不存在于死亡微生物中, 可以作为活体微生物生物量的指标^[23]。主要参考 Frostegard 等^[24] 和 Bossio 等^[25] 方法, 主要步骤为称取相当于 8g 干土的鲜土样品, 用磷酸钾、氯仿和甲醇缓冲液提取, 在硅胶柱上分离磷脂。样品经温和碱性甲醇分解形成脂肪酸甲酯 (FAMES) 后, 在己烷中溶解, 加入脂肪酸 19:0 作为内标, 通过气相色谱仪 (Agilent 7890 B) 测定, 用 MIDI Sherlock 微生物鉴定系统 (Version 4.5; MIDI Inc., Newark, DE) 对 PLFA 进行鉴定。表征微生物的 PLFA 标志物见表 3。

表 3 表征不同种群微生物的磷脂脂肪酸标志物

Table 3 Phospholipid fatty acid (PLFA) biomarkers of different microbial community biomass

微生物种群 Microbial community	磷脂脂肪酸标志物 Phospholipids fatty acid biomarkers	参考文献 References
细菌 Bacteria	i14:0, i15:0, i15:1, a15:0, i16:0, i17:0, a17:0 16:1ω7c, 16:1ω9c, 16:1 20H, 17:1ω7c, 17:1ω8c, 18:1ω5c, 18:1ω7c, cy17:0 ω7c, cy19:0 ω7c	[26—30]
真菌 Fungi	16:1ω5c, 18:1ω9c, 18:2ω6c, 18:2ω9c, 18:3ω6c	[26—27, 31]
放线菌 Actinomycetes	10me16:0, 10me17:0, 10me18:0	[26]

2 计算与统计分析

2.1 土壤中微生物残体碳的计算

土壤 MRC_F 含量 (g/kg) 的计算公式为:

$$MRC_F = (GluN - 2 \times MurN) \times 179.2 \times 9$$

式中, GluN 的分子质量为 179.2, GluN、MurN 单位为 mmol/g, 假设细菌细胞中 MurN 与 GluN 以 1:2 比例出现, 从 GluN 中减去细菌 GluN 得到真菌 GluN, 通过数值 9 将真菌 GluN 变换为 MRC_F ^[21]。

土壤中 MRC_B 含量 (g/kg) 计算公式为:

$$MRC_B = MurN \times 251.2 \times 45$$

式中, $MurN$ 单位为 mmol/g, $MurN$ 的分子质量为 251.2, 通过 $MurN$ 含量乘以转换系数 45 得到 MRC_B 含量^[30]。
 MRC 含量 (g/kg) 为 MRC_F 与 MRC_B 含量 (g/kg) 加和^[32]。

2.2 统计分析

使用 SPSS 20.0 进行统计分析。通过 One-sample Kolmogorov-Smirnov 检验数据正态分布, 对于不符合正态分布的细菌、真菌-PLFA 含量进行对数转换。采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 比较不同剖面深度的 MRC_B 、 MRC_F 、 MRC 及微生物-PLFA 含量的差异, 采用 Duncan 法进行多重比较 ($P < 0.05$ 为差异显著)。结构方程模型 (SEM) 在软件 AMOS 22.0 中完成, 利用 SEM 分析土壤环境因子、土壤养分及微生物-PLFA 含量对 MRC 的影响路径及程度, 采用极大似然估计法对模型进行拟合。本研究中, $\chi^2/df < 2$ 、 $P > 0.05$ 、 $RMSEA < 0.10$ 、 $GFI > 0.90$ 时, 模型拟合良好。利用 Sigma Plot 10.0 软件进行作图。数据为平均值 \pm 标准误 ($n = 4$)。

