

DOI: 10.20103/j.stxb.202305090970

赵娅茹, 吴梦瑶, 袁丽丽, 王晓勤, 杨娟, 陈林, 李学斌, 周金星, 万龙, 庞丹波. 贺兰山西坡不同海拔梯度土壤氨基糖积累特征. 生态学报, 2024, 44(7): 2907-2918.

Zhao Y R, Wu M Y, Yuan L L, Wang X Q, Yang J, Chen L, Li X B, Zhou J X, Wan L, Pang D B. Characteristics of soil amino sugars accumulation at different elevation gradients on the western slope of Helan Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(7): 2907-2918.

贺兰山西坡不同海拔梯度土壤氨基糖积累特征

赵娅茹¹, 吴梦瑶², 袁丽丽⁴, 王晓勤⁴, 杨娟², 陈林¹, 李学斌¹, 周金星³, 万龙³, 庞丹波^{1,*}

1 宁夏大学生态环境学院, 西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 宁夏贺兰山森林生态系统国家定位观测研究站, 银川 750021

2 宁夏大学林业与草业学院, 银川 750021

3 北京林业大学水土保持学院云南建水荒漠生态系统国家定位观测研究站, 北京林业大学水土保持国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083

4 内蒙古贺兰山国家级自然保护区管理局, 阿拉善左旗 750306

摘要:为探明旱区山地不同海拔梯度土壤氨基糖积累特征, 明确氨基糖对土壤有机碳库的贡献以及影响因素。以 2021 年 8 月在贺兰山西坡不同海拔(1848—2940 m)采集的土壤为研究对象, 分析土壤理化性质、微生物群落结构、氨基糖含量、氨基糖对土壤有机碳贡献变化特征以及引起该变化的驱动因素。结果表明: 沿海拔梯度上升, 土壤理化性质表现出显著差异, 土壤含水率、有机碳、全氮表现为升高趋势, pH 和容重表现为降低趋势, 全磷无明显变化规律。沿海拔梯度上升, 土壤真菌、细菌、放线菌以及丛枝菌根真菌磷脂脂肪酸(Phospholipid fatty acids, PLFAs)含量表现为先增加后减少的趋势, 中海拔区域(2110—2360 m)微生物 PLFAs 含量更高。沿海拔梯度上升, 总氨基糖含量和氨基糖单体(氨基葡萄糖、氨基半乳糖、胞壁酸和氨基甘露糖)分别表现为持续增加和先减少后增加的变化趋势, 并且总氨基糖和氨基糖单体含量均在最高海拔达到峰值, 中海拔区域真菌和细菌残体碳对土壤有机碳的贡献率均小于高海拔(2707—2940 m)和低海拔(1848—1910 m), 且在不同海拔梯度上真菌残体碳对土壤有机碳贡献率占据主导地位。方差分解结果显示, 土壤理化性质和微生物 PLFAs 含量共同解释了土壤氨基糖含量及对有机碳贡献率的 55.2%, 其中土壤理化性质解释变异的 52.9%, 微生物 PLFAs 含量解释变异的 26.9%, 冗余分析同步验证土壤理化性质是影响氨基糖及氨基糖对土壤有机碳贡献率的主要因素。本研究结果揭示了贺兰山西坡微生物驱动土壤有机碳存储与转化机制, 可为进一步研究旱区山地微生物残体对土壤有机碳的贡献提供理论依据。

关键词:海拔梯度; 微生物群落; 土壤有机碳; 氨基糖; 贺兰山

Characteristics of soil amino sugars accumulation at different elevation gradients on the western slope of Helan Mountain

ZHAO Yaru¹, WU Mengyao², YUAN Lili⁴, WANG Xiaoqin⁴, YANG Juan², CHEN Lin¹, LI Xuebin¹, ZHOU Jinxing³, WAN Long³, PANG Danbo^{1,*}

1 Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China of Ministry of Education, Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 School of Forestry and Grassland, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

3 National Orientation Observation and Research Station of Yunnan Jianshui Desert Ecosystem, School of Soil and Water Conservation, Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

基金项目:国家自然科学基金项目(32201631); 宁夏重点研发计划项目(2022BSB03069, 2021BEG02005); 宁夏贺兰山森林生态系统研究平台建设基金项目(2022FRD05001)

收稿日期:2023-05-09; **网络出版日期:**2024-01-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: pang89028@163.com

4 Administration of Helan Mountain National Nature Reserve Inner Mongolia, Alxa Left Banner 750306, China

Abstract: This study aims to investigate the characteristics of soil amino sugar accumulation along different altitudinal gradients in arid mountainous regions and elucidate the contributions of amino sugars to the soil organic carbon pool and the factors influencing them. The research focuses on the soils of the western slope of Helan Mountain, ranging from 1848 to 2940 meters in altitude. The soil collected at different elevations (1848—2940 m) on the west slope of Helan Mountain in August 2021 was used as the research object. The analysis includes the examination of soil physicochemical properties, microbial community structure, amino sugar content, variations in the contribution of amino sugars to soil organic carbon, and the driving factors behind these changes. The results indicate significant differences in soil physicochemical properties with increasing altitudes. Soil moisture content, organic carbon, and total nitrogen show an increasing trend, while pH and bulk density exhibit a decreasing trend, and total phosphorus does not show a consistent pattern of change. Along the altitudinal gradient, the contents of soil fungi, bacteria, actinomycetes, and arbuscular mycorrhizal fungi phospholipid fatty acids (PLFAs) initially increase and then decrease, with higher microbial PLFAs contents observed in the mid-altitude range (2110—2360 m). The total amino sugar content and individual amino sugar monomers (Glucosamine, Galactosamine, Muramic acid, and Mannosamine) exhibit continuous increase and a decrease followed by an increase, respectively, along the altitudinal gradient. The highest altitude corresponds to the peaks in both total amino sugar content and individual amino sugar monomer content. In the mid-altitude range, the contribution of fungal and bacterial residue carbon to soil organic carbon is lower compared to the low-altitude range (1848—1910 m) and the high-altitude range (2707—2940 m). Furthermore, fungal residue carbon plays a dominant role in the contribution to soil organic carbon at different altitudinal gradients. Variance decomposition results reveal that soil physicochemical properties and microbial PLFAs contents jointly explain 55.2% of the variation in soil amino sugar content and its contribution to organic carbon. Among these factors, soil physicochemical properties explain 52.9% of the variation, while microbial PLFAs contents explain 26.9% of the variation. Redundancy analysis confirms that soil physicochemical properties are the primary factors influencing amino sugar content and its contribution to soil organic carbon. This study sheds light on the microbial-driven mechanisms of soil organic carbon storage and transformation on the western slope of Helan Mountain, providing a theoretical basis for further research on the contribution of microbial residues to soil organic carbon in arid mountainous regions.

