

DOI: 10.20103/j.stxb.202403220592

马进鹏, 吴梦瑶, 张雅琪, 庞丹波, 陈林, 李学斌, 陈应龙. 宁夏不同草地类型土壤微生物残体碳积累特征及其影响因素. 生态学报, 2024, 44(20): 9300-9313.

Ma J P, Wu M Y, Zhang Y Q, Pang D B, Chen L, Li X B, Chen Y L. Accumulation and influencing factors of soil microbial necromass carbon in different grassland types of Ningxia, China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(20): 9300-9313.

宁夏不同草地类型土壤微生物残体碳积累特征及其影响因素

马进鹏¹, 吴梦瑶¹, 张雅琪¹, 庞丹波², 陈林², 李学斌^{2,*}, 陈应龙³

1 宁夏大学林业和草业学院, 银川 750021

2 宁夏大学生态环境学院, 银川 750021

3 西澳大学农业与环境学院, 珀斯 6009

摘要: 为探究不同草地类型土壤微生物残体碳积累特征, 明确微生物残体碳对土壤有机碳(SOC)的贡献及影响因素。研究利用生物标记物的方法, 测定宁夏草甸草原(MS)、典型草原(TS)、荒漠草原(DS)、草原化荒漠(SD)和荒漠(D)5种草地类型0—20 cm土壤的理化性质、微生物群落组成及氨基糖含量, 进一步分析微生物残体碳含量与土壤理化性质和微生物群落的关系。结果表明: MS和TS土壤有机碳、全氮、铵态氮、硝态氮、微生物量碳、微生物量氮、真菌、细菌、放线菌和原生动物的含量显著高于其他草地类型($P < 0.05$)。土壤氨基葡萄糖(GluN)、氨基甘露糖(ManN)、氨基半乳糖(GalN)和胞壁酸(MurA)含量均表现为MS最大, D最小($P < 0.05$); 不同草地类型土壤氨基葡萄糖含量($0.62 \pm 0.18 \mu\text{g}/\text{mg}$)最高, 胞壁酸含量($0.04 \pm 0.01 \mu\text{g}/\text{mg}$)最低。不同草地类型土壤细菌残体碳(BNC)、真菌残体碳(FNC)和总残体碳(TNC)变化范围为0.12—5.74 $\mu\text{g}/\text{mg}$ 、0.22—15.31 $\mu\text{g}/\text{mg}$ 和0.34—21.05 $\mu\text{g}/\text{mg}$; BNC、FNC和TNC对SOC贡献分别为9.0%—17.8%、22.0%—48.2%和33.5%—66.0%; FNC对SOC的贡献是BNC的1.8—3.8倍。相关性分析显示, 微生物残体碳含量与海拔、年降雨量、干旱指数、地上生物量、地下生物量以及土壤有机碳、全氮、铵态氮、硝态氮、全磷、微生物生物量(微生物量碳、微生物量氮、微生物量磷、真菌、细菌、放线菌和原生动物)显著正相关($P < 0.05$), 与年均温及土壤容重、pH显著负相关($P < 0.05$)。细菌残体碳和真菌残体碳含量分别随细菌和真菌含量的增大而增大($P < 0.001$), 微生物残体碳含量随真菌/细菌值的增大而增大($P < 0.05$), 随革兰氏阳性/革兰氏阴性细菌(GP/GN)值的增大而减小($P < 0.01$)。随机森林模型预测显示, 土壤全氮和pH是土壤微生物残体碳的主要影响因子。研究分析了宁夏不同草地类型微生物来源有机碳的积累特征及影响因素, 可为进一步探讨干旱半干旱草地生态系统土壤有机碳固存的微生物学机制提供数据支撑。

关键词: 草地类型; 氨基糖; 微生物残体; 土壤有机碳; 生物标志物

Accumulation and influencing factors of soil microbial necromass carbon in different grassland types of Ningxia, China

MA Jinpeng¹, WU Mengyao¹, ZHANG Yaqi¹, PANG Danbo², CHEN Lin², LI Xuebin^{2,*}, CHEN Yinglong³

1 College of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 College of Ecological Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

3 School of Agriculture and Environment, University of Western Australia, Perth WA 6009, Australia

Abstract: In order to explore the accumulation of soil microbial necromass carbon (MNC) in different grassland types, and

基金项目: 国家自然科学基金(32371964, 32360423); 宁夏回族自治区重点研发项目(2023BEG02049); 宁夏自然科学基金项目(2023AAC03061)

收稿日期: 2024-03-22; **网络出版日期:** 2024-07-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lixuebin@nxu.edu.cn

determine the contribution of MNC to soil organic carbon (SOC) and its influencing factors. In this study, we measured soil physicochemical properties, microbial community and soil amino sugars contents through the biomarker method in 0—20 cm soil layers of Meadow steppe (MS), Typical steppe (TS), Desert steppe (DS), Steppe desert (SD) and Desert (D) in Ningxia, and further analyzed the relationship between MNC and soil physicochemical properties and microbial community. Our results indicated that: the contents of soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), ammonium nitrogen ($\text{NH}_4^+\text{-N}$), nitrate nitrogen ($\text{NO}_3^-\text{-N}$), microbial biomass carbon (MBC), microbial biomass nitrogen (MBN), fungi, bacteria, actinomycetes and protozoa in MS and TS had significantly higher other grassland types ($P < 0.05$). The contents of glucosamine (GluN), mannosamine (ManN), galactosamine (GalN), muramic acid (MurA) were the highest in MS, and the lowest in D ($P < 0.05$). The content of GluN ($(0.62 \pm 0.18) \mu\text{g}/\text{mg}$) in different grassland types was the highest, and the content of MurA ($(0.04 \pm 0.01) \mu\text{g}/\text{mg}$) was the lowest. The contents of bacterial necromass carbon (BNC), fungal necromass carbon (FNC) and total necromass carbon (TNC) in different grassland types varied 0.12—5.74 $\mu\text{g}/\text{mg}$, 0.22—15.31 $\mu\text{g}/\text{mg}$ and 0.34—21.05 $\mu\text{g}/\text{mg}$, respectively. The contribution of BNC, FNC and TNC to SOC in different grassland types varied 9.0%—17.8%, 22.0%—48.2% and 33.5%—66.0%, respectively. We found that the contribution of MNC to SOC was 1.3—3.8 times higher in FNC than in BNC. The correlation analysis showed that MNC was significantly positively correlated with elevation, MAP, AI, AGB, BGB, SOC, TN, $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, TP and microbial biomass (MBC, MBN, MBP, fungi, bacteria, actinomycetes and protozoa), and significantly negatively correlated with MAT, BD and pH. The content of BNC and FNC increased with the increase of bacteria and fungi, respectively ($P < 0.001$). The content of TNC increased with the increase of fungi/bacteria ratios ($P < 0.05$), and decreased with the increase of GP/GN ratios ($P < 0.01$). The random forest analysis showed that the different importance of climate, plant and soil factors on the MNC. In conclusion, the variation in grassland types altered soil physicochemical properties and microbial community, resulting in more beneficial to the formation and accumulation of FNC, and TN and pH were the main influencing factors of MNC. Thus, this study can provide data support for further research on the microbiological mechanism of SOC sequestration in arid and semi-arid grassland ecosystems.

Key Words: grassland types; amino sugars; microbial necromass; soil organic carbon; biomarker

土壤作为陆地生态系统最主要的碳库^[1],目前越来越多的研究聚焦于量化土壤有机碳的来源、转化和固存过程^[2]。土壤有机碳的来源包括植物(凋落物、根系及分泌物)、动物残留物和微生物(残体、代谢物和细胞分泌物)等^[2-3]。在土壤有机碳的形成和转化过程中,微生物主要通过体内周转和体外修饰两种途径参与其中^[3],其通过自身代谢活动将易分解的植物源碳转化为土壤有机碳^[4]。宋文婕等^[5]指出土壤微生物死亡残体对土壤有机碳的贡献高于植物残体的贡献。

据报道,磷脂脂肪酸是细胞中磷脂的重要组分,自然生理条件下相对恒定,被认为是土壤中活体微生物的重要标志物^[6]。氨基糖作为微生物细胞壁的重要组分,具有较高的异源性和稳定性^[1,7],在微生物死亡后可以长时间残留于所处环境,是微生物残体的重要标志物^[8]。Liang 等^[1]研究指出土壤微生物残体碳对有机碳的贡献可达 50%,是土壤有机碳的重要来源。另外,微生物残体碳对有机碳的贡献比例在不同生态系统类型中存在明显差异^[9],森林、草地、农田生态系统中的贡献比例分别为 34%—44%、47%—54%、24%—51%^[10],这与不同生态系统类型中的生物和非生物因子密切相关。由此可见,探究土壤微生物残体碳对有机碳的贡献及其影响因素,将有助于理解土壤有机碳的形成和稳定机制。