3 结果与分析

3.1 微生物残体碳含量的剖面分布

从土壤表层至母质, MRC_B 、 MRC_F 、 MRC 含量随着土壤剖面深度的增加显著降低 ($P < 0.05$), 在母质处含量最低, 变化范围分别为 0.08—1.15、0.18—4.79、0.25—6.01 g/kg。 MRC_B 、 MRC_F 、 MRC 含量为 0—5cm > 5—10cm > 10—20cm > 20—40cm \approx 40cm—母质。在 0—5cm 土壤中, MRC_F/MRC_B 比值 (3.92) 显著高于其它土层 (1.25—2.60) ($P < 0.05$) (图 2)。

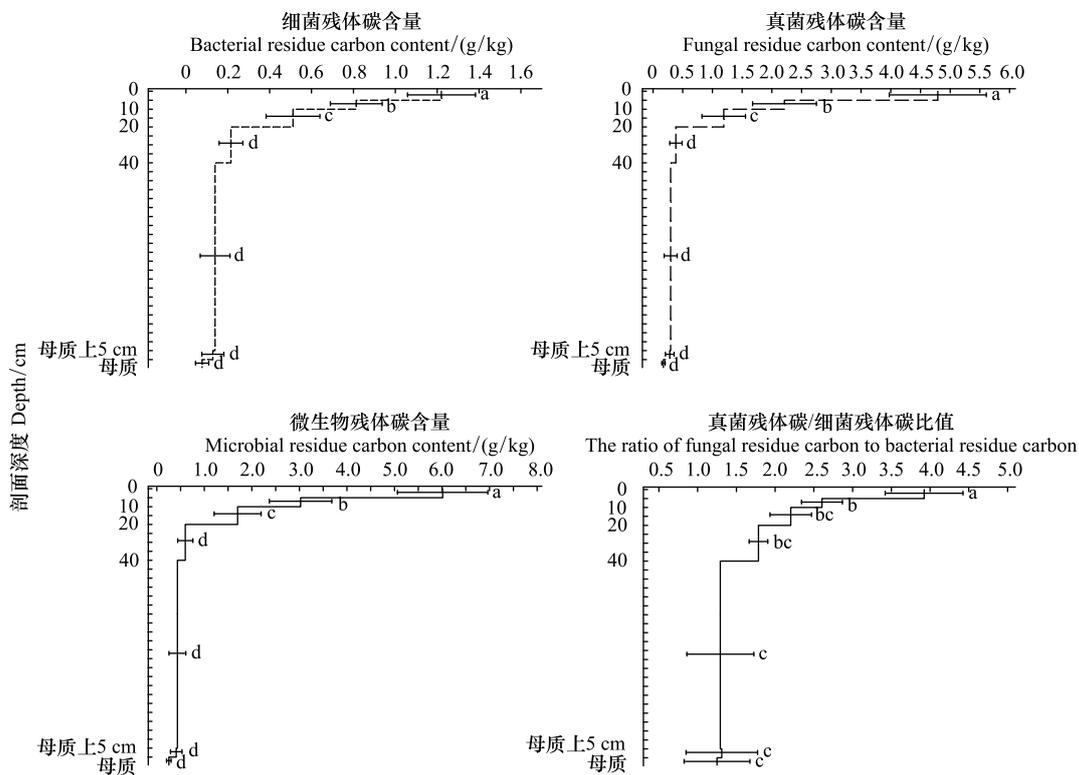


图 2 微生物残体碳含量的剖面分布

Fig. 2 Distributions of microbial residue carbon contents in the soil profiles

不同的字母代表显著性差异 ($P < 0.05$)

3.2 真菌、细菌微生物生物量的剖面分布

从土壤表层至母质,细菌、真菌、放线菌及微生物-PLFA 含量随土壤剖面深度的增加而显著降低 ($P < 0.05$),变化范围为 0.12—3.92、0.02—0.93、0.00—0.74、0.13—5.59 mg/kg。在整个土壤剖面中真菌及微生物-PLFA 含量表现为 0—5cm > 5—10cm > 10—20cm ≈ 20cm—母质。在母质处土壤微生物-PLFA 含量最低,细菌、真菌及微生物-PLFA 含量分别为 0.12、0.02、0.13mg/kg(图 3)。