Key Words: elevation gradient; microbial community; soil organic carbon; amino sugars; Helan Mountain

土壤中蕴藏着大量的微生物,每立方厘米土壤微生物数量可达几百万,被誉为地球的“活皮肤”^[1]。土壤微生物在陆地生态系统几乎所有生物地球化学循环中发挥着关键作用,如有机物分解、养分循环和温室气体排放等^[2]。土壤微生物群落是土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)转化的核心驱动力,对土壤和气候变化异常敏感^[3],气候变暖会增加土壤有机碳矿化^[4]。土壤微生物除了能参与 SOC 矿化外,还能在增殖—死亡过程产生大量的微生物残体直接贡献于 SOC,微生物残体碳可占 SOC 总量的一半^[5],且微生物残体缓慢的周转速率可以反映 SOC 的动态变化^[6]。随着研究技术的发展和微生物残体标识物的应用,越来越多的学者开始关注微生物残体在评估土壤碳库组成、质量和动态变化中扮演的角色^[7]。

微生物残体作为 SOC 的重要来源持续积聚在土壤中,在长期土壤碳动态中发挥着关键作用^[8]。因此,研究全球变化背景下土壤微生物残体含量及影响因素对于理解 SOC 固存和稳定性过程具有重要意义。氨基糖(Amino sugars, AMs)是微生物细胞壁的组成成分,超过 90%的氨基糖来源于微生物残体,而高等植物几乎不合成氨基糖,并且在土壤中的滞留时间较长^[9]。目前土壤中能够被准确测定的氨基糖:主要来源于真菌细胞壁的氨基葡萄糖(Glucosamine, GluN)、来源于细菌细胞壁的胞壁酸(Muramic acid, MurN)、来源不明的氨基半乳糖(Galactosamine, GalN)和氨基甘露糖(Mannosamine, ManN)。已有研究表明 MurN 和 GluN 分别对

细菌和真菌具有高度特异性, GalN 和 ManN 是非特异性微生物标志物^[10]。GluN/MurN 可以表征真菌和细菌对土壤有机碳积累的相对贡献^[11]。基于氨基糖的稳定性和异源性, 因此可以作为微生物残体的标识物, 以量化微生物残体对 SOC 积累的贡献。

山地生态系统是陆地生态系统重要的生物多样性中心和生态功能区。近年来关于氨基糖的研究快速增加, 然而关于山地生态系统海拔梯度变化引起的氨基糖含量响应特征及其对土壤有机碳贡献变化的研究相对不足, 且得到的结论并不一致。Mou^[12]等在鼎湖山的研究表明, 氨基糖含量以及对 SOC 的贡献沿海拔梯度呈线性升高或先增高后降低的变化趋势。Zhang^[13]等在长白山的研究发现, 沿海拔梯度上升氨基糖含量变化规律不明显。Chen 等^[14]研究发现从中国东部的热带森林到北方森林土壤微生物残体含量显著增加, 且主要受温度和土壤总氮的影响。Deng 等^[15]通过 meta 发现微生物和土壤 C:N 共同调控微生物残体对 SOC 的贡献。Zeng 等^[16]在青藏高原和神农架的研究发现, 温度、土壤属性和微生物性状可能主要通过对微生物残体的调控间接影响 SOC 的累积。然而, 关于旱区山地不同海拔梯度土壤氨基糖的积累受哪些因素调控尚不清楚, 一定程度上限制了人们对旱区山地森林土壤微生物固碳机理的认识。

贺兰山地处我国西北干旱区, 其山体高耸, 地质条件和内部环境复杂多样, 既有因水分条件差异造成的东、西坡的分异, 也有随温度变化的垂直地带性变化^[17], 气候和土壤在较小范围内发生显著变化, 是理想的科研实验平台^[18]。近年来, 贺兰山海拔梯度土壤微生物群落的研究受到重视, 关于土壤氨基糖含量、氨基糖对 SOC 的贡献以及影响因素未见有相关研究。因此, 本文以贺兰山西坡不同海拔梯度土壤为研究对象, 以氨基糖为指示物, 探究不同海拔梯度土壤氨基糖的累积特征以及对土壤有机碳的贡献, 拟解决以下科学问题: (1) 贺兰山西坡土壤氨基糖含量以及对 SOC 的贡献率沿海拔梯度如何变化? (2) 形成该分布特征的主要驱动因素是什么? 本研究结果可为准确预测贺兰山微生物来源碳组分对全球气候变化的响应提供一定数据支撑, 以为旱区山地生态系统不同海拔梯度微生物对土壤碳库的贡献研究提供理论基础和科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地区与研究方法

贺兰山(38°27'—39°30'N, 105°41'—106°41'E)位于宁夏回族自治区与内蒙古自治区交界处, 银川平原和阿拉善高原之间^[19]。东坡为宁夏自治区管辖, 与草原连接, 水热条件较好; 西坡为内蒙古自治区管辖, 与荒漠相连, 气候寒冷干燥^[20]。贺兰山处于典型大陆性气候范围内, 具有山地气候特征。年均气温 8.5—9.0℃, 年均降雨量 200—400 mm, 年均蒸发量 2000 mm, 贺兰山降雨量有明显的垂直分布规律^[21], 平均上升 100 m, 降雨量增加 13.2 mm, 其降水主要集中在 6—8 月份, 占全年降水量的 60%—80%^[22]。

1.2 样地设置

2021 年 8 月, 在宁夏贺兰山西坡海拔 1800—3000 m 之间, 分别选取具有代表性的荒漠草原(HM)、灰榆林(HY)、灌木林(GM)、油松林(YS)、山杨杜松混交林(HJ)、云杉杜松混交林(QHJ)、青海云杉林(QH)、高山草甸(CD)等 8 种海拔植被带, 在每个植被带内按等高线设置 6 个标准样地作为重复, 森林样地选取 20 m×20 m, 灌木样地选取 5 m×5 m, 草地样地选取 1 m×1 m^[23]。对植物群落进行调查, 样地信息见表 1。

1.3 土壤样品采集

2021 年 8 月在贺兰山西坡按照海拔高度和主要植被类型采集土壤样品。在每个标准样地采样时, 去除表面的凋落物, 利用五点取样法采集表层土(0—20 cm)并混合, 随后置于提前准备的自封袋装入冰盒带回实验室, 去除土壤样品的植物根系和石块过 2 mm 筛后分成 2 份, 一部分自然风干, 用于土壤理化性质以及氨基糖的测定, 另一部分在 -80℃ 下冷藏保存, 用于土壤微生物 PLFAs 的测定。

1.4 数据测定

1.4.1 土壤理化性质测定

采用 pH 计测定土壤 pH(水土比 2.5:1); 土壤容重采用烘干法; 土壤含水量用环刀法测定; 土壤有机碳采

用重铬酸钾外加热法测定;土壤全氮采用凯氏定氮法;全磷采用 HClO_4 -浓 H_2SO_4 外加热消煮法、分光光度法^[24]。

表 1 样地基本信息表

Table 1 Basic information of sample plots

样地 Sample plot	海拔 Elevation/m	经纬度		土壤质地 Soil texture	优势物种 Predominant species
		Longitude and latitude			
		经度 Longitude/(E)	纬度 Latitude/(N)		
荒漠草原 HM	1848	105°47'10"	38°41'30"	壤土	刺旋花 (<i>Convolvulus tragacanthoides</i>)、短花针茅 (<i>Stipa breviflora</i>)
灰榆林 HY	1910	105°47'36"	38°39'45"	砂壤土	灰榆 (<i>Ulmus glaucescens</i>)、单瓣黄刺玫 (<i>Rosa xanthina</i>)、阿拉善鹅观草 (<i>Elymus alashanicus</i>)
灌木林 GM	2110	105°46'28"	38°37'5"	壤土	蒙古扁桃 (<i>Amygdalus mongolica</i>)、短花针茅 (<i>Stipa breviflora</i>)
油松林 YS	2129	105°54'39"	38°54'16"	壤土	油松 (<i>Pinus tabulaeformis</i>)、杜松 (<i>Juniperus rigida</i>)、柃子 (<i>Cotoneaster</i>)、苔草 (<i>Carex</i>)
山杨杜松混交林 HJ	2183	105°52'34"	38°53'10"	壤土	杜松 (<i>Juniperus rigida</i>)、灰榆 (<i>Ulmus glaucescens</i>)、金露梅 (<i>Potentilla fruticosa</i>)
云杉杜松混交林 QHJ	2360	105°51'13"	38°40'8"	砂壤土	杜松 (<i>Juniperus rigida</i>)、苔草 (<i>Carex</i>)
青海云杉林 QH	2707	105°50'56"	38°38'55"	砂壤土	青海云杉 (<i>Picea crassifolia</i>)、金露梅 (<i>Potentilla fruticosa</i>)、苔草 (<i>Carex</i>)
高山草甸 CD	2940	105°00'59"	38°57'29"	高山草甸土	召委陵菜 (<i>Comarum palustre</i>)、地榆 (<i>Sanguisorba officinalis</i>)、垂穗披碱草 (<i>Elymus nutans</i>)