草地土壤有机碳库在陆地生态系统碳循环过程中发挥重要作用^[11],不同的草地类型由于植物生物量和多样性的差异,从而影响土壤理化性质,改变土壤微生物群落组成^[12]。草地生态系统较小的植物根系及形成的沉积物更容易被微生物利用和侵蚀^[13-14],最终影响微生物残体的形成。Wang 等^[10]通过 Meta 分析发现草地生态系统 0—20 cm 土壤中微生物残体碳对有机碳的贡献可达 47%,微生物残体碳促进了草地土壤有机碳

的固存。另外,He 等^[15]研究发现高山草地土壤微生物残体碳的积累与土壤深度有关;Hao 等^[16]研究表明,干旱阈值和土壤碳氮比是控制草地生态系统微生物残体碳积累的关键因素;也有研究表明在草地恢复过程中,微生物残体碳对有机碳的贡献随着恢复年限逐渐增加^[17]。由此可见,微生物残体碳在草地生态系统土壤有机碳固存过程中扮演重要角色。

宁夏草地类型复杂多样,约占宁夏总面积的 30.6%^[18],其作为中国西北草地的重要组成部分^[19],是国家重要的生态安全屏障^[20]。有关草地土壤有机碳的研究多集中于其储量、密度及组分的空间分布差异^[21-22],而对土壤有机碳的来源研究尚显不足,对不同草地类型土壤微生物残体碳对有机碳的贡献尚不明确。基于此,本研究以宁夏不同草地类型 0—20 cm 土壤为研究对象,利用生物标志物的方法,探究不同草地类型土壤微生物残体碳的积累及其对有机碳的贡献特征,拟解决以下科学问题:(1)不同草地类型土壤微生物残体碳及其对有机碳的贡献特征如何?(2)综合气候、植被及土壤理化性质,揭示土壤微生物残体碳的主要影响因素?本研究结果将有助于了解不同草地类型土壤微生物来源有机碳的积累特征,并为探究有机碳储存的微生物学机制提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

宁夏回族自治区(35°14′—39°23′N,104°17′—107°39′E),位于我国黄河中上游地区,全区地势南高北低,海拔 995—3160 m,年均温 5—9℃,年均降雨量 183.4—677 mm,全年日照时数可达 3000 h,无霜期 103—162 d。宁夏是“中国适应气候变化研究”的三个试点省区之一,其天然草地占宁夏土地面积的 47%,涵盖了我国北方大部分草地类型,是我国典型的荒漠草原向温带草原的过渡地带^[18]。

1.2 样地选择和土样采集

从南向北依据降水梯度选择草甸草原(MS)、典型草原(TS)、荒漠草原(DS)、草原化荒漠(SD)和荒漠(D)5 种草地类型,每种草地类型选择 3 个样地,记录经纬度和海拔,根据经纬度坐标从全球气候数据库(<http://www.worldclim.org/>)中获取年均温(MAT)、年降雨量(MAP),从全球干旱指数数据库(<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.7504448.v3>)中获取干旱指数(AI),如表 1 所示。

在每个样地设置 3 个 20 m×20 m 样方,样方间隔 10 m 以上,每个样方按照“五点取样法”用土钻取 0—20 cm 的土壤样品混合成一份。土壤样品清除石块及根系等杂质,过 2 mm 筛,分成 3 份,一份置于 4℃ 冰箱用于测定微生物生物量、铵态氮和硝态氮;一份冻干后保存用于磷脂脂肪酸(PLFAs)测定;一份自然风干,用于测定土壤理化指标和氨基糖含量。

在每个样方中随机选择 3 个 1 m×1 m 的小样方,调查并记录样方中植物的种类、个数、高度和盖度等。采用全收获法收集样方内植物地上部分和地下部分,将样品带回实验室置于 65℃ 烘干至恒重后,作为植物地上和地下生物量(表 1)。

1.3 测定方法

1.3.1 土壤理化性质

土壤 pH 采用电位法测定(水土比 2.5:1);容重(BD)采用环刀法测定;含水量(SWC)采用烘干法测定,将铝盒中鲜土于 102℃ 烘干至恒重后称量;机械组成使用激光粒度分析仪(Mastersizer 3000)测定,依据国际土壤质地分类:砂粒 0.05—2 mm、粉粒 0.002—0.05 mm、粘粒<0.002 mm;有机碳(SOC)采用重铬酸钾-硫酸氧化法^[23];全氮(TN)、全磷(TP)、铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)使用全自动化学分析仪(SmartChem 450)测定;微生物生物量碳(MBC)和生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸-K₂SO₄提取法^[24],用 TOC 分析仪(岛津 TOC-VCPH)测定浸提液中的 C、N 含量, $MBC = E_C/k_{EC}$, $MBN = E_N/k_{EN}$, 式中: E_C 和 E_N 分别为氯仿提取和未提取的可溶性 C、N 的差值, k_{EC} 、 k_{EN} 为校正系数分别为 0.45、0.54。生物量磷(MBP)采用氯仿熏蒸-NaHCO₃浸提法^[24], $MBP = E_{pi}/(kp \times R_{pi})$, 式中: E_{pi} 为熏蒸与未熏蒸的差值, $R_{pi} = [(外加 KH_2PO_4 溶液 土壤测定值 - 未熏蒸土壤$

测定值)/25]×100%,kp 为转化系数 0.40。

表 1 不同草地类型采样点概况

Table 1 Overview of sampling sites of different grassland types

草地类型 Grassland type	经度(E) Longitude	纬度(N) Latitude	海拔 Elevation/m	年均温 MAT/°C	年降雨量 MAP/mm	干旱指数 AI	地上生物量 AGB/g	地下生物量 BGB/g
MS-1	105.6216°	36.4517°	2651.37	6.69	640.66	0.39		
MS-2	105.6144°	36.2290°	2273.22	6.18	687.50	0.38	215.36±24.26a	385.02±50.69a
MS-3	106.1250°	35.9220°	2229.9	5.98	698.96	0.50		
TS-1	106.4083°	36.1917°	1842.4	7.67	601.64	0.38		
TS-2	106.2634°	36.4067°	1924.38	8.07	527.16	0.34	159.81±31.34a	239.12±49.09b
TS-3	106.5008°	36.7404°	1917.43	7.73	557.29	0.32		
DS-1	106.9528°	37.4553°	1508.07	9.41	455.29	0.22		
DS-2	107.0541°	38.0783°	1431.34	9.38	402.26	0.20	81.70±8.48b	138.95±52.61bc
DS-3	106.9567°	37.7339°	1365.12	9.69	432.74	0.19		
SD-1	106.4227°	38.1540°	1227.56	10.97	281.84	0.14		
SD-2	106.4748°	38.2922°	1203.32	10.79	288.93	0.13	42.86±12.05b	44.82±15.61cd
SD-3	105.9948°	37.6067°	1333.31	10.73	277.95	0.15		
D-1	106.8383°	38.9489°	1067.06	10.80	240.92	0.12		
D-2	106.8227°	38.8470°	1089.45	10.48	271.98	0.12	32.12±2.44b	5.05±1.90d
D-3	106.7429°	38.7583°	1076.61	10.80	240.92	0.12		

MS:草甸草原 Meadow steppe;TS:典型草原 Typical steppe;DS:荒漠草原 Desert steppe;SD:草原化荒漠 Steppe desert;D:荒漠 Desert;MAT:年均温 Mean annual temperature;MAP:年降雨量 Mean annual precipitation;AI:干旱指数 Aridity index;AGB:地上生物量 Aboveground biomass;BGB:地下生物量 Belowground biomass;同列不同字母表示差异显著($P<0.05$)

1.3.2 土壤微生物含量

土壤微生物群落组成采用磷脂脂肪酸(Phospholipids fatty acid, PLFA)法测定^[6],用修正的 Bligh-Dyer 方法进行脂类提取和磷脂脂肪酸分析,土样体积比为 1:2:0.8 的氯仿:甲醇:柠檬酸缓冲液振荡提取总脂类,然后经 SPE 硅胶柱分离得到磷脂脂肪酸,将得到的磷脂脂肪酸进行碱性甲醇化,用 Agilent 6890N 气相色谱仪分析 PLFA 的成分内标为正十九烷酸甲酯(19:0),含量单位 nmol/g。脂肪酸 12:0, 13:0, 14:0, 15:0, 16:0, 22:0, 24:0 等表示细菌;a12:0, a13:0, i14:0, a14:0, i15:0, a15:0, i16:0, a16:0, i15:1ω6c, i17:1ω9c 等表示革兰氏阳性细菌(GP);15:1ω5c, 16:1ω9c, 17:1ω8c, cy17:0ω7c, 16:0 2OH, cy19:0ω7c, 20:1ω9c, 21:1ω5c 等表示革兰氏阴性细菌(GN);18:1ω9c, 18:2ω6c, 21:0, 23:0 等表示真菌;16:1ω5c 表示丛枝菌根真菌(AMF);10Me 17:0, 10Me 18:1ω7c, 10Me 19:1ω7c 10Me 17:1ω7c, 10Me 18:0 等表示放线菌;20:4ω6c, 20:3ω6c, 20:5ω3c, 19:3ω6c 等表示原生动物。

