

DOI: 10.20103/j.stxb.202407031554

王美璇, 察心雨, 张硕弘, 赵雨晴, 王 珺, 韩新辉, 杨改河, 任成杰. 人工刺槐恢复林土壤微生物残体碳累积效应及其影响因素. 生态学报, 2025, 45 (7): 3229-3239.

Wang M X, Cha X Y, Zhang S H, Zhao Y Q, Wang J, Han X H, Yang G H, Ren C J. Cumulative effects and influencing factors of soil microbial residue carbon in the restoration of *Robinia pseudoacacia* plantations. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45 (7): 3229-3239.

人工刺槐恢复林土壤微生物残体碳累积效应及其影响因素

王美璇^{1,2}, 察心雨^{1,2}, 张硕弘^{1,2}, 赵雨晴^{1,2}, 王 珺^{1,2}, 韩新辉^{1,2}, 杨改河^{1,2}, 任成杰^{1,2,*}

1 西北农林科技大学农学院, 杨凌 712100

2 陕西省循环农业工程技术研究中心, 杨凌 712100

摘要: 系统地了解土壤微生物残体碳在人工林恢复过程中的变化特征及影响因素对评估人工林土壤碳汇具有重要意义。以黄土高原丘陵区不同恢复年限的人工刺槐林 (14 a、20 a、30 a 和 45 a) 以及邻近坡耕地为研究对象, 通过生物标记物技术明确土壤微生物残体碳累积和微生物碳泵效率, 利用宏基因组测序揭示土壤微生物生活史策略, 并探讨土壤微生物残体碳累积和微生物碳泵效率的关键驱动因素。研究结果表明, 随着刺槐林恢复年限的增加, 土壤微生物残体碳呈现上升趋势, 而微生物碳泵效率呈下降趋势, 表明在刺槐林恢复过程中土壤微生物残体碳的累积效应增强, 但对土壤有机碳的贡献出现降低趋势。随机森林模型结果显示: 除土壤养分和水分以外, 土壤微生物生活史策略是调控微生物残体碳累积和微生物碳泵效率的关键驱动因素, 即: 土壤微生物碳泵效率与 S-策略微生物呈正相关, 与 A-策略微生物呈负相关。进一步挖掘得出: S-策略微生物中损伤修复蛋白基因 (Damage repair) 和渗透调节基因 (Osmoregulation) 是微生物碳泵效率变异的两个重要预测因子, 而 A-策略微生物中为脂质代谢基因 (Lipids) 和木质素代谢基因 (Lignin)。总体而言, 研究明确了人工林恢复过程中土壤微生物残体碳和微生物碳泵效率的变化趋势, 并通过土壤微生物生活史策略揭示其关键驱动因素。

关键词: 植被恢复; 微生物残体碳; 微生物碳泵效率; 微生物生活史策略

Cumulative effects and influencing factors of soil microbial residue carbon in the restoration of *Robinia pseudoacacia* plantations

WANG Meixuan^{1,2}, CHA Xinyu^{1,2}, ZHANG Shuohong^{1,2}, ZHAO Yuqing^{1,2}, WANG Jun^{1,2}, HAN Xinhui^{1,2}, YANG Gaihe^{1,2}, REN Chengjie^{1,2,*}

1 College of Agronomy, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

2 Shaanxi Engineering Research Center of Circular Agriculture, Yangling 712100, China

Abstract: A systematic understanding of the changes and influencing factors in soil microbial necromass carbon during the restoration process of artificial forests is crucial for evaluating the soil carbon sink of these forests. This study focuses on artificial *Robinia pseudoacacia* forests of varying restoration ages (14 years, 20 years, 30 years, and 45 years) and the adjacent sloping farmland in the hilly area of the Loess Plateau. Employing biomarker technology, this study clarified the accumulation of soil microbial necromass carbon and the efficiency of the microbial carbon pump, and unveiled microbial life history strategies through metagenomic sequencing. The key driving factors of soil microbial necromass carbon accumulation and microbial carbon pump efficiency were also investigated. The results showed that with the increase in the

基金项目: 陕西秦岭北麓主体山水林田湖草沙一体化保护和修复工程项目 (2203-610100-04-05-321562)