HM:荒漠草原 Desert steppe;HY:灰榆林 *Ulmus glaucescens* stand;GM:灌木林 *Amygdalus mongolica* stand;YS:油松 *Pinus tabulaeformis* stand;HJ:山杨杜松混交林 Mixed stand of *Populus davidiana* and *Juniperus rigida*;QHJ:云杉杜松混交林 Mixed stand of *Picea crassifolia* and *Juniperus rigida*;QH:青海云杉林 *Picea crassifolia* stand;CD:高山草甸 Alpine meadow

1.4.2 土壤微生物群落测定

磷脂脂肪酸常被用来用作微生物群落标记物,土壤微生物群落测定采用磷脂脂肪酸分析法,采用 Frostgard 等^[25]和 Bossie 等^[26]方法,具体操作步骤为:土壤样品经冷藏干燥处理后,称取 8.0 g 鲜土样品,按照 1:2:0.8 的比例加入氯仿、甲醇和磷酸缓冲液提取,后在 SPE(Solid-phase extraction)硅胶柱上分离得到磷脂脂肪酸。样品经温和碱性甲醇分解形成脂肪酸甲酯(Fatty acid methyl esters, FAMES)后,在己烷中溶解,以 19:0 正十九烷酸甲酯作为内标物,用气相色谱仪(Agilent 6890 N)测定,结合 MIDI Sherlock 微生物鉴定系统(Version 4.5;MIDI Inc., Newark, DE)对 PLFAs 进行鉴定。表征微生物的 PLFAs 标志物有:细菌(i15:0, a15:0, i16:0, 16:1w7c, i17:0, a17:0, 17:1w8c, cy17:0, 18:1w8c, cy19:0);真菌(18:2w6c, 18:1w9c);放线菌(16:0 10-methyl, 17:0 10-methyl, 18:0 10-methyl)。

1.4.3 土壤氨基糖测定

土壤氨基糖测定采用 Indorf 等^[27]邻苯二酚(O-Phthalaldehyde, OPA)柱前衍生-高效液相色谱法(High-performance liquid chromatography method, HPLC)。具体操作步骤为:取 1g 干土于水解中,加入 10 mL 6 mol/L 盐酸,在烘箱中 105°C 下放置 6 h 后进行水解,并使用 OPA 衍生,使用配备十八烷基硅化硅胶凝胶柱(Octadecylsilyl, ODS)的高效液相色谱仪分离,使用激发波长 330 nm 和发射波长为 445 nm 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。根据以下公式计算真菌菌残体碳^[28]:真菌残体碳(mg/kg)=(氨基葡萄糖含量(mg/kg)/氨基葡萄糖摩尔质量(179 g/mol)-2×胞壁酸含量(mg/kg)/胞壁酸摩尔质量(251 g/mol)×氨基葡萄糖摩尔质量(179 g/mol)×9;细菌残体碳(mg/kg)=胞壁酸含量(mg/kg)×45。采用土壤细菌、真菌残体碳占 SOC 含量的比例来表征土壤细菌、真菌残体对 SOC 积累的贡献。

1.5 数据分析

采用 Excel、IBM SPSS Statistics 27 和 Canoco 5 对数据进行整理、分析和统计,利用 Origin 2022 对数据进行

作图。通过 One sample Kolmogorov-Smirnov 检验数据正态分布,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小差异显著法(LSD)比较各个变量分别在不同海拔之间的差异($P<0.05$)。采用方差分解分析(Variance partitioning analysis, VPA)的方法分析各影响要素对土壤氨基糖含量及其 SOC 相对贡献。其中土壤理化性质(含水率、pH、TN、TP、SOC 和 C:N)和微生物 PLFAs 含量(真菌 PLFAs 含量和细菌 PLFAs 含量)作为自变量,氨基糖含量及氨基糖对 SOC 贡献率(GluN、MurN、GalN、T-AMS、BR/SOC、FR/SOC、TR/SOC)作为因变量,相对贡献的结果采用韦恩图进行描述。采用冗余分析(Redundancy analysis, RDA)的方法来检验土壤理化性质、微生物 PLFAs 含量和海拔梯度对土壤氨基糖含量及其对 SOC 贡献率的影响是否显著。在 Excel 中对微生物 PLFAs 含量和氨基糖单体和总氨基糖含量进行 Log 转换,GP:GN、F:B 和 GluN/MurN 为原始数据,用于分析其沿海拔梯度上升的变化规律。

2 结果分析

2.1 不同海拔梯度土壤理化性质

贺兰山不同海拔梯度土壤理化性质存在显著差异($P<0.05$,表 2)。随着海拔梯度的升高,土壤含水率、全氮和有机碳整体呈现升高趋势,而容重整体表现为降低趋势;全磷没有明显的规律,在 2183 m 最大、1848 m 最小;pH 整体呈现降低趋势,但土壤总体偏碱性($\text{pH}>7$),1848 m 最小而 2707 m 最大;C:N 先降低后升高,在海拔 2183 m 最小,在 2940 m 达到最大值。

表 2 不同海拔梯度土壤基本理化性质

Table 2 Soil physical and chemical properties at different elevation gradients

海拔 Elevation/m	样地 Sample plot	含水率 SWC/%	容重 BD/ (g/cm ³)	全氮 TN/ (g/kg)	全磷 TP/ (g/kg)	pH	土壤有机碳 SOC/(g/kg)	C:N
1848	HM	0.90±0.28d	1.45±0.13a	0.64±0.14c	0.51±0.06c	7.95±0.14a	8.52±1.73d	14.33±6.04bc
1910	HY	1.59±0.62cd	1.34±0.14a	0.94±0.16bc	0.58±0.15c	7.70±0.12abc	13.79±1.29d	14.98±2.99bc
2110	GM	3.30±1.67c	1.18±0.06b	1.99±1.23a	0.84±0.04b	7.48±0.19cd	24.93±7.22c	15.70±6.19bc
2129	YS	6.60±1.14a	1.03±0.15c	1.58±0.36ab	0.60±0.11c	7.76±0.21ab	24.52±2.73c	15.91±2.90bc
2183	HJ	3.73±2.03bc	1.10±0.07bc	2.23±0.47a	1.07±0.24a	7.56±0.17bcd	26.35±3.36c	12.11±1.92c
2360	QHJ	7.05±0.86a	1.07±0.10bc	1.67±0.34a	0.54±0.07c	7.36±0.15d	20.72±2.32c	13.11±4.17bc
2707	QH	7.23±2.50a	1.02±0.19c	2.06±0.77a	0.58±0.09c	7.30±0.32d	34.15±3.55b	18.52±6.31b
2940	CD	5.48±3.89ab	0.99±0.19c	1.58±0.24ab	0.53±0.12c	7.32±0.43d	46.04±14.02a	29.12±8.11a

表中数据均为平均值±标准差($n=6$);不同小写字母表示不同海拔梯度差异性显著($P<0.05$);SWC:土壤含水量 Soil water content;BD:容重 Bulk density;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorous;pH:酸碱度 potential of hydrogen;C:N:土壤碳氮比 Soil carbon and nitrogen ratio;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon

2.2 不同海拔梯度土壤微生物 PLFAs 含量

研究发现贺兰山西坡微生物含量随海拔梯度不同表现出明显的变化规律($P<0.01$,图 1)。细菌、真菌、放线菌、丛枝菌根真菌、革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌和微生物总 PLFAs 都沿海拔梯度上升表现为先升高后降低的趋势,在海拔 2360 m 含量最高,1848 m 含量最低。GP:GN 在 1848—1910 m 表现为降低趋势,1910—2910 m 无明显变化,该比值介于 0.360—0.940 之间;F:B 在 1848—2707 m 无明显变化,比值在 0.239—0.535 之间,即在此海拔区间土壤微生物是以细菌为主体的群落结构,海拔 2940 m 处 F:B 显著增大,比值在 0.311—2.699 之间,平均值为 1.355。

2.3 不同海拔梯度土壤氨基糖积累特征

贺兰山西坡氨基糖单体和总氨基糖含量随海拔梯度表现出明显的变化规律($P<0.001$,图 2)。沿海拔梯度上升,MurN 和 ManN 含量在海拔 1848—2360 m 表现为降低趋势,在 2707—2940 m 表现为升高趋势;GluN 以及总氨基糖含量总体呈上升趋势;GalN 含量在低海拔到中海拔区域略有降低,而后在高海拔处升高,无论

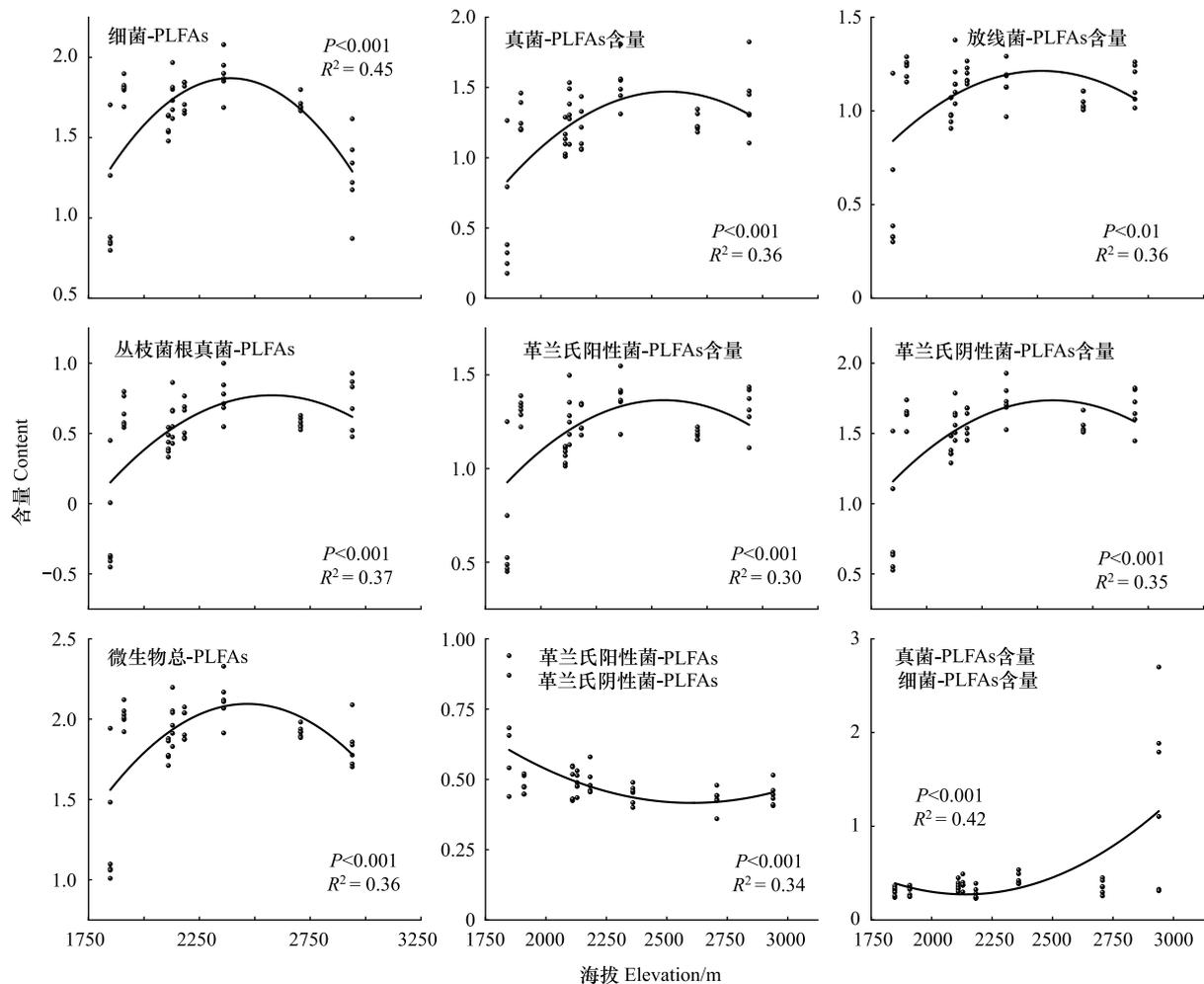


图1 不同海拔梯度土壤微生物 PLFAs 含量

Fig.1 Phospholipid fatty acids (PLFAs) contents at different elevation gradients

PLFAs: 磷脂脂肪酸 Phospholipid fatty acids; AMF: 丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi; GP: 革兰氏阳性菌 Gram-positive bacteria; GN: 革兰氏阴性菌 Gram-negative bacteria

是氨基糖单体含量还是总氨基糖含量最大值都出现在 2940 m; 除 MurN 含量最小值在 2360 m, 其余氨基糖单体和总氨基糖含量最小值都在 1848 m。GluN/MurN 沿海拔梯度上升表现为先升高后降低的变化趋势。

2.4 不同海拔梯度土壤氨基糖对有机碳的贡献

由图 3 可知, 沿海拔梯度上升, 真菌、细菌残体碳以及总残体碳对 SOC 的贡献率都表现为低海拔区域 (1848—1910 m) 高、中海拔区域 (2110—2360 m) 和高海拔区域 (2707—2940 m) 低的变化规律; 真菌以及总残体碳对 SOC 的贡献率在 1910 m 最大而 2110 m 最小; 细菌残体碳对 SOC 的贡献率在海拔 2707 m 最小。真菌残体碳对 SOC 的贡献率明显高于细菌, 说明真菌主导了贺兰山西坡不同海拔梯度土壤微生物残体碳对 SOC 的贡献。

2.5 不同海拔梯度土壤氨基糖及其对 SOC 贡献的调控因素

方差分解结果表明 (图 4), 两组解释变量总共解释了土壤氨基糖含量及氨基糖对 SOC 贡献率变异的 55.2%。其中, 土壤理化性质解释了变异的 52.9%, 磷脂脂肪酸含量解释了变异的 26.9%, 两组变量交互作用共同解释的变异为 24.6%。去除共同解释部分后, 土壤理化性质净解释了变异的 28.3%, 微生物 PLFAs 含量净解释了变异的 2.3%。