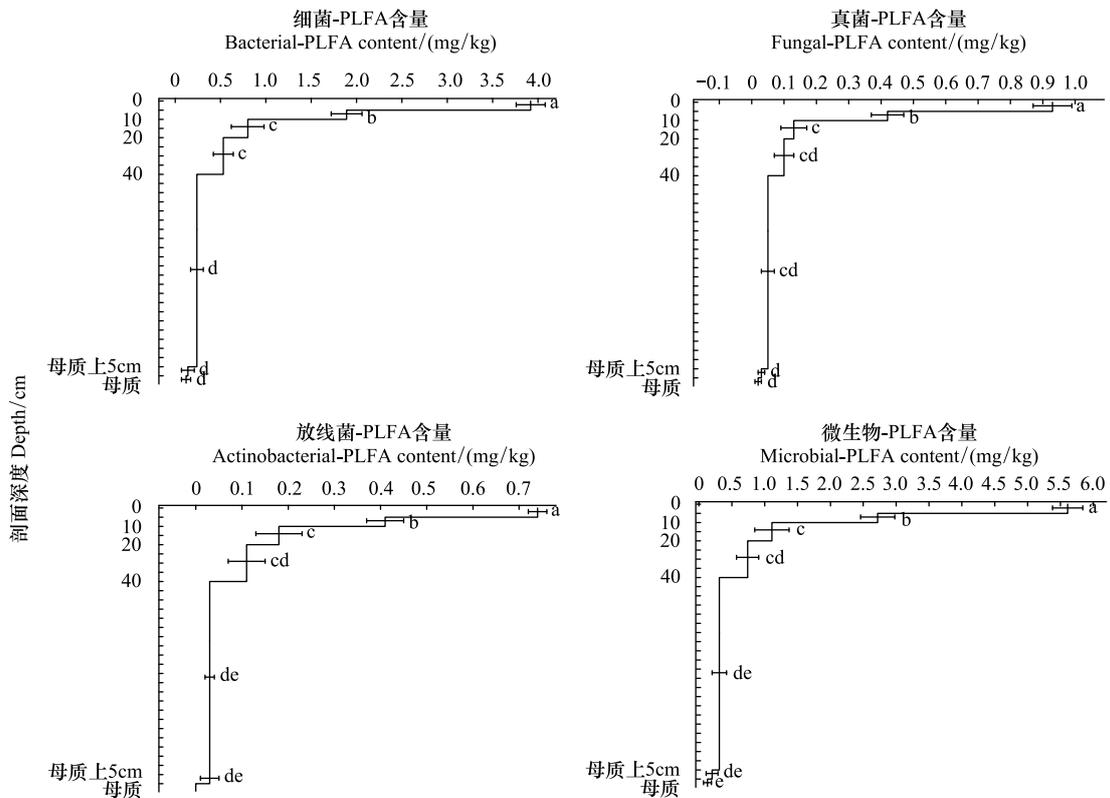


图 3 不同种群微生物-PLFA 含量的剖面分布

Fig.3 Distributions of microbial-PLFA content from different microbial communities in the soil profiles

PLFA: 磷脂脂肪酸 Phospholipid fatty acids

3.3 微生物残体碳对土壤有机碳贡献的剖面分布

随着土壤剖面深度增加, MRC_F 对 SOC 贡献先降低后升高;在 0—5cm 土壤中, MRC_F 对 SOC 贡献最高,为 36%;在 20—40cm 土壤中, MRC_F 对 SOC 贡献最低,为 12%。在整个土壤剖面中 MRC_B 、 MRC 对 SOC 贡献分别为 6%—12%, 18%—46%,但变化不显著 ($P > 0.05$) (图 4)。