收稿日期: 2024-07-03; 网络出版日期: 2025-01-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Rencj1991@nwsuaf.edu.cn

restoration years of *Robinia pseudoacacia* forests, soil microbial necromass carbon exhibited an increasing trend, while microbial carbon pump efficiency showed a decreasing trend. This indicates that during the restoration process of *Robinia pseudoacacia* forests, the accumulation effect of soil microbial necromass carbon is enhanced, but its contribution to soil organic carbon shows a decreasing trend. The results of the random forest model showed that, besides soil nutrients and moisture, soil microbial life history strategies are key driving factors regulating microbial necromass carbon accumulation and microbial carbon pump efficiency. Specifically, soil microbial carbon pump efficiency was positively correlated with S-strategy microbes and negatively correlated with A-strategy microbes. Further analysis revealed that damage repair genes and osmoregulation genes in S-strategy microbes were two important predictors of microbial carbon pump efficiency variation, while lipid genes and lignin genes were predictors in A-strategy microbes. Overall, this study clarified the trend changes in soil microbial necromass carbon and microbial carbon pump efficiency during the restoration process of artificial forests and revealed the key driving factors through soil microbial life history strategies.

Key Words: vegetation restoration; microbial residue carbon; microbial carbon pump efficiency; microbial life history strategies

土壤有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)库是陆地生态系统中最大的碳库,超过大气碳库和植被碳库的总和,对植物和微生物生长以及维持土壤生态系统的稳定起着关键作用^[1]。其中植树造林是一种有效的碳固存手段,有研究发现植树造林具有固存 205 Gt 碳的潜力,可抵消全球 68% 的二氧化碳排放^[2]。因此,植树造林作为碳汇增强策略,可有效提升土壤碳储量并缓解气候变化^[3-4]。在 SOC 库的形成与稳定机制中,土壤微生物残体碳发挥着重要作用^[5]。研究表明,尽管土壤微生物生物量仅占土壤有机碳的 2%—4%^[6],但其残体在土壤中不断的累积,在森林生态系统中,残体碳对 SOC 的贡献达 20%—80%^[7-8]。有研究通过土壤微生物残体碳与有机碳(SOC)的比值关系表征微生物碳泵效率(MCP efficacy)^[9-10],发现:土壤微生物碳泵效率可达 50% 以上^[11-12]。尽管如此,目前关于刺槐林恢复过程中土壤微生物残体碳和微生物碳泵效率的变化趋势目前尚不明确,有待进一步深入研究。

根据以往研究发现,土壤微生物残体碳含量和微生物碳泵效率的变化受到生态系统类型^[11]、气候^[8,13]、土壤属性^[14-15]以及微生物群落^[16]的影响。特别是,土壤微生物通过利用各种生活史策略影响微生物残体碳泵效率。近期相关学者将适用于植被生态学的高生长产量-资源获取-胁迫耐受性(Y-A-S)框架应用到土壤微生物中,用于预测土壤微生物生长和资源获取之间的权衡关系,并探讨其与土壤碳循环的关系^[16-17]。例如,Y-策略微生物通过增强中心碳代谢和生物合成能力能够最大限度地提高其生长产量,这一过程可以将单体底物转化为微生物残体碳,进而促进有机物的稳定^[18]。相比之下,在资源较差环境中,A-策略微生物为争夺有限资源将增加对酶的生产投资,但这往往以牺牲生长产量为代价,限制了微生物残体碳的积累。而在资源枯竭或生理压力(干旱或盐度)的极端环境,S-策略微生物则倾向于降低资源获取和生长产量的成本,增强其抗逆能力,这一适应性调整往往伴随着土壤有机碳(SOC)储量的减少^[17]。因此,深入探究刺槐林恢复进程中微生物所采取的不同生活史策略与微生物残体碳积累之间的复杂关系,对于理解生态系统功能恢复、碳循环动态以及制定有效的生态修复策略具有至关重要的意义。

黄土丘陵地区生态系统功能严重退化,是典型的生态脆弱区^[19]。自 1999 年以来,我国在该区域实行退耕还林还草政策,将该区域坡度大于 25° 的农田转为林地或撂荒草地,有助于改善黄土丘陵区的环境^[20]。由于该地区气候环境干旱、水土流失严重,因而种植了抗寒能力强、具有较强适应性的刺槐以增加植被净初级生产力,提高土壤固持有机碳的速率和总量。但在植被恢复过程中,随着土地利用方式发生改变,土壤微生物残体碳含量、微生物碳泵效率及其反应机制尚不明确。因此,本研究选取黄土丘陵沟壑区不同恢复年限的人工刺槐林为研究对象,并选择邻近的坡耕地为对照,通过测定不同恢复年限刺槐林的土壤残体碳含量、理化性质和微生物生活史策略,挖掘微生物残体碳和微生物碳泵效率的变化趋势及驱动因素,以期对黄土高原地区