1.3.3 土壤氨基糖

土壤氨基糖采用酸水解的方法测定^[25],土壤样品经过水解、纯化、衍生后使用气相色谱仪(Agilent 7890B GC, Agilent Technologies)测定分析,Agilent 7890B GC 配置 HP-5 色谱柱(30 m×0.25 mm×0.25 μm)以及 FID, 1 μL 氨基糖提取液进样到色谱柱进行测定,N₂作为载气,流速为 0.6 mL/min,气相色谱进样口温度设定为 250 °C,分流比 30:1。氨基糖包括:氨基葡萄糖(GluN)、氨基半乳糖(GalN)、氨基甘露糖(ManN)和胞壁酸(MurA)。微生物残体碳含量由 GluN 和 MurA 计算转换得到,计算公式如下:

$$FNC = (GluN/179.17 - 2 \times MurA/251.23) \times 179.17 \times 9$$

$$BNC = MurA \times 45$$

$$TNC = FNC + BNC$$

式中,FNC 为真菌残体碳,BNC 为细菌残体碳,TNC 为总残体碳;179.17 和 251.23 是 GluN 和 MurA 的分子量,9 和 45 分别是真菌残体碳和细菌残体碳的转换系数。

1.4 数据处理

用 Excel 和 SPSS 24 进行数据整理,数据均为平均值±标准差;用 Origin 2024 制图;用 SPSS 24 进行单因素方差分析(ANOVA),选择最小差异性显著检验(LSD)对数据进行显著性分析;用 Origin 2024 进行相关性分析气候、植被、土壤理化性质和微生物生物量与微生物残体碳含量之间的关系;用 Canoco 5 进行主成分分析比较不同草地类型微生物群落组成的差异;用 R 语言(4.3.1)进行随机森林模型预测微生物残体碳的主要影响因素,所需程序包为“ggplot2”,“tidyverse”,“randomForest”,“rfUtilities”和“rfpermute”。

2 结果分析

2.1 不同草地类型土壤理化性质

由表 2 可知,草甸草原(MS)和典型草原(TS)土壤含水量显著高于其他草地类型($P<0.05$),而土壤容重和 pH 则表现出 MS 和 TS 最小($P<0.05$);荒漠(D)的土壤粘粒含量最小,砂粒含量最大;MS 和 TS 土壤有机碳、全氮、铵态氮、硝态氮、微生物量碳、生物量氮显著高于其他草地类型($P<0.05$);SOC/TN、SOC/TP、TN/TP、MBC/MBN、MBC/MBP 和 MBN/MBP 在不同草地类型间存在显著差异($P<0.05$)。

表 2 不同草地类型土壤理化性质

Table 2 Soil physicochemical properties of different grassland types

指标 Index	草地类型 Grassland type				
	MS	TS	DS	SD	D
SWC/%	1.07±0.01a	0.11±0.02b	0.01±0.00c	0.01±0.01c	0.01±0.01c
BD/(g/m ³)	1.06±0.03c	1.10±0.02c	1.48±0.03a	1.30±0.04b	1.55±0.02a
pH	8.57±0.10c	8.89±0.03b	9.27±0.06a	9.52±0.12a	9.43±0.04a
Clay/%	0.87±0.25b	1.95±0.25ab	3.94±1.30a	4.36±1.25a	0.26±0.14b
Silt/%	17.57±5.62ab	32.71±6.17a	19.93±4.97a	22.85±5.51a	3.27±0.71b
Sand/%	73.02±4.06ab	60.98±4.52b	74.60±5.03ab	66.52±4.55b	89.23±6.66a
SOC/(g/kg)	32.30±3.70a	17.25±1.64b	3.87±0.60c	4.36±0.14c	1.31±0.36c
TN/(g/kg)	3.93±0.44a	2.15±0.27b	0.57±0.03c	0.56±0.06c	0.08±0.03c
NH ₄ ⁺ -N/(g/mg)	9.68±1.12a	11.39±1.97a	4.38±0.62b	4.12±0.51b	3.56±0.24b
NO ₃ ⁻ -N/(g/mg)	3.52±1.16a	2.20±1.20a	0.12±0.05b	0.13±0.03b	0.06±0.00b
TP/(mg/kg)	0.64±0.08a	0.68±0.05a	0.29±0.01b	0.54±0.03a	0.23±0.00b
MBC/(mg/kg)	508.53±71.00a	399.05±58.32a	104.39±22.67b	85.48±8.72b	43.63±4.43b
MBN/(mg/kg)	30.78±7.20a	20.98±5.45a	6.10±0.82b	3.87±0.21b	3.79±0.12b
MBP/(mg/kg)	15.04±3.17a	5.67±1.53b	5.42±0.36b	4.54±0.51b	4.79±0.23b
SOC/TN	8.21±0.17b	8.11±0.31b	6.83±0.99b	7.89±0.63b	24.85±15.42a
SOC/TP	50.74±3.74a	25.58±2.14b	13.28±2.02c	8.13±0.31cd	5.68±1.55d
TN/TP	6.21±0.58a	3.17±0.34b	1.96±0.18c	1.04±0.07cd	0.36±0.13d
MBC/MBN	17.20±1.57ab	20.46±3.43a	16.87±2.39ab	21.99±1.04a	11.51±1.14b
MBC/MBP	34.71±2.17b	76.41±13.50a	19.30±3.90bc	19.02±1.76bc	9.23±1.30c
MBN/MBP	2.03±0.08b	3.72±0.04a	1.15±0.21c	0.87±0.08cd	0.80±0.06d

SWC:土壤含水量 Soil water content;BD:容重 Bulk density;Clay:粘粒;Silt:粉粒;Sand:砂粒;SOC:有机碳 Soil organic carbon;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;NH₄⁺-N:铵态氮 Ammonium nitrogen;NO₃⁻-N:硝态氮 Nitrate nitrogen;MBC:微生物生物量碳 Microbial biomass carbon;MBN:微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen;MBP:微生物生物量磷 Microbial biomass phosphorus;不同小写字母表示不同草地类型间差异显著($P<0.05$)

2.2 不同草地类型土壤微生物特征

由图 1 可知,微生物总生物量表现为 MS((29.13±0.98)nmol/g)和 TS((16.99±1.07)nmol/g)显著高于 DS((6.26±0.41)nmol/g)、SD((5.81±0.48)nmol/g)和 D((3.45±0.33)nmol/g)(图 1, $P<0.05$)。革兰氏阳性细菌与革兰氏阴性细菌比值表现为 MS、TS 和 DS 显著高于 SD 和 D(图 1, $P<0.05$),而真菌与细菌比值表现出相反