3.4 土壤微生物残体碳含量的影响因素

SEM 拟合结果表明,在整个土壤剖面中, Db 、DOC 和微生物-PLFA 含量解释了土壤 MRC 含量 81% 的变异。 Db 间接影响 MRC 含量,一方面通过影响 DOC,路径系数为-0.53,影响微生物-PLFA 含量的形成,最终影响 MRC 含量;另一方面通过直接影响微生物-PLFA 含量,路径系数为-0.39,进而影响 MRC 含量。DOC 通过影响微生物-PLFA 含量间接影响 MRC 含量,间接影响效应为 0.37。微生物-PLFA 含量直接影响 MRC 含量,路径系数为 0.90(图 5)。

4 讨论

与第一个假设一致, MRC_B 、 MRC_F 、 MRC 及 SOC 含量随着土壤剖面深度增加而降低,与此前研究结果一

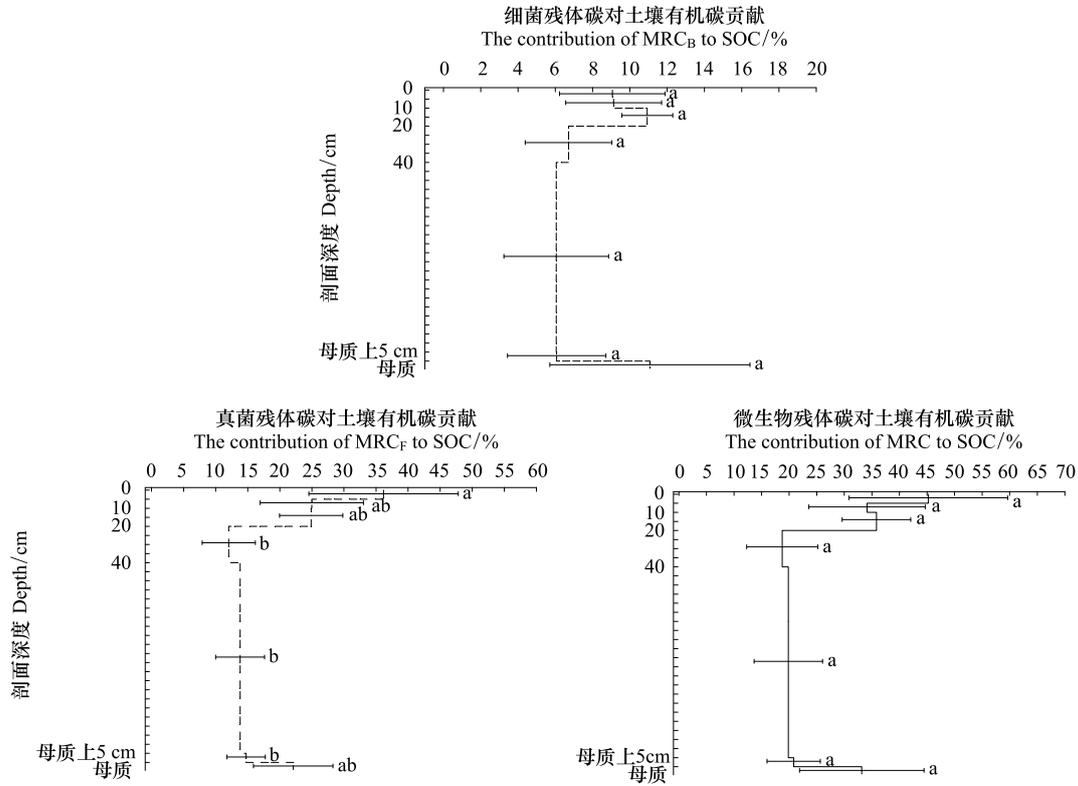


图 4 微生物残体碳对土壤有机碳贡献的剖面分布

Fig.4 Contribution of microbial residue carbon to soil organic carbon contents in the soil profiles

SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; MRC: 土壤微生物残体碳 Microbial residue carbon