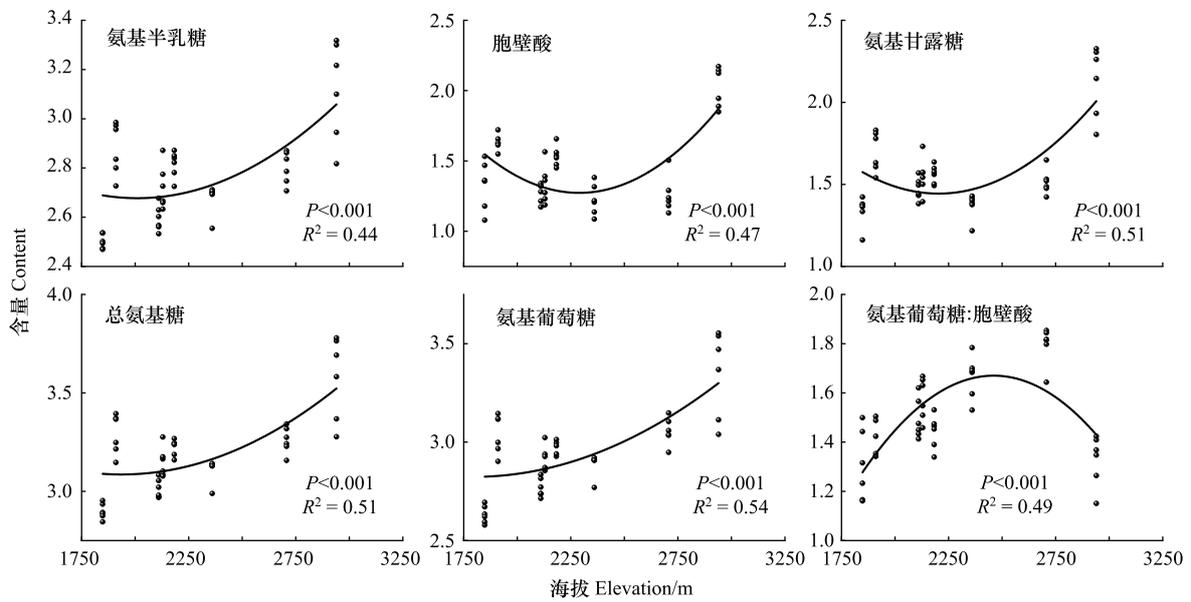


图 2 不同海拔梯度氨基糖含量

Fig.2 Amino sugars contents at different elevation gradients

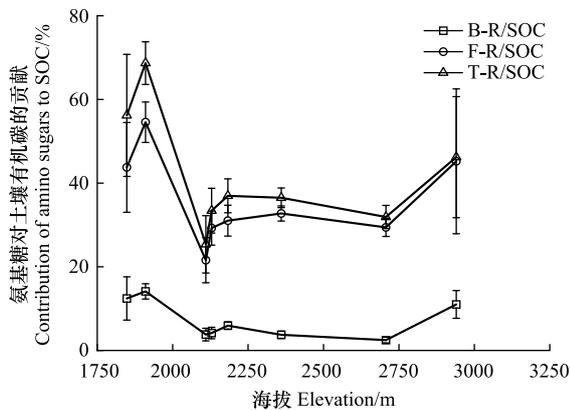


图 3 不同海拔梯度氨基糖对土壤有机碳的贡献

Fig.3 Contribution of amino sugars to soil organic carbon at different elevation gradients

B-R/SOC:细菌残体碳对土壤有机碳贡献率;F-R/SOC:真菌残体碳对土壤有机碳贡献率;T-R/SOC:总残体碳对土壤有机碳贡献率

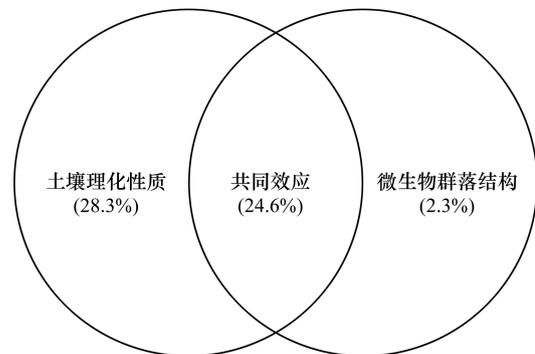


图 4 微生物 PLFAs 含量和土壤理化性质对土壤氨基糖的方差分解 (VPA)

Fig.4 Variation partitioning analysis (VPA) of soil amino sugars by PLFAs contents and soil physicochemical properties

冗余分析结果表明(图 5,表 3,表 4),RDA1 和 RDA2 分别解释了土壤氨基糖含量及氨基糖对 SOC 贡献率的 36.24%和 22.67%。由图 5,土壤容重、pH 与真菌、SOC、海拔、SWC 以及 TN 负相关;真菌、细菌残体碳和总残体碳对 SOC 的贡献率与 pH 正相关,而 GluN/MurN、全氮以及土壤含水量与真菌菌残体碳和总残体碳对 SOC 的贡献率负相关。GalN、GluN 及总氨基糖含量与碳氮比正相关。由表 3,各调控因素中解释量最大的为 SOC,解释量最小的为 TP,SOC、TN、SWC、C:N、pH 以及海拔梯度($P < 0.05$)是土壤氨基糖含量及氨基糖对 SOC 贡献率的主要调控因素。

3 讨论

3.1 海拔梯度对土壤微生物生物量的影响

土壤微生物的海拔分异格局是气候条件和土壤性质空间异质性共同作用的结果^[29]。研究结果显示,沿

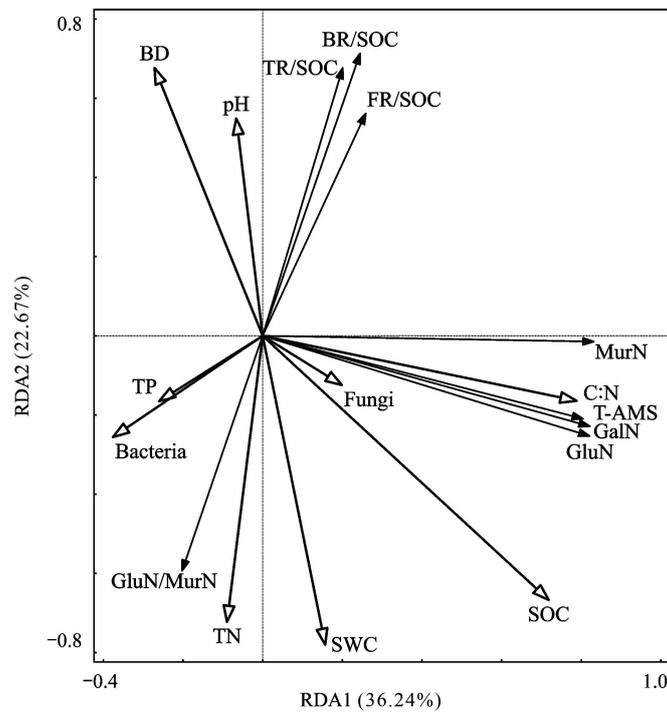


图 5 土壤氨基糖与土壤理化性质和微生物 PLFAs 含量的冗余分析

Fig.5 Redundancy analysis of soil amino sugars with soil physicochemical properties and microbial PLFAs contents

T-AMS:总氨基糖 Total Amino sugars; Fungi:真菌 PLFAs 含量; Bacteria:细菌 PLFAs 含量; MurN:胞壁酸; GalN:氨基半乳糖; GluN:氨基葡萄糖; ManN:氨基甘露糖; GluN/MurN:氨基葡萄糖含量与胞壁酸含量之比

海拔梯度上升,微生物各类群 PLFAs 含量呈现先增加后减少的变化趋势,在海拔 2360 m 高于其他海拔,这一结果与马进鹏等^[30]在贺兰山东坡研究土壤微生物各类群 PLFAs 含量沿海拔梯度变化的趋势相同。曹丽花等^[31]在色季拉山研究不同海拔梯度土壤微生物各类群 PLFAs 含量发现,随海拔上升细菌和放线菌无明显变化规律而真菌 PLFAs 含量增加^[31],可见不同海拔区域微生物 PLFAs 含量的变化规律并不完全相同。学术界普遍认为植物多样性沿海拔梯度上升呈现典型的单调递减^[32-34]或者中海拔区域高的单峰曲线变化规律^[35-37],贺兰山 2360 m 分布着云杉杜松混交林,林下物种相对丰富(表 1),丰富的凋落物和植物光合碳输入刺激微生物增殖与周转过程,导致该海拔土壤具有更多的微生物^[38]。荒漠草原(1848 m)凋落物相对较少,凋落物的转化效率和土壤碳输入量较低,导致营养状况低(TN 和 SOC 较低),由于缺乏能源物质,微生物数量少且活性较低^[39]。因此,高海拔处微生物各类群以及总 PLFAs 含量都略有下降,可能是因为随着海拔梯度的升高温度降低,尽管高海拔地区的低温可能有利于养分积累,但其矿化的限制也会抑制养分可用性和微生物积累^[40]。