生态管理建设和可持续发展提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区域概况

本研究位于中国黄土高原安塞区五里湾流域(北纬 36°51′—36°53′;东经 109°19′—109°22′;海拔 1061—1371 m)。研究区域为半干旱季风性气候,年平均温度为 8.8 ℃,年平均降水量为 505 mm,年无霜期约 160 d。该区域为典型的黄土高原丘陵沟壑区地貌特征,土壤类型以黄土母质发育而来的黄绵土为主,水土流失严重,抗侵蚀能力差,原生植被完全破坏。为恢复该区域退化的生态系统,自 1970 年以来,我国在黄土高原实行“退耕还林工程”,由于刺槐(*Robinia pseudoacacia*)生长速度快、适应性强、抗旱能力高的优点,作为主要的树种被广泛的应用^[21-22]。

1.2 实验设计与土壤取样

选取黄土丘陵沟壑区的五里湾流域作为研究区域,结合文献^[23]与向当地农民调查,于 2019 年 7—8 月,分别选择 14 a(自 2005 年退耕)、20 a(自 1999 年退耕)、30 a(自 1989 年退耕)和 45 a(自 1974 年退耕)四个不同恢复年限的刺槐林为研究对象,人工林在开发过程中既没有进行间伐、修剪,也没有进行养分改良;并以坡耕地为对照,选定的坡耕地主要为玉米-谷子轮作,无施肥、人工灌溉等栽培耕作措施,分别设置 3 个重复,共 15 个样地。在每个样地随机设置 3 个 20 m×30 m 的重复样方,进行植被类型调查和土壤样品的采集,所选择的样地除恢复年限不同外,具有相似的植被类型、立地条件、土壤质地等特征。刺槐林下主要植被类型有异叶败酱(*Patrinia heterophylla*)、硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、藁草(*Carex tristachya*)等。

在排除地上植物不受任何干扰后,从每个样地的表土(0—10 cm)中随机获得 10 个“S”形土壤核心(5.0 cm 内径)。将土壤样品混合形成复合样品。共采集土壤样品 45 个(4 个年龄组×3 个重复林分×3 个重复样地+3 个农田×3 个重复样地)。对于每个变量,使用三个重复样地的平均值来表示林分。样品过 2 mm 筛,并去除植物根茎和其他碎屑。将采集的土壤样品一部分储存于 4 ℃ 下用于土壤特性分析,另一部分储存于 -20 ℃ 用于 DNA 提取。

1.3 土壤化学性质的测量

在 105 ℃ 下烘箱干燥至恒定质量测定土壤水分(SM,%);使用玻璃电极计以 1:2.5 的土壤/水比(w/v)估计土壤 pH 值;土壤容重(BD)按照环刀法测定;土壤颗粒组成测定采用激光粒度分析仪测定^[24];土壤有机碳、全氮的测定为自然风干后的土壤样品过筛后,分别采用重铬酸钾氧化法、五水硫酸铜-浓硫酸消煮后由 AA3 流动分析仪测定^[25];使用氯仿熏蒸-K₂SO₄提取方法分析土壤微生物生物量碳^[26](MBC)。土壤微生物生物量以磷脂脂肪酸含量表征,采用氯仿-甲醇-柠檬酸缓冲液浸提后用气相色谱仪(Agilent 6890N)耦合氢火焰离子化检测器(FID)(Agilent Technologies, Palo Alto, CA, 美国)分析。

1.4 土壤微生物残体碳的测定

参照 Zhang 等^[27]的方法获取氨基酸提取液,采用气相色谱仪(Agilent 7820, 美国)测定氨基葡萄糖(GluN)和胞壁酸(MurA)2 种土壤氨基糖含量。真菌残体碳(FNC)、细菌残体碳(BNC)和微生物残体碳(MNC)利用以下公式计算:

$$\text{FNC} = (\text{GluN}/179.17 - 2 \times \text{MurA}/251.23) \times 179.17 \times 9/1000 \quad (1)$$

$$\text{BNC} = \text{MurA} \times 45/1000 \quad (2)$$

$$\text{MNC} = \text{FNC} + \text{BNC} \quad (3)$$

式中:179.17 和 251.23 分别是 GluN 和 MurA 的分子量;2 表示胞壁酸和氨基葡萄糖在细胞中以 1:2 的摩尔比出现;9 是 GluN 到真菌残体碳的转换值;45 是 MurA 到细菌残体碳的转换值。