趋势。主成分分析(图 1)表明 DS、SD 和 D 草地类型土壤微生物群落组成存在相似性,与 MS 和 TS 存在明显差异,不同微生物群落间存在正相关关系。

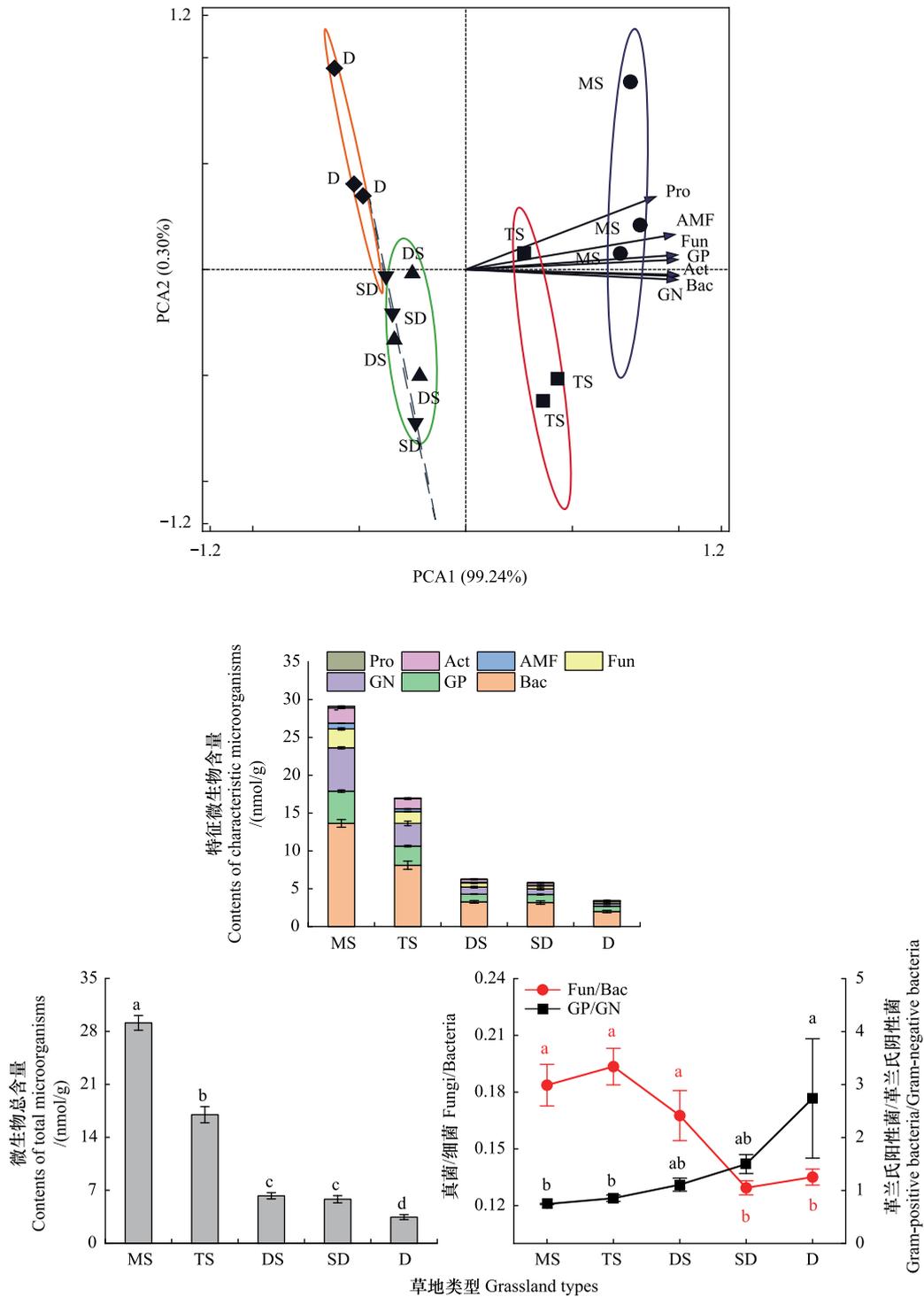


图 1 不同草地类型土壤微生物特征

Fig.1 The characteristics of soil microbial in different grassland types

MS:草甸草原 Meadow steppe; TS:典型草原 Typical steppe; DS:荒漠草原 Desert steppe; SD:草原化荒漠 Steppe desert; D:荒漠 Desert; Bac:细菌 Bacteria; GP:革兰氏阳性细菌 Gram-positive bacteria; GN:革兰氏阴性细菌 Gram-negative bacteria; Fun:真菌 Fungi; AMF:丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi; Act:放线菌 Actinomycetes; Pro:原生动物 Protozoa; 不同小写字母表示不同草地类型间差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 不同草地类型土壤微生物残体碳累积特征

氨基葡萄糖 (GluN)、氨基半乳糖 (GalN)、氨基甘露糖 (ManN) 和胞壁酸 (MurA) 均表现为 MS 显著高于 TS, 显著高于 DS 和 SD, 显著高于 D (图 2, $P < 0.05$)。GluN、GalN、ManN 和 MurA 含量表现为 $\text{GluN} ((0.62 \pm 0.18) \mu\text{g}/\text{mg}) > \text{GalN} ((0.45 \pm 0.13) \mu\text{g}/\text{mg}) > \text{ManN} ((0.10 \pm 0.02) \mu\text{g}/\text{mg}) > \text{MurA} ((0.04 \pm 0.01) \mu\text{g}/\text{mg})$ 。

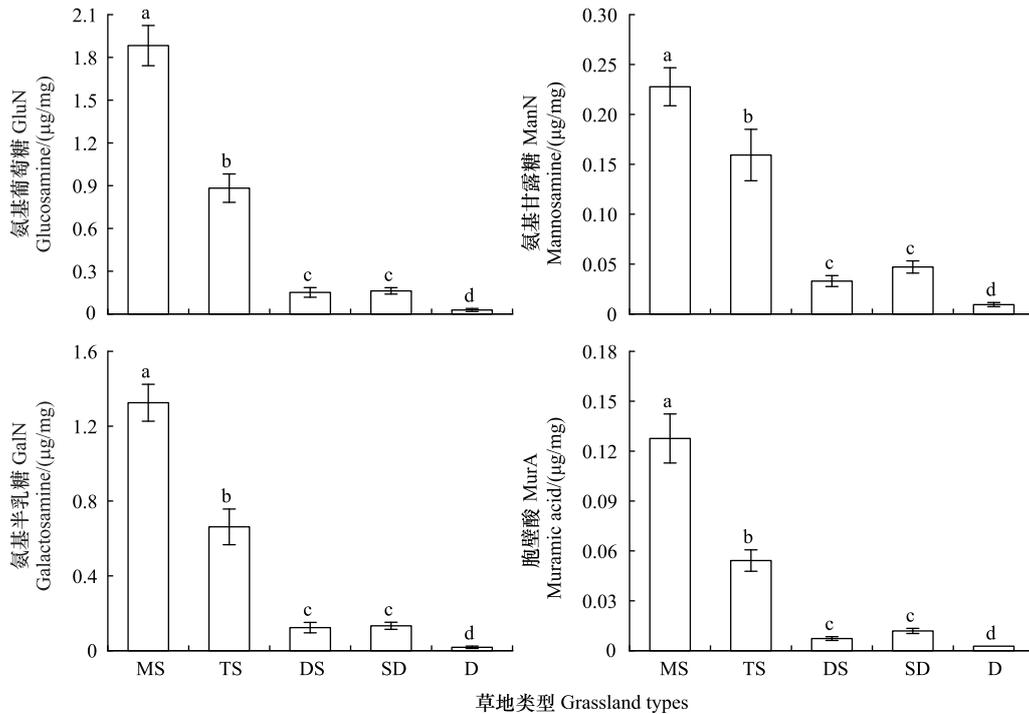


图 2 不同草地类型土壤氨基糖含量

Fig.2 Content of soil amino sugars in different grassland types

由图 3 可知,细菌残体碳(BNC)、真菌残体碳(FNC)和总残体碳(TNC)含量变化范围 $0.12\text{—}5.74 \mu\text{g}/\text{mg}$ 、 $0.22\text{—}15.31 \mu\text{g}/\text{mg}$ 和 $0.34\text{—}21.05 \mu\text{g}/\text{mg}$, MS 显著高于 TS, 显著高于 DS 和 SD, 显著高于 D (图 3, $P < 0.05$)。真菌残体碳与细菌残体碳比值可以反映真菌和细菌对微生物残体的相对贡献,真菌残体碳与细菌残体碳间存在极显著的正相关关系 (图 3, $R^2 = 0.976, P < 0.001$); FNC/BNC 值表现为荒漠草原 (DS) 最大, 荒漠 (D) 最小 (图 3, $P < 0.05$), 不同草地类型真菌残体碳对有机碳的贡献是细菌残体碳贡献的 1.8—3.8 倍 (图 3)。

由图 4 可知,不同草地类型细菌残体碳对有机碳贡献为 $9.0\%\text{—}17.8\%$, 表现为 MS 最大, DS 最小 ($P < 0.05$); 真菌残体碳对有机碳贡献为 $22.0\%\text{—}48.2\%$, 表现为 MS 最大, D 最小 ($P < 0.05$); 总残体碳对有机碳贡献为 $33.5\%\text{—}66.0\%$, 表现为 MS 最大, D 最小 ($P < 0.05$)。细菌残体碳与真菌残体碳对有机碳的贡献之间存在显著的正相关关系 ($R^2 = 0.572, P < 0.001$)。

2.4 土壤微生物残体碳与环境因子的关系

微生物残体碳含量与环境因子和土壤理化性质存在显著的相关关系 (图 5, $P < 0.05$), 细菌残体碳、真菌残体碳和总残体碳与海拔、年降雨量、干旱指数、地上生物量和地下生物量以及土壤有机碳、全氮、铵态氮、硝态氮、全磷、微生物生物量和不同微生物类群含量显著正相关 ($P < 0.05$), 与年均温及土壤容重、pH 显著负相关 ($P < 0.05$); 土壤机械组成与微生物残体含量相关性不显著 ($P > 0.05$), 微生物残体碳含量与粘粒和砂粒呈正相关, 与粉粒呈负相关。