表 3 土壤理化性质和微生物 PLFAs 含量对土壤氨基糖的解释量和显著性检验结果

Table 3 Results of interpretation and significance tests of soil physicochemical properties and microbial PLFAs contents

影响因子 Impact factors	解释量/% Interpretation	F	P	影响因子 Impact factors	解释量/% Interpretation	F	P
土壤有机碳 Soil organic carbon	28.7	18.5	0.002	真菌生物量 Fungi PLFAs content	1.9	2.0	0.108
全氮 Total nitrogen	15.4	7.6	0.004	海拔 Elevation	1.4	1.5	0.168
土壤含水率 Soil water content	6.4	5.0	0.010	细菌生物量 Bacteria PLFAs content	1.6	1.7	0.158
碳氮比 Soil carbon and nitrogen ratio	3.5	4.6	0.012	容重 Bulk density	0.9	1.0	0.302
酸碱度 Potential of hydrogen	4.3	4.3	0.038	全磷 Total phosphorous	0.5	0.5	0.578

一般认为 F:B 可判断土壤生态系统稳定性^[41]和两种类群的相对丰富程度^[42],比值越高说明生态系统越稳定^[22]。本研究中,F:B 在 2940 m 最大,1810—2707 m 比值小且无明显差异,可能是因为 2940 m 土壤具有较低的 pH 和最大的 C:N(表 2),真菌倾向于利用低 pH 和高 C:N 的难分解底物,而细菌相反^[43—44],因此导致真菌含量高于细菌含量。土壤养分与微生物群落显著相关^[45],有研究表明,GP:GN 可作为土壤有机碳有效性的指示因子,GP:GN 比值越小,则该土壤环境营养越丰富^[45],GN 倾向于使用相对不稳定的植物来源碳,而 GP 倾向使用更顽固的土壤有机质来源碳^[46];GP 的比例高则表明资源可用性低^[47]。在本研究中,该比值在 1848 m 最大,1910—2940 m 比值小且无明显差异,荒漠草原微生物含量低是由于植物物种单一、植被覆盖度低、枯落物输入量少,土壤环境较为贫瘠,因此微生物可利用的养分含量低且微生物生长受到抑制^[18]。另外,荒漠草原含水量低,低含水量也会限制微生物生长^[48]。

表 4 土壤氨基糖与土壤理化性质和微生物 PLFAs 含量的冗余分析结果

Table 4 Results of the redundancy analysis of soil amino sugars with soil physicochemical properties and microbial PLFAs contents

参数 Parameters	第 I 轴 Axis 1	第 II 轴 Axis 2	第 III 轴 Axis 3	第 IV 轴 Axis 4
特征值 Eigenvalues	0.36	0.23	0.05	0.01
累积解释差异 Explained variation (cumulative)	36.24	58.91	63.98	64.58
相关系数 Pseudo-canonical correlation	0.81	0.85	0.74	0.56
解释拟合变化 Explained fitted variation (cumulative)	55.95	90.95	98.79	99.71

3.2 海拔梯度对土壤氨基糖累积特征的影响

四种氨基糖单体和总氨基糖含量在贺兰山西坡的累积特征受到海拔梯度的显著影响,随海拔梯度上升,GluN 和 GalN 表现为上升趋势,而 MurN 和 ManN 为先降低后增加的变化趋势(图 2),表明不同来源的氨基糖对海拔梯度上升的响应存在显著差异。土壤氨基糖和 SOC 含量随海拔梯度升高增加(图 2,表 2),说明高海拔地区土壤能积累更多的氨基糖。凋落物降解过程中会产生大量的可溶性有机碳,有利于微生物周转过程中氨基糖的积累^[49]。Chen 等^[14]发现森林 SOC 与微生物残体碳呈显著正相关。贺兰山西坡 2940 m 分布着高山草甸,其中 SOC 含量较高,微生物能快速同化 SOC 并形成残体积累在土壤中,因此具有较高的氨基糖含量^[50]。而其他海拔梯度 SOC 含量相对较少,因此土壤氨基糖含量偏低。

GluN/MurN 可以在一定程度上反映真菌和细菌在土壤有机碳积累过程的相对贡献^[44, 51],比值越大表明真菌残体对 SOC 积累的贡献提高,该比值随海拔梯度上升先增大,在 2707 m 达到最大值而后减小,说明 1848—2707 m 真菌残体碳对 SOC 的贡献大于细菌残体碳,在 2940 m 细菌残体的贡献增加。由于 GluN 的化学稳定性和 MurN 的快速周转使得 GluN 含量始终较高,而高海拔处低温和潮湿的水热条件以及 pH 的降低促进了微生物残体积累^[16],因此 MurN 含量增加导致 GluN/MurN 减小。此外,细菌残体碳对 SOC 贡献率始终维持在一个较低的水平,且真菌残体碳对 SOC 的贡献率始终高于细菌残体碳(图 3),表明贺兰山西坡不同海拔梯度土壤中真菌残体碳在 SOC 的积累中具有主导作用^[52],这与 Liang 等在温带农田、草地以及森林生态系统得到的结论相吻合^[8]。姚宏佳等^[53]在黄土高原的研究发现农田细菌残体含量高于真菌残体碳,草地细菌残体含量低于真菌残体碳,说明不同地区微生物残体对 SOC 贡献的主导类群不同。

3.3 真菌和细菌对土壤有机碳累积的贡献

SOC 主要有两个累积途径:植物碳收入(凋落物与根系分泌物)和微生物代谢产物及微生物残体^[38]。由图 3 可知,低海拔和高海拔区域真菌和细菌残体碳对 SOC 的贡献高于中海拔地区,这与 Yang 等在武夷山得到的结果一致^[54],说明在中海拔区域植物来源碳占据 SOC 的大部分。贺兰山中海拔地区分布着以油松、云杉、杜松为优势物种的针叶林或山杨和杜松为优势物种的针阔混交林,凋落物中含有木质素、单宁等顽固的化学组分难以被微生物利用,因此导致土壤中植物来源碳大于微生物来源碳^[55—56],但中海拔良好的水热条件促进微生物代谢与积累,导致中海拔区域具有较高的微生物含量^[30]。本研究推测植物来源碳大于微生物来源

碳,今后应采用木质素作为植物来源碳指示物,对其进行更加科学合理的解释^[57]。同时,不同海拔梯度下气候差异也是导致氨基糖含量产生差异的原因,氨基糖比有机碳更易受到水热条件变化的影响^[58],Shao 等^[58]在半干旱草地模拟气候变化实验的结果显示,总氨基糖和氨基葡萄糖含量均随降水的增加而显著增加,随温度的升高而降低,而降水增加和变暖均不影响胞壁酸含量。Zeng 等^[16]在青藏高原和神农架的研究表明温度随海拔梯度增加而降低,真菌与细菌来源氨基糖含量随着温度的上升而降低,随土壤水分的减少而降低,说明土壤水分和温度对土壤氨基糖产生影响,不同地区真菌和细菌来源的氨基糖对水分和温度的变化响应不同。本研究中,土壤含水率随海拔上升而增加(表2),温度随海拔梯度上升而降低^[4],这可能是各个氨基糖单体和总氨基糖总体呈现出升高趋势的原因之一。