微生物碳泵效率(MCP efficacy)是微生物残体碳(真菌、细菌)含量与土壤有机碳(SOC)的比值^[10]。残体

碳累计系数(NAC)为微生物残体碳与微生物生物量碳的比值^[7]。

1.5 DNA 提取、测序和数据处理

选用 Fast DNA Spin 试剂盒(MP Biomedicals, Cleveland, 美国)对 0.5 g 新鲜土壤样品进行 DNA 提取。使用分光光度计(NanoDrop 2000)检查 DNA 提取物的质量。对每个土壤样品进行 6 次重复,以确保有足够的 DNA 进行鸟枪法宏基因组测序。提取的微生物 DNA 通过 Illumina TruSeq Nano DNA LT Library Preparation Kit 构建宏基因组鸟枪法测序文库,插入片段大小为 400 bp。使用 Illumina Tru Seq Nano DNA LT 文库制备试剂盒从提取的插入大小为 500 bp 的微生物 DNA 中构建宏基因组鸟枪法测序文库。

1.6 宏基因组组装和生活史策略

对 raw reads 进行过滤,获得用于分析的高质量的 reads^[28]。特别是,使用 Cut Adapt (version 1.2.1)去除测序接头序列,并丢弃质控读段(50 bp 以下或含氮 bp)。本研究使用 MEGAHIT 软件对所有样本的混合序列进行组装^[29],得到较大的连续克隆系和 Scaffolds 数据库。为了获得最低的共同祖先分类,使用 BLASTN 将非冗余的连续克隆系与 NCBI 核苷酸数据库进行比对,删除属于植物界或多细胞动物的连续克隆系。使用 MetaGene Mark^[30]和 MetaEuk^[31]对大于 200 bp 的连续克隆系进行注释,预测基因。

Y-策略微生物依据基因组 GC 含量,利用胞嘧啶(C)和鸟嘌呤(G)比例定义 Y-策略微生物^[32–34]。A-策略和 S-策略微生物来自 KEGG 数据库。用于分解碳的分解基因被定义为 A-策略微生物^[35]。而 S-策略微生物的标记基因参考 Li 等人的文献^[16],具体如下表 1 所示:

表 1 不同微生物生活史策略的标记基因

Table 1 Marker genes for different microbial life history strategies

微生物生活史策略 Microbial life history strategies	分类 Classify	KEGG
S-策略微生物 S-strategy	Damage repair	K17758, K03546, K03547, K05982
	Osmoregulation	K13693, K01087, K03498, K03549, K01546, K01547
	Others stress tolerance traits	K08681, K06200, K16137, K02217, K09165, K03449
	Cell membrane related	K12978, K00570
A-策略微生物 A-strategy	Monosaccharides	K08679, K01808, K00066, K00045, K00847, K07026, K03332, K01840, K15778, K00008, K02377, K00882, K01711, K01803, K01805, K03858, K01193, K01835, K00845, K01209, K01804, K00064, K01628, K18334, K02429, K07046, K18335, K02081, K07248, K03436, K27069, K18337, K12661, K05989, K01820, K03534, K10562, K03457, K03477, K15532, K16011, K00966, K16881, K01809, K00971, K01810, K00853, K00012, K08678, K01635
	Disaccharides	K12308, K00661, K00688, K00690, K00705, K01176, K00691, K16146, K03292, K17313, K01838, K02024, K02778, K05342
	Polysaccharides	K00701, K07485, K00703, K16148, K01223, K05350, K05349, K19668, K01222, K05341, K01051, K07405, K01178, K01210, K02438, K00978, K00616, K05343, K01236
	Hemicellulose	K00041, K00065, K00865, K01730, K01812, K05799, K11529, K18981
	Cellulose	K00700, K01187
	Aminosugars	K06871, K02082, K01190, K18674
	Lipids	K13770, K00647, K01716
	Chitin	K01205, K02566, K01222
	Lignin	K02510, K10216, K02509, K00455, K00484, K01821, K01826, K00151, K05921, K00446, K03381, K04100, K04101, K01681, K05712, K00179, K00180