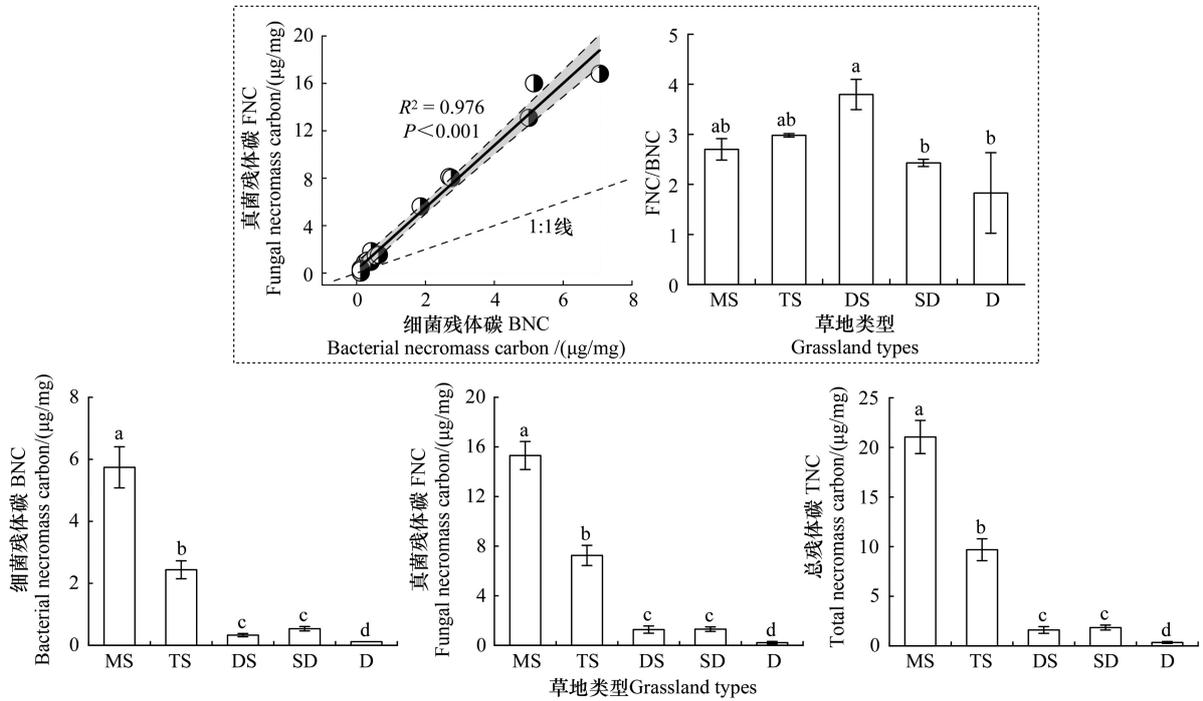


图 3 不同草地类型微生物残体碳含量

Fig.3 Content of microbial necromass carbon in different grassland types

图中虚线间灰色阴影区域表示 95%置信区间

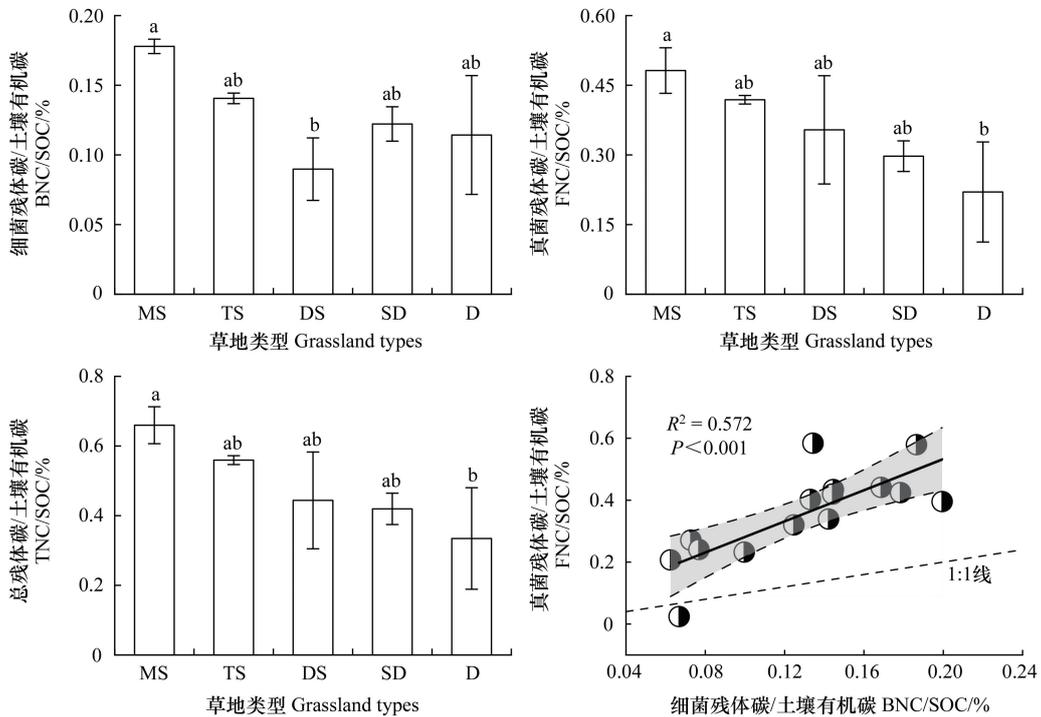


图 4 不同草地类型土壤微生物残体碳对有机碳的贡献

Fig.4 Contribution of microbial necromass carbon to soil organic carbon in different grassland types

BNC/SOC:细菌残体碳/有机碳 Bacterial necromass carbon/Soil organic carbon; FNC/SOC:真菌残体碳/有机碳 Fungal necromass carbon/Soil organic carbon; TNC/SOC:总残体碳/有机碳 Total necromass carbon/Soil organic carbon;虚线间灰色阴影区域表示 95%置信区间

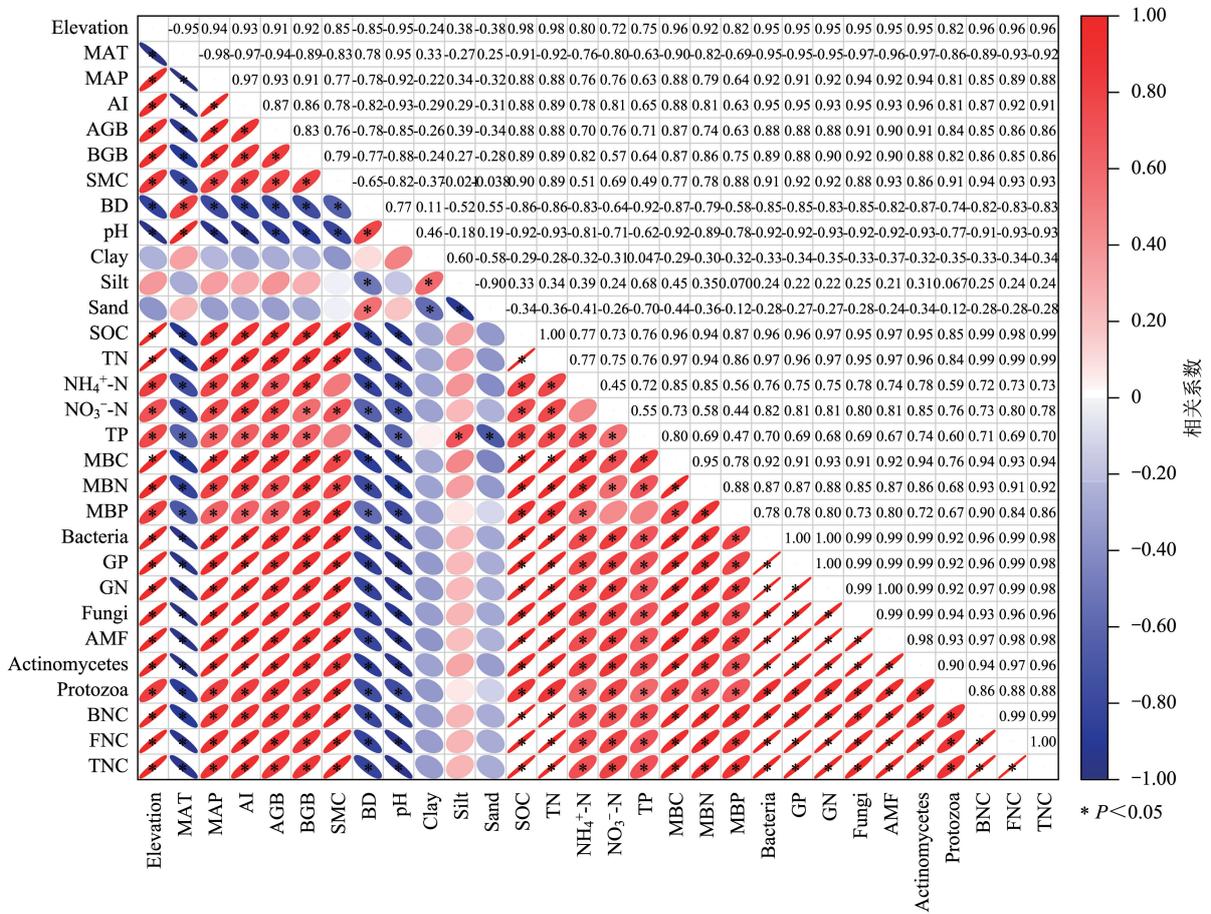


图5 环境因子和土壤理化性质与微生物残体之间的关系

Fig.5 Correlation of soil microbial necromass carbon with environmental factors and soil physicochemical properties