致^[11, 33]。微生物残体主要来源于死亡后的微生物细胞壁^[34],与微生物生物量呈正相关性^[17]。本研究 SEM 表明 DOC 含量通过影响微生物生物量进而影响 MRC 含量,这与第二个假设一致。DOC 是微生物生长的速效底物,为微生物提供能量,进而影响微生物生物量^[35]。随着土壤剖面深度增加,矿物表面的吸附作用导致 DOC 含量降低^[36],微生物获得的能量减少,微生物-PLFA 含量降低。因此随着土壤剖面加深,DOC 含量通过调控微生物代谢降低微生物生物量,进而减弱 MRC 积累。另外由于植物凋落物和细根碳的影响,使得 0—20cm 土壤中存在大量植物碳^[37—38]。这部分植物碳能够为土壤微生物提供能源,经微生物分泌的胞外酶作用后形成溶解糖、有机酸和氨基酸输入土壤,可被微生物快速吸收利用,通过微生物的生物合成作用构建自身生物量^[39—40],在微生物死亡后形成长期稳定存在的微生物残体,有利于 0—20cm 土壤中 MRC 的积累。

另外在土壤剖面中,Db 对微生物-PLFA 含量具有显著负效应,表明微生物生物量还受到土壤环境的影响。随着剖面深度增加,土壤 Db 增大,土壤中通气透水性降低^[41],这减少了剖面中气体流动和氧气含量^[42],限制了土壤中 DOC 向下部迁移,20cm 以下土壤中低含

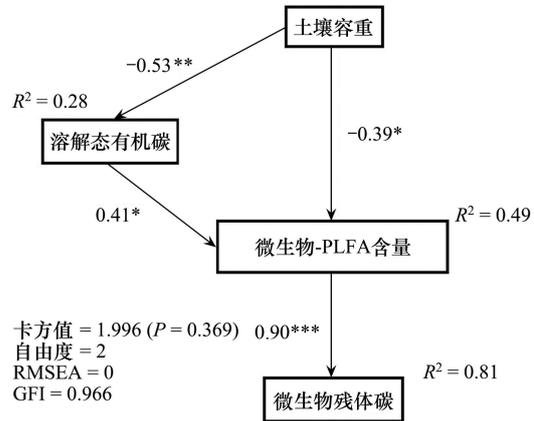


图 5 微生物残体碳影响因素的结构方程模型(SEM)分析

Fig.5 Structural equation model analyses of the factors affecting microbial residue carbon contents

图中单向箭头表示路径,箭头上的数字表示标准化的路径系数;***表示 P<0.001, **表示 P<0.01, *表示 P<0.05;R²值表示其他变量所解释的因变量的比例

氧量和较低的速度底物限制微生物合成代谢,抑制活体微生物生物量产生^[11, 43],导致微生物-PLFA 含量降低,不利于微生物残体的积累,因此 MRC 含量随着土壤剖面深度增加而降低。此外也有研究表明,微生物生物量受到土壤矿物的影响,土壤有机质与矿物质的结合降低了有机质被微生物接触利用的机会^[4]。因此在 20cm 以下土壤剖面中,由于矿物质的保护阻碍了微生物获取养分,最终导致微生物生物量形成和微生物残体积累受到抑制。

MRC_B、MRC 对 SOC 贡献沿着土壤剖面深度增加没有显著变化,但 MRC_F对 SOC 的贡献先降低后升高,这与第一个假设不一致。此前有研究表明,MRC 对 SOC 贡献沿着剖面深度增加而升高^[44]。本研究土壤剖面中 MRC 含量与 SOC 含量变化趋势一致,所以 MRC 对 SOC 贡献沿着土壤剖面没有显著变化。对于 MRC_F而言,由于在 0—20cm 土壤剖面中,难分解的植物碳输入随着剖面深度增加逐渐减少,而真菌主要分解难降解有机质^[45],故真菌-PLFA 含量显著降低,真菌微生物残体来源于真菌细胞壁,这导致 MRC_F对 SOC 贡献降低。而在 20cm 以下的土壤中,由于 SOC 的稳定受到土壤团聚体的影响^[4],而真菌细胞外的菌丝和多糖直接参与土壤团聚体的形成^[46],因此可能由于团聚体闭蓄作用的影响,MRC_F对土壤稳定性有机碳的贡献升高。