真菌主导了贺兰山西坡微生物残体碳对 SOC 的贡献(图3),这可能是由于真菌残体与细菌残体化学稳定性不同,真菌残体会与土壤团聚体和矿物结合获得物理保护而具有更大的稳定性^[59],因此真菌残体更易在土壤中积累。有研究显示,贺兰山土壤环境受 N 和 P 元素的限制^[60],细菌残体会优先降解满足 N 限制土壤中微生物生长的需求^[61],不利于细菌残体碳对 SOC 的贡献。冗余分析结果表明,SOC、TN、SWC 等对氨基糖含量及其对 SOC 的贡献率解释量更大(表3),说明土壤理化性质是调控氨基糖积累的主要因素,且 VPA 分析表明土壤理化性质(52.9%)相比微生物 PLFAs 含量(26.9%)和它们之间的交互作用(24.6%)对氨基糖含量及其对 SOC 的贡献率更大。Zhang 等^[13]在长白山研究发现土壤 pH 和 C:N 是微生物残体分布格局的最重要驱动因素。杨家明等^[62]在高寒草甸的研究显示土壤 pH、TN 和 SOC 是细菌和真菌残体碳及微生物残体碳的主要影响因子。张世良等^[63]在马尾松纯林和马尾松木荷混交林研究发现 TN 和凋落物 C:N 是影响土壤氨基糖变化的主要因素。因此,不同地区土壤氨基糖含量的影响因素会产生差异。以往的诸多研究都表明虽然微生物 PLFAs 含量为瞬时指标,但是在一定程度上与死亡残体的累积量成正比^[54]。而本研究表明土壤氨基糖的积累与微生物 PLFAs 含量并未完全耦合,土壤理化性质是主要影响因素,这与牟之建等^[12]在鼎湖山、王全成等^[64]在亚热带森林以及 Ma 等^[65]在半干旱草原上得到的结论一致。

4 结论

本研究发现,贺兰山西坡海拔梯度对土壤微生物群落结构和土壤氨基糖的积累产生显著影响,微生物 PLFAs 含量表现为中海拔区域高、低海拔区域和高海拔区域低。高海拔区域土壤能积累更多的氨基糖,氨基糖单体和总氨基糖含量表现为高海拔区域高,低海拔区域和中海拔区域低。在不同海拔梯度上,与细菌残体碳相比,真菌残体碳占 SOC 比例更高,表明在贺兰山西坡不同海拔梯度真菌残体碳对 SOC 贡献率占据主导地位。海拔梯度通过改变土壤理化性质,间接影响氨基糖在土壤中的积累,土壤理化性质相比微生物 PLFAs 含量对氨基糖在土壤中积累的影响更为重要。因此,在研究微生物驱动 SOC 存储与转化机制过程中,不能将氨基糖积累的差异单一归因于微生物含量的变化。

参考文献(References):

- [1] 张静. 亚热带森林枝根真菌资源及其对土壤有机碳的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2018.
- [2] 李怡佳, 马俊伟, 李玉倩, 沈心怡, 夏星辉. 土壤微生物群落对全球气候变化响应的研究进展. 微生物学通报, 2023, 50(4): 1700-1719.
- [3] Li T T, Yuan Y, Mou Z J, Li Y E, Kuang L H, Zhang J, Wu W J, Wang F M, Wang J, Lambers H, Sardans J, Peñuelas J, Ren H, Liu Z F. Faster accumulation and greater contribution of glomalin to the soil organic carbon pool than amino sugars do under tropical coastal forest restoration. *Global Change Biology*, 2023, 29(2): 533-546.
- [4] Wu M Y, Pang D B, Chen L, Li X B, Liu L Z, Liu B, Li J Y, Wang J F, Ma L L. Chemical composition of soil organic carbon and aggregate stability along an elevation gradient in Helan Mountains, northwest China. *Ecological Indicators*, 2021, 131: 108228.
- [5] Cai M K, Zhao G A, Zhao B, Cong N, Zheng Z T, Zhu J T, Duan X Q, Zhang Y J. Climate warming alters the relative importance of plant root and microbial community in regulating the accumulation of soil microbial necromass carbon in a Tibetan alpine meadow. *Global Change Biology*, 2023, 29(11): 3193-3204.
- [6] Lauer F, Kösters R, du Preez C C, Amelung W. Microbial residues as indicators of soil restoration in South African secondary pastures. *Soil Biology*

- and *Biochemistry*, 2011, 43(4): 787-794.
- [7] 马玲玲, 杨世福, 林钊凯, 唐旭利. 土壤氨基糖及影响其积累的因素综述. *生态科学*, 2022, 41(5): 252-263.
- [8] Liang C, Amelung W, Lehmann J, Kästner M. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. *Global Change Biology*, 2019, 25(11): 3578-3590.
- [9] 牟之建. 微生物来源碳对南亚热带森林土壤有机碳的贡献——以鼎湖山海拔梯度为例[D]. 北京: 中国科学院大学, 2020.
- [10] 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.
- [11] 张彬, 陈奇, 丁雪丽, 何红波, 张旭东. 微生物残体在土壤中的积累转化过程与稳定机理研究进展. *土壤学报*, 2022, 59(6): 1479-1491.
- [12] Mou Z J, Kuang L H, He L F, Zhang J, Zhang X Y, Hui D F, Li Y, Wu W J, Mei Q M, He X J, Kuang Y W, Wang J, Wang Y Q, Lambers H, Sardans J, Peñuelas J, Liu Z F. Climatic and edaphic controls over the elevational pattern of microbial necromass in subtropical forests. *Catena*, 2021, 207: 105707.
- [13] Zhang B, Liang C, He H B, Zhang X D. Variations in soil microbial communities and residues along an altitude gradient on the northern slope of Changbai Mountain, China. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66184.
- [14] Chen G P, Ma S H, Tian D, Xiao W, Jiang L, Xing A J, Zou A L, Zhou L H, Shen H H, Zheng C Y, Ji C J, He H B, Zhu B, Liu L L, Fang J Y. Patterns and determinants of soil microbial residues from tropical to boreal forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: 108059.
- [15] Deng F B, Liang C. Revisiting the quantitative contribution of microbial necromass to soil carbon pool: Stoichiometric control by microbes and soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 165: 108486.
- [16] Zeng X, Feng J, Yu D L, Wen S H, Zhang Q G, Huang Q Y, Delgado - Baquerizo M, Liu Y R. Local temperature increases reduce soil microbial residues and carbon stocks. *Global Change Biology*, 2022, 28: 6433-6445.
- [17] 梁存柱, 朱宗元. 内蒙古贺兰山自然保护区植物多样性. 银川: 宁夏人民出版社, 2017.
- [18] 庞丹波, 吴梦瑶, 赵娅茹, 杨娟, 董立国, 吴旭东, 陈林, 李学斌, 倪细炉, 李静尧, 梁咏亮. 贺兰山东坡不同海拔土壤微生物群落特征及其影响因素. *应用生态学报*, 2023, 34(7): 1957-1967.
- [19] 蒋天一. 宁夏贺兰山岩羊(*Pseudois nayaur*)人为干扰反应行为研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2011.
- [20] 高嘉慧, 高媛, 李小伟, 梁咏亮, 杨君珑, 李静尧. 宁夏贺兰山青海云杉林藓类植物 C : N : P 化学计量特征. *应用生态学报*, 2023, 34(3): 664-670.
- [21] 张秀珍. 贺兰山不同海拔典型植被带土壤微生物特性研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2012.
- [22] 刘秉儒. 贺兰山东坡典型植物群落土壤微生物量碳、氮沿海拔梯度的变化特征. *生态环境学报*, 2010, 19(4): 883-888.
- [23] 姜汉侨. 植物生态学. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [24] Guckert J B, Hood M A, White D C. Phospholipid ester-linked fatty acid profile changes during nutrient deprivation of *Vibrio cholerae*: increases in the trans/cis ratio and proportions of cyclopropyl fatty acids. *Applied and Environmental Microbiology*, 1986, 52(4): 794-801.
- [25] Frostegård Å, Tunlid A, Bååth E. Use and misuse of PLFA measurements in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(8): 1621-1625.
- [26] Bossio D A, Scow K M. Impact of carbon and flooding on the metabolic diversity of microbial communities in soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 1995, 61(11): 4043-4050.
- [27] 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.
- [28] Engelking B, Flessa H, Joergensen R G. Shifts in amino sugar and ergosterol contents after addition of sucrose and cellulose to soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(8): 2111-2118.
- [29] 孟兆云, 李敏, 杨勋爵, 苏云, 王晓勤. 青海云杉根围土壤真菌群落组成及对海拔变化的响应. *菌物学报*, 2023, 42(7): 1635-1650.
- [30] 马进鹏, 庞丹波, 陈林, 万红云, 陈高路, 李学斌. 贺兰山东坡不同海拔典型植被带土壤微生物磷酸脂脂肪酸分析. *生态学报*, 2022, 42(12): 5045-5058.
- [31] 曹丽花, 刘合满, 杨红, 连玉珍. 色季拉山不同海拔土壤微生物及真菌群落组成特征. *水土保持学报*, 2022, 36(6): 371-378.
- [32] 赵淑清, 方精云, 宗占江, 朱彪, 沈海花. 长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布. *生物多样性*, 2004, 12(1): 164-173.
- [33] 唐志尧, 方精云, 张玲. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. *生物多样性*, 2004, 12(1): 115-122.
- [34] 倪东萍, 邓洪平, 顾梨, 何松, 李宗峰, 左有为, 李满婷. 重庆大巴山国家级自然保护区森林植物多样性垂直格局. *西北植物学报*, 2018, 38(6): 1171-1178.
- [35] Romdal T S, Colwell R K, Rahbek C. The influence of band sum area, domain extent, and range sizes on the latitudinal mid-domain effect. *Ecology*, 2005, 86(1): 235-244.
- [36] 沈泽昊, 刘增力, 伍杰. 贡嘎山东坡植物区系的垂直分布格局. *生物多样性*, 2004, 12(1): 89-98.
- [37] 池秀莲, 唐志尧. 面积、温度及分布区限制对物种丰富度海拔格局的影响: 以秦岭太白山为例. *植物生态学报*, 2011, 35(4): 362-370.