Elevation:海拔;MAT:年均温 Mean annual temperature;MAP:年降雨量 Mean annual precipitation;AI:干旱指数 Aridity index;AGB:地上生物量 Aboveground biomass;BGB:地下生物量 Belowground biomass;SWC:土壤含水量 Soil water content;BD:容重 Bulk density;Clay:粘粒;Silt:粉粒;Sand:砂粒;SOC:有机碳 Soil organic carbon;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;NH₄⁺-N:铵态氮 Ammonium nitrogen;NO₃⁻-N:硝态氮 Nitrate nitrogen;MBC:微生物生物量碳 Microbial biomass carbon;MBN:微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen;MBP:微生物生物量磷 Microbial biomass phosphorus;BNC:细菌残体碳 Bacterial necromass carbon;FNC:真菌残体碳 Fungal necromass carbon;TNC:总残体碳 Total necromass carbon. * $P < 0.05$;图中椭圆的颜色表示正负相关性,红色正相关、蓝色负相关;椭圆的面积表示相关性大小,面积越小相关性越强;图中数字表示相关系数

由图 6 可知,细菌残体碳与细菌含量 ($R^2 = 0.917, P < 0.001$)、真菌残体碳与真菌含量 ($R^2 = 0.916, P < 0.001$) 存在极显著的正相关关系。真菌和细菌之比与总残体碳呈显著的正相关关系 ($R^2 = 0.269, P < 0.05$), 革兰氏阳性和革兰氏阴性细菌之比 (GP/GN) 与总残体碳呈显著的负相关关系 ($R^2 = 0.515, P < 0.01$)。

随机森林模型(图 7) 预测不同草地类型微生物残体碳的主要影响因子,对真菌残体碳、细菌残体碳和总残体碳的解释量分别为 81.8%、85.8% 和 85.7% ($P < 0.001$), 土壤全氮是真菌残体碳的主要影响因子 ($P < 0.01$); 土壤 pH 是细菌残体碳 ($P < 0.05$) 和总残体碳 ($P < 0.01$) 的主要影响因子。

3 讨论

3.1 土壤微生物残体碳对有机碳的贡献

微生物残体是土壤稳定有机碳库的重要贡献者^[26],本研究聚焦于草地生态系统,发现不同草地类型微生物残体碳含量表现为 MS 最大,D 最小(图 3, $P < 0.05$)。原因在于:1) 草甸草原地上、地下生物量大,土壤养分

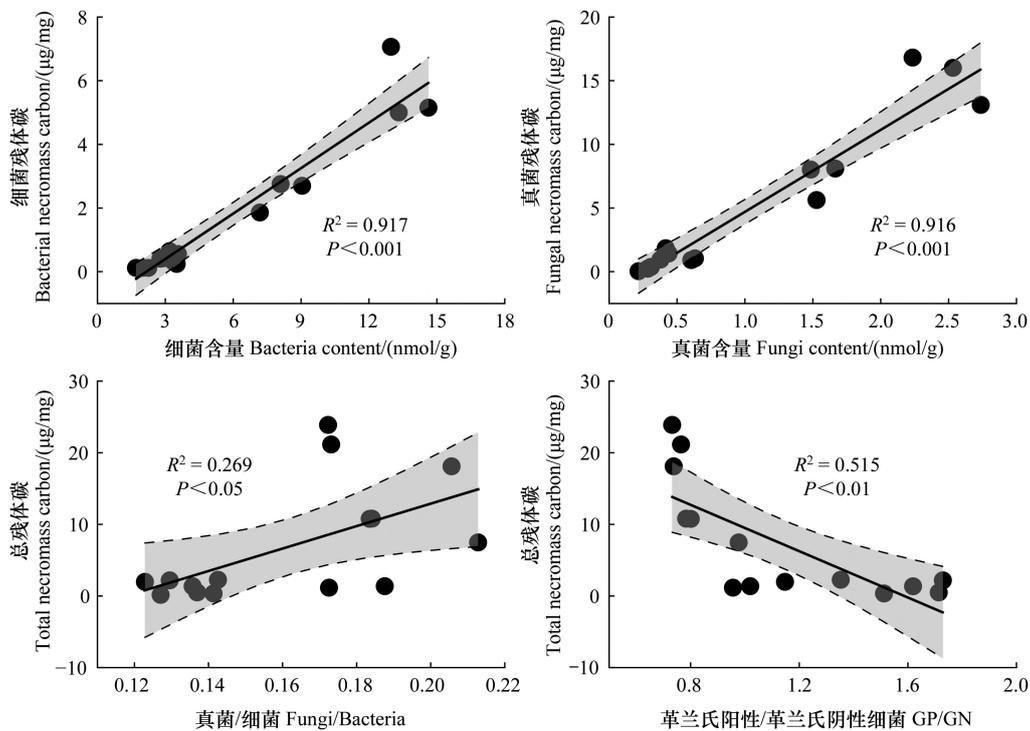


图 6 土壤微生物含量与微生物残体碳之间的关系

Fig.6 Correlation of soil microbial necromass carbon with microbial contents

图中虚线间灰色阴影区域表示 95% 置信区间

条件充足,从而增加了微生物量和微生物残体累积(表 2,图 1);2)草甸草原具有寒冷而潮湿的气候条件^[27-28],可能容易滋生一些古生菌、细菌和真菌等土壤微生物,导致微生物含量增加^[29],间接促进了微生物残体的积累。正如本研究发现微生物残体碳含量与土壤微生物生物量存在极显著的正相关关系(图 6, $P < 0.001$)。研究发现 DS,SD 和 D 土壤微生物生物量显著低于 MS 和 TS(图 1, $P < 0.05$),这与该生态系统脆弱、养分匮乏的微生物生存条件密切相关^[30]。Camenzind 等^[31]指出真菌和细菌比值(F/B)可以间接反映土壤微生物所生存环境的稳定性,比值越高说明所处环境养分循环速度慢,微生物对养分的利用减缓,所处环境不容易受到外界干扰。而革兰氏阳性和革兰氏阴性细菌比值(GP/GN)可以反映土壤有机碳的可利用性,比值越高说明所处环境中难分解碳源的积累相对高于易分解新输入的碳源,土壤微生物对有机碳的可利用程度越低^[32]。在 DS,SD 和 D 生态系统土壤微生物死亡后形成的残体将作为碳源被活体微生物再次利用,其残体稳定性降低,间接减少了残体碳的积累^[33]。Ma 等^[34]在蒙古草原研究也得到了相似的结果,与其他植被类型下的土壤相比,荒漠土壤中氨基糖含量最低,微生物残体碳含量最小。尽管 DS 的植被生物量、土壤养分、微生物生物量等显著低于 MS 和 TS(表 2, $P < 0.05$),但真菌残体碳和细菌残体碳的比值最大(图 3),与 MS 和 TS 差异不显著(图 3, $P > 0.05$)。这与以往研究指出的 MS 真菌残体碳和细菌残体碳比值最大的结果不同^[27, 35],可能由于 DS 生态系统植物根细而深,根系会通过一系列措施来减少根际碳损失、缓解环境的胁迫^[34];而土壤真菌本身具有较强的腐解能力,善于分解难分解的物质,从而间接造成了真菌残体的积累^[32]。

研究发现不同草地类型微生物残体碳对有机碳的贡献为 33.5%—66.0%(图 4),这与前人研究结果类似^[1, 10, 17]。值得注意的是,在 DS 和 SD,微生物残体碳对有机碳的贡献为 44.4%和 42.0%(图 4),与 MS 和 TS 差异不显著(图 4, $P > 0.05$)。这也进一步表明在植被相对稀少、养分匮乏的生态系统中,微生物残体碳在土壤有机质稳定和固存过程中的重要性^[36]。虽然,微生物通过植物所获得的初级碳源减少,微生物活性降低,但死亡形成的残体依旧是土壤稳定碳库的核心^[34]。本研究发现不同草地类型真菌残体碳对有机碳的贡献是细