在整个土壤剖面中,MRC_F对 SOC 的贡献高于 MRC_B。已有研究表明,相比于细菌,真菌能够利用更顽固的组分作为能量来源^[47]。本研究地点主要树种为马尾松,马尾松松针角质层发达,多为厚革质,马尾松凋落物的输入使得 0—20cm 表层土壤中含有较多木质素、纤维素等难分解物质,不容易被分解^[48]。因此在 0—20cm 土壤中,真菌的竞争优势使得 MRC_F对 SOC 贡献更高。在 20cm 以下土壤中,一方面因为细菌细胞壁成分主要为肽聚糖,而真菌细胞壁含有难分解的几丁质成分;MRC_B更容易分解,而 MRC_F分解的更慢,这有利于 MRC_F在土壤中残存和蓄积^[49]。另外,由于真菌细胞外的菌丝和多糖参与土壤团聚体的形成,MRC_F更容易受到物理保护^[46],因此 MRC_F对 SOC 贡献更高。

5 结论

本研究表明,MRC_B、MRC_F及 MRC 含量随土壤剖面深度增加而降低,MRC_F对 SOC 的贡献随剖面深度增加先降低后增加,范围为 12%—36%。而 MRC_B、MRC 对 SOC 的贡献随剖面深度增加没有显著变化,分别为 6%—12%、18%—46%。MRC 对 SOC 的贡献沿着剖面变化并不显著,主要因为土壤剖面中 MRC 含量与 SOC 含量变化趋势一致。在整个土壤剖面中,微生物-PLFA 含量和 DOC 含量对 MRC 含量具有显著正效应,而 Db 则是显著负效应。本研究结果表明,微生物残体碳在 20cm 以下的亚热带土壤碳汇中发挥重要作用。

参考文献 (References):

- [1] Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 2015, 528(7580): 60-68.
- [2] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2017, 2(8): 6.
- [3] Liang C, Balser T C. Microbial production of recalcitrant organic matter in global soils: implications for productivity and climate policy. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(1): 75.
- [4] 汪景宽, 徐英德, 丁凡, 高晓丹, 李双异, 孙良杰, 安婷婷, 裴久渤, 李明, 王阳, 张维俊, 葛壮. 植物残体向土壤有机质转化过程及其稳定机制的研究进展. *土壤学报*, 2019, 56(03): 528-540.
- [5] Kallenbach C M, Frey S D, Grandy A S. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 13630.
- [6] Liang C, Cheng G, Wixon D L, Balser T C. An Absorbing Markov Chain approach to understanding the microbial role in soil carbon stabilization. *Biogeochemistry*, 2011, 106(3): 303-309.
- [7] Balesdent J, Basile-Doelsch I, Chadoeuf J, Cornu S, Derrien D, Fekiacova Z, Hatté C. Atmosphere-soil carbon transfer as a function of soil depth. *Nature*, 2018, 559(7715): 599-602.
- [8] Glaser B, Turrión M a-B, Alef K. Amino sugars and muramic acid—biomarkers for soil microbial community structure analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(3): 399-407.