Damage repair: 损坏修复蛋白基因; Osmoregulation: 渗透调节基因; Others stress tolerance traits: 其他 S 型策略基因; Cell membrane related: 细胞膜相关基因; Monosaccharides: 单糖代谢基因; Disaccharides: 双糖代谢基因; Polysaccharides: 多糖代谢基因; Hemicellulose: 半纤维素代谢基因; Cellulose: 纤维素代谢基因; Aminosugars: 氨基糖代谢基因; Lipids: 脂质代谢基因; Chitin: 几丁质代谢基因; Lignin: 木质素代谢基因

1.7 统计分析

利用 SPSS 27.0 软件进行单因素方差分析,比较不同林龄间微生物残体碳(MNC、FNC、BNC)含量和微生

物碳泵效率的差异。使用 R(版本 4.1.0,R Core Team)中的“randomForest”包和“rfPermute”包执行随机森林分析,筛选出预测微生物残体碳和微生物碳泵效率中表现最重要的因子以及 S-策略史和 A-策略史微生物中表现最重要的功能基因。采用 Origin 2024 分析微生物策略史与微生物碳泵效率的线性回归关系。

2 结果

2.1 刺槐林恢复过程中土壤环境因子的变化

由表 2 可得,微生物生物量碳和土壤有机碳随刺槐林恢复年限的增加呈上升趋势,在刺槐 45 a 达到最大值,分别为 0.52 和 7.73 mg/g,显著高于其他恢复年限。全氮在刺槐 20 a 达到最大值 0.53 mg/g,显著高于耕地土壤。C/N 在刺槐 45 a 达到最高值 17.46,显著高于其他恢复年限。而 pH、土壤含水量和土壤容重在不同刺槐林恢复年限间无显著差异。并且随刺槐林恢复年限增加,S-策略微生物相对丰度呈下降趋势,在耕地土壤中达到最大值 24.77%,显著高于刺槐 45 a;A-策略微生物相对丰度则呈上升趋势,在刺槐 45 a 达到最大值 57.69%,显著高于其他刺槐恢复年限;Y-策略微生物相对丰度在不同刺槐恢复年限间无显著差异。

表 2 不同刺槐林恢复年限土壤环境因子的变化

Table 2 Changes of soil environmental factors in different restoration years of *Robinia pseudoacacia* forests

因子 Parameters	林分类型 Forest type				
	FL	RP14	RP20	RP30	RP45
微生物生物量碳 Microbial biomass carbon/(mg/g)	0.06±0.004d	0.10±0.01d	0.27±0.004c	0.37±0.03b	0.52±0.01a
土壤有机碳 Soil organic carbon/(mg/g)	2.98±0.07d	4.30±0.19c	4.74±0.30c	5.84±0.40b	7.73±0.32a
全氮 Total N/(mg/g)	0.26±0.04b	0.42±0.09a	0.53±0.09a	0.51±0.07a	0.44±0.01a
碳氮比 Ratio of C/N	11.86±2.18b	10.46±1.62b	9.06±1.43b	11.66±2.06b	17.46±1.72a
真菌残体碳/细菌残体碳 FNC/BNC ⁽²⁾	1.34±0.05c	1.56±0.02b	1.59±0.07b	1.81±0.08a	1.62±0.18b
残体碳累计系数 Necromass carbon accumulation coefficient	19.83±3.09a	14.59±1.81b	5.75±0.21c	4.67±0.89c	3.24±0.08c
真菌生物量与细菌生物量的比值 Ratio of fungal biomass to bacterial biomass	0.60±0.002a	0.58±0.002c	0.58±0.004c	0.59±0.002b	0.59±0.01ab
pH(H ₂ O)	8.28±0.07c	8.39±0.04ab	8.30±0.04bc	8.45±0.04a	8.30±0.05bc
土壤含水量 Soil moisture/%	12.48±0.25ab	13.58±1.10a	12.10±0.56b	11.94±0.79b	12.75±0.73ab
土壤容重 Bulk density/(g/cm ³)	1.25±0.02a	1.21±0.07ab	1.10±0.20ab	1.20±0.06ab	1.01±0.06b
S-策略微生物 S-strategy/%	24.77±0.47a	24.56±0.16ab	24.01±0.66ab	24.16±0.76ab	23.54±0.44b
A-策略微生物 A-strategy/%	56.99±0.18b	57.20±0.19b	57.18±0.01b	57.19±0.41b	57.69±0.12a
Y-策略微生物 Y-strategy/%	64.64±0.53a	64.89±0.09a	64.80±0.04a	64.89±0.32a	64.54±0.23a