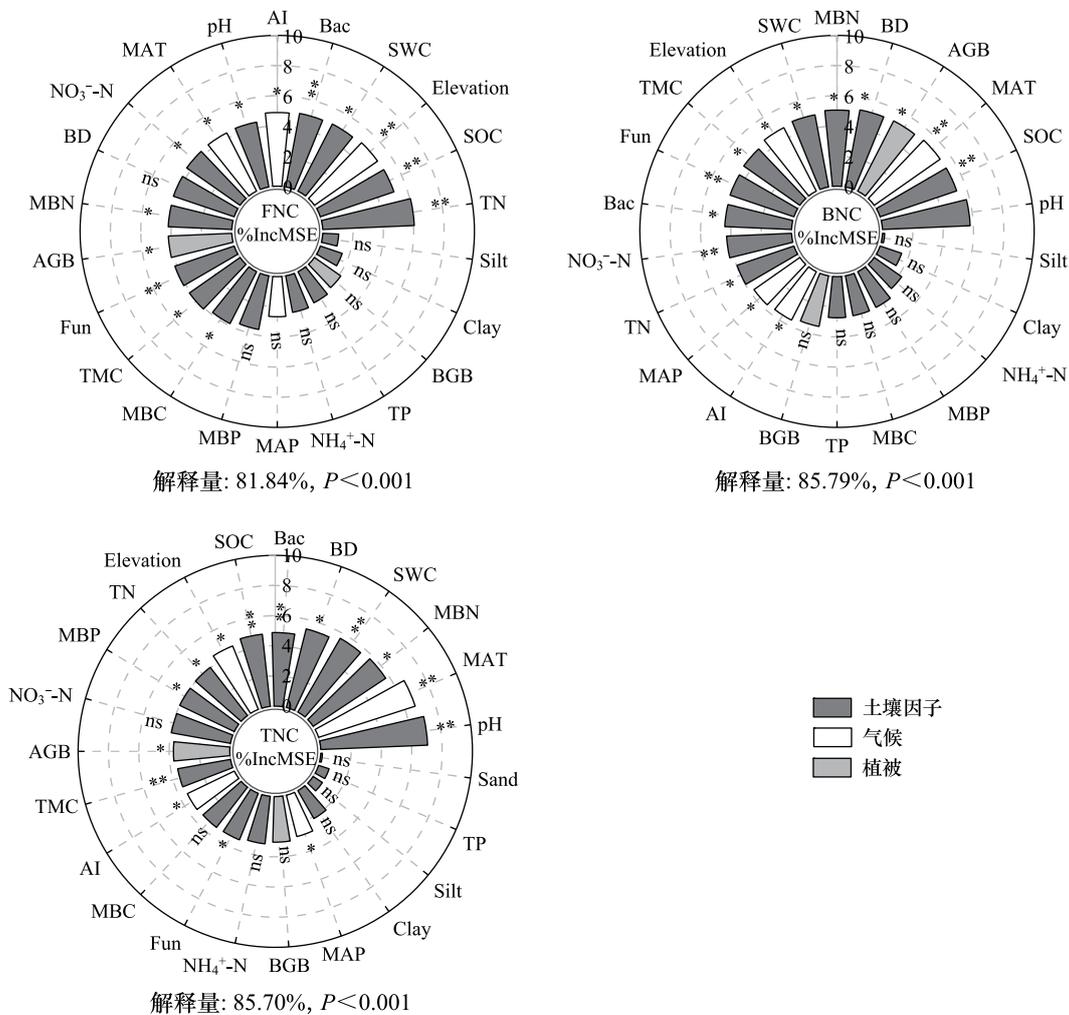


图 7 气候、植被和土壤因子对微生物残体碳的相对重要性

Fig.7 The relative importance of climate, plant and soil factors on the microbial necromass carbon

BNC: 细菌残体碳 Bacterial necromass carbon; FNC: 真菌残体碳 Fungal necromass carbon; TNC: 总残体碳 Total necromass carbon; %IncMSE: 均方误差的增量 Increase in MSE (%); * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; ns $P > 0.05$

菌残体碳贡献的 1.8—3.8 倍 (图 3, $P < 0.05$)。可见, 真菌残体碳比细菌残体碳更容易积累和稳定, 原因在于: 1) 草地生态系统活的真菌生物量可能高于细菌生物量^[37]; 2) 真菌可能通过特定的碳水化合物活性水解酶和氧化酶降解植物残留物和土壤有机质^[38-39], 促进残体的积累; 3) 真菌残体可能会聚集形成单宁复合物在土壤中稳定存在^[40], 不易被再次分解利用; 4) 真菌细胞表面积和体积比小, 细胞壁厚且含有菌丝, 细胞死亡后产生大分子物质较多, 所形成的残体更难被分解利用^[41]。

3.2 土壤微生物残体碳的影响因素

土壤微生物残体碳的积累受多因素的影响, 如气候条件^[42]、土壤理化性质^[43]、土壤微生物学特性等^[44]。土壤微生物残体碳与年均温显著负相关, 与年降雨量显著正相关 (图 5, $P < 0.05$), 年降雨量与土壤水分紧密相关, 水分的有效性对土壤中养分循环和能量流动至关重要^[45], 水分的可利用性会增加土壤微生物群落组成, 促进微生物的生长繁殖, 进而间接造成微生物残体的积累^[33]。气温上升会促进微生物的呼吸作用, 可能通过增加微生物残体碳的分解来减少有机碳的固存^[46]。这与 He 等^[47]研究相似, 指出在半干旱地区生态系统中土壤微生物残体碳的累积随温度升高而减小。卢孟雅等^[48]通过 Meta 分析发现增温会改变地上和地下植物碳输入而影响土壤微生物群落结构, 最终导致微生物残体碳的累积有所增加。另外, 研究发现微生物残体碳

含量随真菌/细菌值的增大而增大(图 6, $P < 0.05$), 随 GP/GN 比值的增大而减小(图 6, $P < 0.01$), 说明在 MS 和 TS 生态系统, 土壤有机质分解缓慢, 养分循环速度减缓, 从而促进残体碳的积累; 而 DS, SD 和 D 生态系统, 养分胁迫强烈, 土壤微生物对有机碳的可利用度降低, 间接降低残体的积累^[32]。

研究指出土壤 pH 与微生物残体碳显著负相关, 原因在于 pH 升高一定程度上减缓了微生物生长的酸限制, 从而增加了残体碳的分解, 造成土壤有机碳的损失^[33]。这与 Cui 等^[49]和申继凯等^[50]研究结果类似, 本研究随机森林模型结果也证实了这一点, 土壤 pH 是细菌残体碳和总残体碳的主要影响因子。土壤养分是活体微生物生长和发育的能量来源^[33], Hao 等^[16]研究指出土壤碳氮比是预测微生物残体碳积累的关键因素。微生物残体碳与土壤有机碳、全氮、全磷等显著正相关(图 5, $P < 0.05$), 原因在于丰富的土壤养分条件会促进微生物生长代谢过程, 增加微生物呼吸, 提高微生物碳利用率^[51-52], 间接造成微生物残体碳的积累。相关性分析证明了这一点, 微生物残体碳随微生物生物量的增加而增加(图 6, $P < 0.001$)。随机森林模型预测显示土壤全氮也是影响微生物残体碳累积的主要因子, 原因在于: 1) 土壤氮素缺乏时, 由于要为活体微生物提供氮源, 微生物残体将会被胞外酶分解利用, 从而降低残体的积累^[49, 53]; 2) 土壤氮循环可能通过增加团聚体碳含量、酸化土壤并抑制微生物对土壤有机质的分解来促进残体碳的积累^[54-55]; 3) 组成微生物细胞的蛋白质、核酸、几丁质、糖蛋白等的 N 含量占土壤 N 的 60% 以上, 可见 N 含量也是微生物残体的重要组成元素^[37, 56]。因此, 氮是土壤碳循环及微生物残体碳累积过程的重要参与者^[57], 在调控土壤有机质稳定和固存过程中起着重要作用。

4 结论

本研究分析探讨宁夏不同草地类型土壤微生物残体碳积累特征及影响因素。得到: 1) 草甸草原和典型草原微生物残体碳含量显著高于荒漠草原、草原化荒漠和荒漠; 2) 不同草地类型土壤微生物残体碳对有机碳的贡献可达 33.5%—66.0%; 3) 真菌残体碳在草地生态系统微生物残体碳积累过程中占主要地位, 其对有机碳的贡献是细菌残体碳贡献的 1.8—3.8 倍; 4) 土壤全氮和 pH 是微生物残体碳积累的主要影响因子。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 2015, 528: 60-68.
- [3] Lavalley J M, Soong J L, Cotrufo M F. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, 2020, 26(1): 261-273.
- [4] 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(): 1479-1491.
- [5] 宋文婕, 梁誉正, 陶贞, 钟庆祥, 贺一聪. 微生物介导的土壤有机碳动态研究进展. *地球科学进展*, 2023, 38(12): 1213-1223.
- [6] Frostegård, Tunlid A, Bååth E. Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content. *Journal of Microbiological Methods*, 1991, 14(3): 151-163.
- [7] 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.
- [8] 阮佳怡, 翁晓虹, 隋心. 基于 Web of Science 的土壤氨基糖研究趋势分析. 南昌: 中国环境科学学会, 2022: 345-351.
- [9] Cao Y F, Ding J Z, Li J, Xin Z M, Ren S, Wang T. Necromass-derived soil organic carbon and its drivers at the global scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 181: 109025.
- [10] Wang B R, An S S, Liang C, Liu Y, Kuzyakov Y. Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 162: 108422.
- [11] 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.
- [12] Li J Y, Zhang Q C, Li Y, Liu Y M, Xu J M, Di H J. Effects of long-term mowing on the fractions and chemical composition of soil organic matter in a semiarid grassland. *Biogeosciences*, 2017, 14(10): 2685-2696.
- [13] Fischer H, Ingwersen J, Kuzyakov Y. Microbial uptake of low-molecular-weight organic substances out-competes sorption in soil. *European Journal*