- [9] Eilers K G, Debenport S, Anderson S, Fierer N. Digging deeper to find unique microbial communities; The strong effect of depth on the structure of bacterial and archaeal communities in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 50: 58-65.
- [10] Huang Y, Liang C, Duan X W, Chen H, Li D J. Variation of microbial residue contribution to soil organic carbon sequestration following land use change in a subtropical karst region. *Geoderma*, 2019, 353: 340-346.
- [11] Ni X Y, Liao S, Tan S Y, Wang D Y, Peng Y, Yue K, Wu F Z, Yang Y S. A quantitative assessment of amino sugars in soil profiles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 143: 107762.
- [12] 徐丽, 于贵瑞, 何念鹏. 1980s-2010s 中国陆地生态系统土壤碳储量的变化. *地理学报*, 2018, 73(11): 2150-2167.
- [13] 温学发, 张心昱, 魏杰, 吕斯丹, 王静, 陈昌华, 宋贤威, 王晶苑, 戴晓琴. 地球关键带视角理解生态系统碳生物地球化学过程与机制. *地球科学进展*. 2019, 34(05): 471-479.
- [14] Piao S L, Fang J Y, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T. The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 2009, 458(7241): 1009-1013.
- [15] Lu F, Hu H F, Sun W J, Zhu J J, Liu G B, Zhou W M, Zhang Q F, Shi P L, Liu X P, Wu X, Zhang L, Wei X H, Dai L M, Zhang K R, Sun Y R, Xue S, Zhang W J, Xiong D P, Deng L, Liu B J, Zhou L, Zhang C, Zheng X, Cao J S, Huang Y, He N P, Zhou G Y, Bai Y F, Xie Z Q, Tang Z Y, Wu B F, Fang J Y, Liu G H, Yu G R. Effects of national ecological restoration projects on carbon sequestration in China from 2001 to 2010. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4039-4044.
- [16] Rumpel C, Koegel-Knabner I. Deep soil organic matter—a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil*, 2011, 338(1-2): 143-158.
- [17] Ding X L, Chen S Y, Zhang B, He H B, Filley T R, Horwath W R. Warming yields distinct accumulation patterns of microbial residues in dry and wet alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Biology and Fertility of Soils*, 2020, 56(7): 881-892.
- [18] Wen X F, Wang H M, Wang J L, Yu G R, Sun X M. Ecosystem carbon exchanges of a subtropical evergreen coniferous plantation subjected to seasonal drought, 2003-2007. *Biogeosciences*, 2010, 7(1): 357-369.
- [19] Yang B, Wen X F, Sun X M. Seasonal variations in depth of water uptake for a subtropical coniferous plantation subjected to drought in an East Asian monsoon region. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 201: 218-228.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000: 25-98.
- [21] Joergensen R G. Amino sugars as specific indices for fungal and bacterial residues in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(5): 559-568.
- [22] Indorf C, Dyckmans J, Khan K S, Joergensen R G. Optimisation of amino sugar quantification by HPLC in soil and plant hydrolysates. *Biology and Fertility of Soils*, 2011, 47(4): 387-396.
- [23] Zelles L. Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharides in the characterisation of microbial communities in soil: a review. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, 29(2): 111-129.
- [24] Frostegard A, Baath E. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 1996, 22(1-2): 59-65.
- [25] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities; Phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns. *Microbial Ecology*, 1998, 35(3): 265-278.
- [26] Fierer N, Schimel J P, Holden P A. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(1): 167-176.
- [27] Bach E M, Baer S G, Meyer C K, Six J. Soil texture affects soil microbial and structural recovery during grassland restoration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(12): 2182-2191.
- [28] Bossio D A, Fleck J A, Scow K M, Fujii R. Alteration of soil microbial communities and water quality in restored wetlands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(6): 1223-1233.
- [29] Landesman W J, Dighton J. Response of soil microbial communities and the production of plant-available nitrogen to a two-year rainfall manipulation in the New Jersey Pinelands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(10): 1751-1758.
- [30] Inglett K S, Inglett P W, Reddy K R. Soil Microbial Community Composition in a Restored Calcareous Subtropical Wetland. *Soil Science Society of America*, 2011, 75(5): 1731-1740.
- [31] Sampedro L, Jeannotte R, Whalen J K. Trophic transfer of fatty acids from gut microbiota to the earthworm *Lumbricus terrestris* L. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(8): 2188-2198.
- [32] Liang C, Amelung W, Lehmann J, Kaestner M. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. *Global Change Biology*, 2019, 25(11): 3578-3590.
- [33] Ding X L, Chen S Y, Zhang B, Liang C, He H B, Horwath W R. Warming increases microbial residue contribution to soil organic carbon in an alpine meadow. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 13-19.