表中数据为平均值±标准差(n=3),不同小写字母表示在不同林分间差异显著(P<0.05);FL:耕地 Farmland;RP14:刺槐 14 a *Robinia pseudoacacia*.14;RP20:刺槐 20 a *Robinia pseudoacacia*.20;RP30:刺槐 30 a *Robinia pseudoacacia*.30;RP45:刺槐 45 a *Robinia pseudoacacia*.45;(2) FNC:真菌残体碳 fungal necromass carbon;BNC:细菌残体碳 bacterial necromass carbon

2.2 刺槐林恢复过程中微生物残体碳和微生物碳泵效率的变化趋势

随着刺槐林恢复年限的增加,土壤微生物残体碳含量呈上升趋势,变化范围为 1.18—1.69 mg/g,在刺槐 45 a 达到最大值,显著高于刺槐林恢复的初期阶段;真菌残体碳的变化范围为 0.67—1.08 mg/g,在刺槐 30 a 达到最大值;细菌残体碳的变化范围为 0.50—0.65 mg/g,在刺槐 45 a 达到最大值,显著高于其它刺槐林年限(图 1)。真菌残体碳/细菌残体碳变化范围为 1.34—1.81,在刺槐 30 a 达到最大值,且显著高于其它刺槐林年限(表 2)。

相反,随着刺槐林恢复年限的增加,微生物碳泵效率呈下降趋势,微生物残体碳、真菌残体碳、细菌残体碳的 MCP 效率的变化范围分别为 22.02%—39.55%、13.64%—22.66%、8.38%—16.89%,均在耕地土壤中达到最大值,刺槐 45 a 达到最低值(图 1)。且微生物残体碳积累系数(NAC)也呈现下降趋势,在耕地土壤中达到最大值(19.83±3.09),显著高于其它刺槐林年限(表 2)。

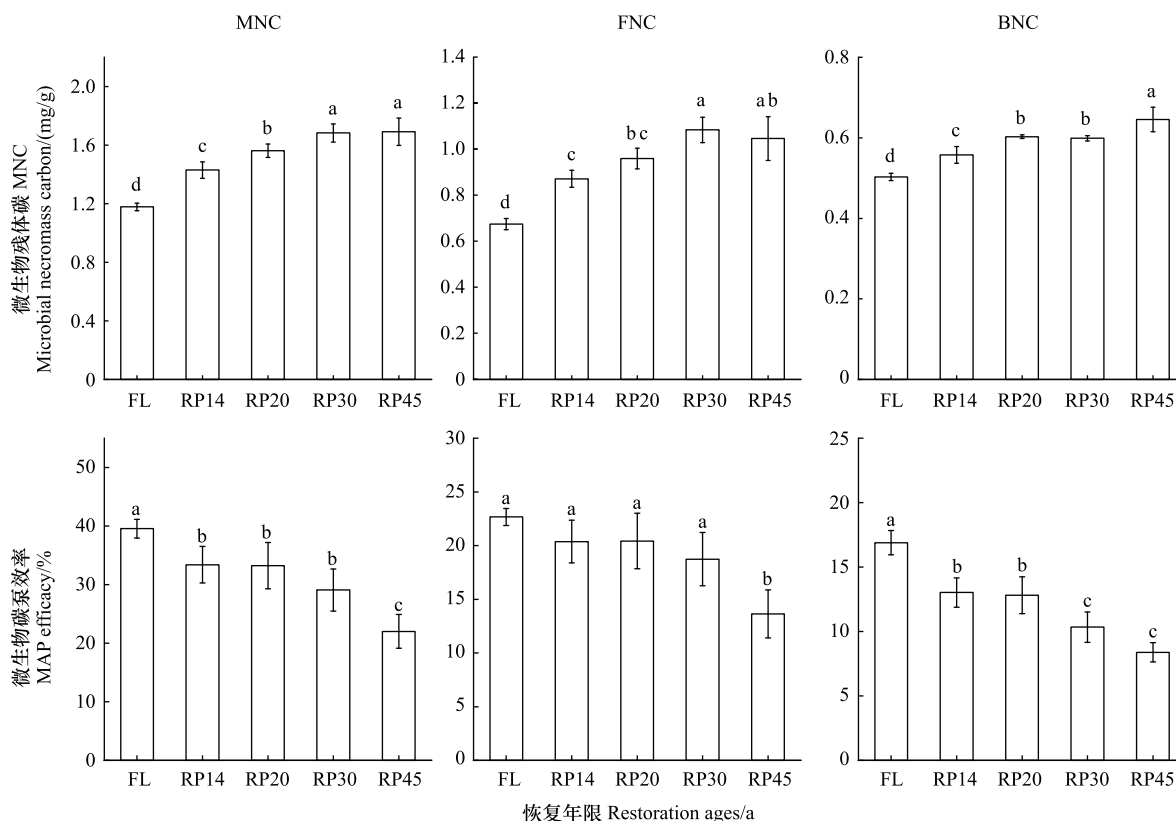


图1 不同刺槐林恢复年限土壤微生物残体碳含量和微生物碳泵效率的变化

Fig.1 Changes in soil microbial residue carbon content and microbial carbon pump efficiency during different restoration years of *Robinia pseudoacacia* forest