- of Soil Science, 2010, 61(4): 504-513.
- [14] Roth V N, Lange M, Simon C, Hertkorn N, Bucher S, Goodall T, Griffiths R I, Mellado-Vázquez P G, Mommer L, Oram N J, Weigelt A, Dittmar T, Gleixner G. Persistence of dissolved organic matter explained by molecular changes during its passage through soil. *Nature Geoscience*, 2019, 12: 755-761.
- [15] He M, Fang K, Chen L Y, Feng X H, Qin S Q, Kou D, He H B, Liang C, Yang Y H. Depth-dependent drivers of soil microbial necromass carbon across Tibetan alpine grasslands. *Global Change Biology*, 2022, 28(3): 936-949.
- [16] Hao Z G, Zhao Y F, Wang X, Wu J H, Jiang S L, Xiao J J, Wang K C, Zhou X H, Liu H Y, Li J, Sun Y X. Thresholds in aridity and soil carbon-to-nitrogen ratio govern the accumulation of soil microbial residues. *Communications Earth & Environment*, 2021, 2: 236.
- [17] Yang Y, Dou Y X, Wang B R, Wang Y Q, Liang C, An S S, Soromotin A, Kuzyakov Y. Increasing contribution of microbial residues to soil organic carbon in grassland restoration chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 170: 108688.
- [18] 马珂昕, 王瑞涇, 唐荣, 常生华, 刘晓斌, 杨发林, 林慧龙. 宁夏天然草地的空间分布与类型特征. *草业科学*, 2023, 40(4): 837-847.
- [19] 彭云峰, 常锦峰, 赵霞, 石岳, 白宇轩, 李秦鲁, 姚世庭, 马文红, 方精云, 杨元合. 中国草地生态系统固碳能力及其提升途径. *中国科学基金*, 2023, 37(4): 587-602, 1-3.
- [20] 习近平. 在黄河流域生态保护和高质量发展座谈会上的讲话. *水资源开发与管理*, 2019, 17(11): 1-4.
- [21] 曹媛, 孟明, 王磊, 杨新国, 曲文杰. 宁夏中部干旱带天然草地土壤颗粒空间分布特征. *中国水土保持*, 2021(2): 56-59.
- [22] 丁金梅, 王维珍, 米文宝, 侯凯元, 张喜旺, 赵亚楠, 文琦. 宁夏草地土壤有机碳空间特征及其影响因素. *生态学报*, 2023, 43(5): 1913-1922.
- [23] Walkley A, Black I A. An examination of the degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 1934, 37(1): 29-38.
- [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] 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.
- [26] 杨阳, 王宝荣, 窦艳星, 薛志婧, 孙慧, 王云强, 梁超, 安韶山. 植物源和微生物源土壤有机碳转化与稳定研究进展. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 111-123.
- [27] 包寒阳, 李杨, 邓先智, 李露航, 扎琼巴让, 陈仕勇, 类延宝, 孙庚. 根系分泌物和凋落物对高寒沙化草地土壤微生物的影响. *应用与环境生物学报*, 2023, 29(3): 546-553.
- [28] 贺美, 秦书琪, 冯雪徽, 张帆, 赵佳宁, 杨元合. 青藏高原多年冻土微生物残体碳的分布特征及其驱动因素. *科学通报*, 2024, 69(7): 925-938.
- [29] Xu T L, Chen X, Hou Y H, Zhu B. Changes in microbial biomass, community composition and diversity, and functioning with soil depth in two alpine ecosystems on the Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 2021, 459(1/2): 137-153.
- [30] 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.
- [31] Camenzind T, Philipp Grenz K, Lehmann J, Rillig M C. Soil fungal mycelia have unexpectedly flexible stoichiometric C: N and C: P ratios. *Ecology Letters*, 2021, 24(2): 208-218.
- [32] Pollierer M M, Ferlian O, Scheu S. Temporal dynamics and variation with forest type of phospholipid fatty acids in litter and soil of temperate forests across regions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 91: 248-257.
- [33] Hu J X, Du M L, Chen J, Tie L H, Zhou S X, Buckeridge K M, Cornelissen J H C, Huang C D, Kuzyakov Y. Microbial necromass under global change and implications for soil organic matter. *Global Change Biology*, 2023, 29(12): 3503-3515.
- [34] 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(1): 3480.
- [35] Cui Y X, Bing H J, Fang L C, Wu Y H, Yu J L, Shen G T, Jiang M, Wang X, Zhang X C. Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2019, 338: 118-127.
- [36] Coban O, De Deyn G B, van der Ploeg M. Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands. *Science*, 2022, 375(6584): abc0725.
- [37] He L Y, Mazza Rodrigues J L, Soudzilovskaia N A, Barcelo M, Olsson P A, Song C C, Tedersoo L, Yuan F H, Yuan F M, Lipson D A, Xu X F. Global biogeography of fungal and bacterial biomass carbon in topsoil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: 108024.
- [38] Xia Y H, Chen X B, Zheng X D, Deng S H, Hu Y J, Zheng S M, He X Y, Wu J S, Kuzyakov Y, Su Y R. Preferential uptake of hydrophilic and hydrophobic compounds by bacteria and fungi in upland and paddy soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 148: 107879.

- [39] Deng S H, Zheng X D, Chen X B, Zheng S M, He X Y, Ge T D, Kuzyakov Y, Wu J S, Su Y R, Hu Y J. Divergent mineralization of hydrophilic and hydrophobic organic substrates and their priming effect in soils depending on their preferential utilization by bacteria and fungi. *Biology and Fertility of Soils*, 2021, 57(1): 65-76.
- [40] Adamczyk B, Sietiö O M, Biasi C, Heinonsalo J. Interaction between tannins and fungal necromass stabilizes fungal residues in boreal forest soils. *The New Phytologist*, 2019, 223(1): 16-21.
- [41] Vidal A, Klöffel T, Guigue J, Angst G, Steffens M, Hoeschen C, Mueller C W. Visualizing the transfer of organic matter from decaying plant residues to soil mineral surfaces controlled by microorganisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108347.
- [42] 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.
- [43] 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.
- [44] Wang C, Qu L R, Yang L M, Liu D W, Morrissey E, Miao R H, Liu Z P, Wang Q K, Fang Y T, Bai E. Large-scale importance of microbial carbon use efficiency and necromass to soil organic carbon. *Global Change Biology*, 2021, 27(10): 2039-2048.
- [45] 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.
- [46] Zeng X M, 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(21): 6433-6445.
- [47] He H B, Zhang W, Zhang X D, Xie H T, Zhuang J. Temporal responses of soil microorganisms to substrate addition as indicated by amino sugar differentiation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(6): 1155-1161.
- [48] 卢孟雅, 丁雪丽. 基于 Meta 分析的增温对土壤微生物残体积累影响. *土壤学报*, 2024, 1-11.
- [49] Cui Y X, Wang X, Zhang X C, Ju W L, Duan C J, Guo X B, Wang Y Q, Fang L C. Soil moisture mediates microbial carbon and phosphorus metabolism during vegetation succession in a semiarid region. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 147: 107814.
- [50] 申继凯, 黄懿梅, 黄倩, 徐凤璟. 黄土高原不同植被类型土壤微生物残体碳的积累及其对有机碳的贡献. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 124-132.
- [51] 胡建文, 刘常富, 勾蒙蒙, 陈会玲, 雷蕾, 肖文发, 朱粟锋, 斛如媛. 林龄对马尾松人工林微生物残体碳积累的影响机制. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 153-160.
- [52] 井艳丽, 李旭华, 张袁, 张馨月, 刘美, 冯秋红. 间伐对川西亚高山云杉人工林土壤微生物残体碳积累的影响. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 169-176.
- [53] Li L D, Wilson C B, He H B, Zhang X D, Zhou F, Schaeffer S M. Physical, biochemical, and microbial controls on amino sugar accumulation in soils under long-term cover cropping and no-tillage farming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 369-378.
- [54] Lu X F, Hou E Q, Guo J Y, Gilliam F S, Li J L, Tang S B, Kuang Y W. Nitrogen addition stimulates soil aggregation and enhances carbon storage in terrestrial ecosystems of China: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2780-2792.
- [55] Tang B, Rocci K S, Lehmann A, Rillig M C. Nitrogen increases soil organic carbon accrual and alters its functionality. *Global Change Biology*, 2023, 29(7): 1971-1983.
- [56] Warren C. What are the products of enzymatic cleavage of organic N? *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 154: 108152.
- [57] 张羽涵, 李瑶, 周玥, 刘春晖, 安韶山. 宁南山区不同恢复年限柠条林地土壤微生物残体碳沿剖面分布特征. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 161-168.