- [34] Amelung W. Methods using amino sugars as markers for microbial residues in soil//Lal J M, Follett R F, Stewart B A. Assessment methods for soil carbon[M]. Lewis Publishers, USA: Boca Raton, 2001: 233-272.
- [35] Kalbitz K, Schmerwitz J, Schwesig D, Matzner E. Biodegradation of soil-derived dissolved organic matter as related to its properties. *Geoderma*, 2003, 113(3): 273-291.
- [36] Grubisic L M, Brutemark A, Weyhenmeyer G A, Wikner J, Båmstedt U, Bertilsson S. Effects of stratification depth and dissolved organic matter on brackish bacterioplankton communities. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 453: 37-48.
- [37] 周莉,李保国,周广胜. 土壤有机碳的主导影响因子及其研究进展. *地球科学进展*, 2005,20(1): 99-105.
- [38] Liao Y C, McCormack M L, Fan H B, Wang H M, Wu J P, Tu J, Liu W F, Guo D L. Relation of fine root distribution to soil C in a *Cunninghamia lanceolata* plantation in subtropical China. *Plant and Soil*, 2014, 381(1-2): 225-234.
- [39] Cotrufo M F, Wallenstein M D, Boot C M, Denef K, Paul E. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 988-995.
- [40] Bradford M A, Keiser A D, Davies C A, Mersmann C A, Strickland M S. Empirical evidence that soil carbon formation from plant inputs is positively related to microbial growth. *Biogeochemistry*, 2013, 113(1): 271-281.
- [41] 刘爽,王传宽. 五种温带森林土壤微生物生物量碳氮的时空格局. *生态学报*, 2010, 30(12): 3135-3143.
- [42] Torbert H A, Wood C W. Effects of soil compaction and water-filled pore space on soil microbial activity and N losses. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1992, 23(11-12): 1321-1331.
- [43] Spohn M, Klaus K, Wanek W, Richter A. Microbial carbon use efficiency and biomass turnover times depending on soil depth-Implications for carbon cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 96: 74-81.
- [44] Ni X Y, Liao S, Tan S Y, Peng Y, Wang D Y, Yue K, Wu F Z, Yang Y S. The vertical distribution and control of microbial necromass carbon in forest soils. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(10): 1829-1839.
- [45] Grover M, Maheswari M, Desai S, Gopinath K A, Venkateswarlu B. Elevated CO₂: Plant associated microorganisms and carbon sequestration. *Applied Soil Ecology*, 2015, 95: 73-85.
- [46] Six J, Frey S D, Thiet R K, Batten K M. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 2006, 70(2): 555-569.
- [47] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, Anderson J L, Soudzilovskaia N A, Bodegom P M, Bengtsson-Palme J, Anslan S, Coelho L P, Harend H, Huerta-Cepas J, Medema M H, Maltz M R, Mundra S, Olsson P A, Pent M, Pölme S, Sunagawa S, Ryberg M, Tedersoo L, Bork P. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, 2018, 560(7717): 233-237.
- [48] 唐仕姗,杨万勤,殷睿,熊莉,王海鹏,王滨,张艳,彭艳君,陈青松,徐振锋. 中国森林生态系统凋落叶分解速率的分布特征及其控制因子. *植物生态学报*. 2014, 38(06): 529-539.
- [49] Li N, Xu Y Z, Han X Z, He H B, Zhang X D, Zhang B. Fungi contribute more than bacteria to soil organic matter through necromass accumulation under different agricultural practices during the early pedogenesis of a Mollisol. *European Journal of Soil Biology*, 2015, 67: 51-58.