FL:耕地 Farmland; RP14:刺槐 14 a *Robinia pseudoacacia*.14; RP20:刺槐 20 a *Robinia pseudoacacia*.20; RP30:刺槐 30 a *Robinia pseudoacacia*.30; RP45:刺槐 45 a *Robinia pseudoacacia*.45; MNC:微生物残体碳 microbial necromass carbon; FNC:真菌残体碳 fungal necromass carbon; BNC:细菌残体碳 bacterial necromass carbon; MCP:微生物碳泵 Microbial carbon pump; 不同小写字母表示在不同林分间差异显著 ($P<0.05$); 图中数据为平均值 $\pm$ 标准差 ($n=3$)

2.3 刺槐林恢复过程中微生物残体和微生物碳泵效率的驱动因素

基于随机森林模型得出,土壤微生物残体碳变化过程中土壤因子:全氮(TN)、土壤有机碳(SOC)是主要驱动因素(图2)。而在微生物碳泵效率变化过程中微生物生活史策略占主导地位,特别是S-策略微生物(S-strategy)和A-策略微生物(A-strategy)是主要驱动因素(图2)。且通过拟合发现微生物碳泵效率与S-策略史微生物呈极显著正相关关系(图3),与A-策略史微生物呈显著负相关关系(图3)。

为进一步探究S-策略和A-策略微生物功能基因对微生物碳泵效率的影响,利用随机森林模型分析了S-策略和A-策略微生物的功能基因对微生物碳泵效率的相对重要性。结果显示S-策略微生物中损伤修复蛋白基因(Damage repair)和渗透调节基因(Osmoregulation)是微生物碳泵效率变异的两个重要预测因子(图4);A-策略史微生物中脂质代谢基因(Lipids)和木质素代谢基因(Lignin)是对微生物碳泵效率影响最大的因子(图4)。

3 讨论

3.1 刺槐林恢复过程中微生物残体碳的变化

微生物残体碳是SOC的重要来源,反映生态系统的长期碳变化^[36]。本研究中随着刺槐林恢复年限的增加,土壤微生物残体碳呈现逐渐增加的趋势。这可能是由于:一方面,植被组成变化引起的凋落物质量和根系