- [38] 邵鹏帅, 解宏图, 鲍雪莲, 梁超. 森林次生演替过程中有机质层和矿质层土壤微生物残体的变化. 土壤学报, 2021, 58(4): 1050-1059.
- [39] 温华晨, 沈艳, 聂明鹤, 张鹏, 马红彬. 荒漠草原典型群落植物叶片-土壤-微生物碳、氮特征及相互关系. 中国草地学报, 2022, 44(11): 9-17.
- [40] Liu S, Xu G X, Chen H H, Zhang M M, Cao X W, Chen M A, Chen J A, Feng Q H, Shi Z M. Contrasting responses of soil microbial biomass and extracellular enzyme activity along an elevation gradient on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 974316.
- [41] 钱芮. 大兴安岭林草交错带典型区域草地退化现状及原因分析[D]. 长春: 东北师范大学, 2022.
- [42] 韦应莉, 曹文侠, 李建宏, 张爱梅, 李小龙. 不同放牧与围封高寒灌丛草地土壤微生物群落结构 PLFA 分析. 生态学报, 2018, 38(13): 4897-4908.
- [43] 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.
- [44] Crowther T W, van den Hoogen J, Wan J, Mayes M A, Keiser A D, Mo L, Averill C, Maynard D S. The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 2019, 365(6455): eaav0550.
- [45] 杨林, 陈亚梅, 和润莲, 邓长春, 刘军伟, 刘洋. 高山森林土壤微生物群落结构和功能对模拟增温的响应. 应用生态学报, 2016, 27(9): 2855-2863.
- [46] Fanin N, Kardol P, Farrell M, Nilsson M C, Gundale M J, Wardle D A. The ratio of Gram-positive to Gram-negative bacterial PLFA markers as an indicator of carbon availability in organic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 111-114.
- [47] Buckeridge K M, Banerjee S, Siciliano S D, Grogan P. The seasonal pattern of soil microbial community structure in mesic low Arctic tundra. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 65: 338-347.
- [48] 杨贵森, 吕星宇, 虎瑞, 黄磊, 张志山. 腾格里沙漠固沙植被区微生物土壤微生物功能群时空格局. 土壤学报, 2022, 59(2): 580-590.
- [49] 王杉杉, 徐秋芳, 范博, 郑旭理, 王中乾, 梁辰飞, 陈俊辉, 秦华, 王懿祥, 李甄, 王利芝, 邵帅. 毛竹扩张对杉木林土壤微生物残体碳积累的影响. 生态学报, 2023, 43(5): 1902-1912.
- [50] 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.
- [51] 胡国庆, 刘肖, 何红波, 陈为峰, 诸葛玉平, 董元杰, 王会. 黄河三角洲不同盐渍化土壤中氨基糖的积累特征. 土壤学报, 2018, 55(2): 390-398.
- [52] 邵鹏帅. 森林次生演替对土壤微生物群落结构和功能的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2019.
- [53] 姚宏佳. 黄土高原草地土壤胞外酶活性和微生物残体碳的变化特征[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [54] Yang L M, Lyu M K, Li X J, Xiong X L, Lin W S, Yang Y S, Xie J S. Decline in the contribution of microbial residues to soil organic carbon along a subtropical elevation gradient. *Science of the Total Environment*, 2020, 749: 141583.
- [55] Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133(1/2): 13-22.
- [56] Kögel-Knabner I. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(2): 139-162.
- [57] 赵云飞. 青藏高原高寒草地土壤有机碳来源、周转及驱动因素[D]. 兰州: 兰州大学, 2022.
- [58] Shao P S, He H B, Zhang X D, Xie H T, Bao X L, Liang C. Responses of microbial residues to simulated climate change in a semiarid grassland. *Science of the Total Environment*, 2018, 644: 1286-1291.
- [59] Sokol N W, Sanderman J, Bradford M A. Pathways of mineral-associated soil organic matter formation: integrating the role of plant carbon source, chemistry, and point of entry. *Global Change Biology*, 2019, 25(1): 12-24.
- [60] 吴梦瑶, 陈林, 庞丹波, 刘波, 刘丽贞, 邱开阳, 李学斌. 贺兰山不同海拔土壤团聚体碳氮磷含量及其化学计量特征变化. 应用生态学报, 2021, 32(4): 1241-1249.
- [61] Bhople P, Keiblinger K, Djukic I, Liu D, Zehetner F, Zechmeister-Boltenstern S, Georg Joergensen R, Murugan R. Microbial necromass formation, enzyme activities and community structure in two alpine elevation gradients with different bedrock types. *Geoderma*, 2021, 386: 114922.
- [62] 杨家明. 高寒草甸土壤有机碳组分对氮添加梯度的响应机制[D]. 成都: 西南民族大学, 2022.
- [63] 张世良. 马尾松木荷混交对退化马尾松林表层土壤微生物残体碳的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2021.
- [64] 王全成. 不同更新方式对亚热带森林土壤微生物残体碳和木质素的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2019.
- [65] Ma T, Zhu S S, Wang Z H, Chen D M, Dai G H, Feng B W, Su X Y, Hu H F, Li K H, Han W X, Liang C, Bai Y F, Feng X J. Divergent accumulation of microbial necromass and plant lignin components in grassland soils. *Nature Communications*, 2018, 9: 3480.