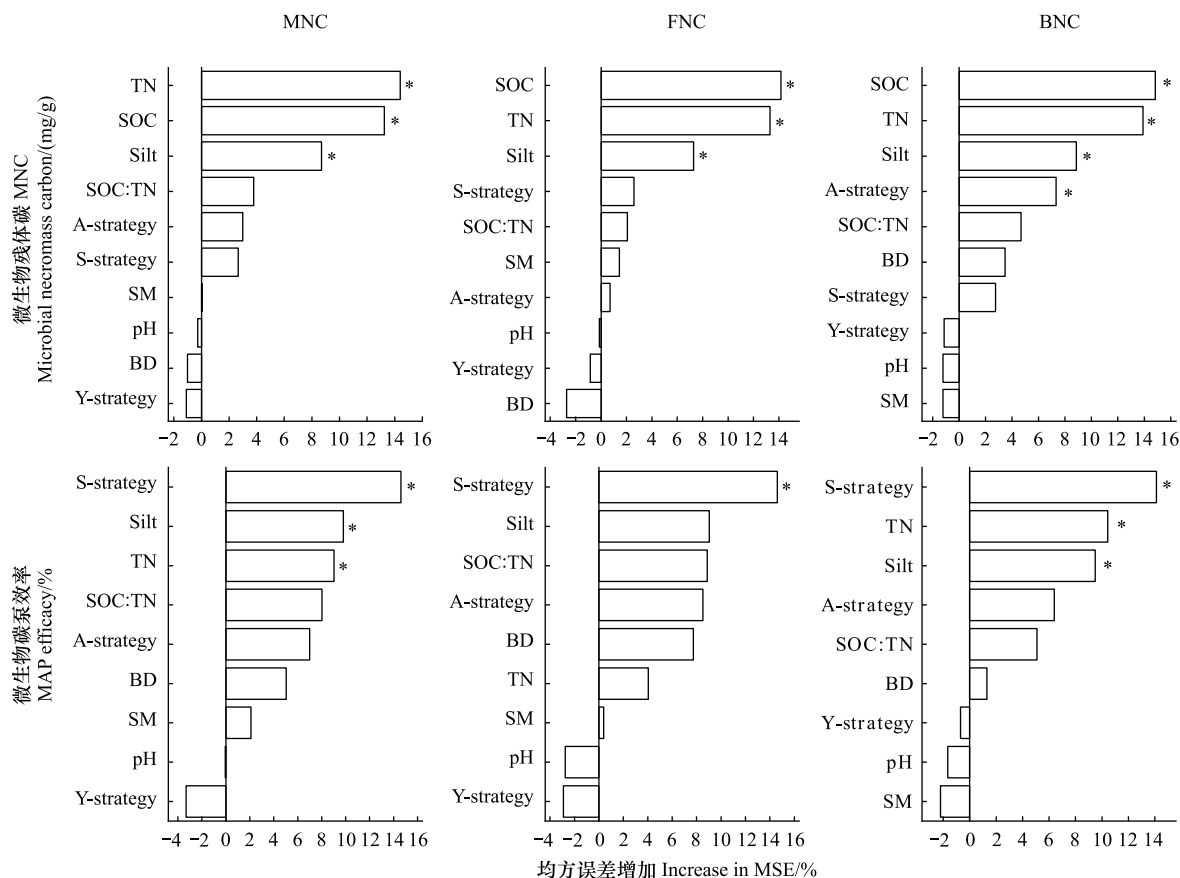


图2 微生物残体碳含量和微生物碳泵效率主要预测因子的重要性

Fig.2 The importance of the main predictors of microbial residue carbon content and microbial carbon pump efficiency

每个预测变量的显著性水平为 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; MNC: 微生物残体碳 Microbial necromass carbon; FNC: 真菌残体碳 Fungal necromass carbon; BNC: 细菌残体碳 Bacterial necromass carbon; TN: 全氮 Total N; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; Silt: 粉粒; SOC:TN: 碳氮比; SM: 土壤含水量 Soil moisture; BD: 容重 Bulk density; A-strategy: A-策略微生物; S-strategy: S-策略微生物; Y-strategy: Y-策略微生物。

地下碳输入变化影响微生物活性,从而影响微生物残体碳的累积^[36]。另一方面,植被类型由耕地转为林地使得碳的输入数量和质量增加^[37],进而促进土壤微生物残体碳和 SOC 的积累^[36]。Shen 等研究发现在马尾松人工林恢复过程中,不同土层土壤微生物残体碳同样呈现上升趋势^[38—39]。

此外,细菌残体碳和真菌残体碳作为微生物残体碳的重要组成部分,其变化规律反映了土壤微生物群落组成及碳循环过程的变化^[40—41]。本研究中随着刺槐林恢复年限的增加,真菌残体碳/细菌残体碳大于 1(表 2),表明真菌残体碳主导微生物残体碳的积累。这可能是由于复杂有机物的分解以真菌为主^[42—43]。具体而言,真菌因其高效的代谢机制与多样的酶系统,特别是那些针对特定碳水化合物的活性水解酶和(过)氧化酶,展现出对植物生物量及土壤有机质强大的降解能力^[42—45]。随着刺槐林的恢复,植物碳输入量显著增加,为真菌提供了更为丰富的底物资源,进一步促进了真菌的生长与活动^[46]。这一过程不仅加速了有机质的分解与转化,还通过真菌残体的积累,间接促进了土壤有机碳(SOC)的固定与储存。因此,随着刺槐林恢复年限的增加,通过增强真菌在微生物群落中的地位与作用,促进了真菌残体碳的积累,进而对微生物残体碳乃至整个土壤有机碳库的积累产生了积极影响。这一发现不仅加深了对森林土壤碳循环机制的理解,也为通过生态恢复手段提升土壤碳汇功能提供了科学依据。

土壤微生物残体碳的累积受到各种因素的影响。微生物残体碳的积累是一个连续的过程,依托于微生物生物量碳的变化^[18,47]。本研究中随着刺槐林恢复年限的增加微生物生物量碳与微生物残体碳表现出相似的

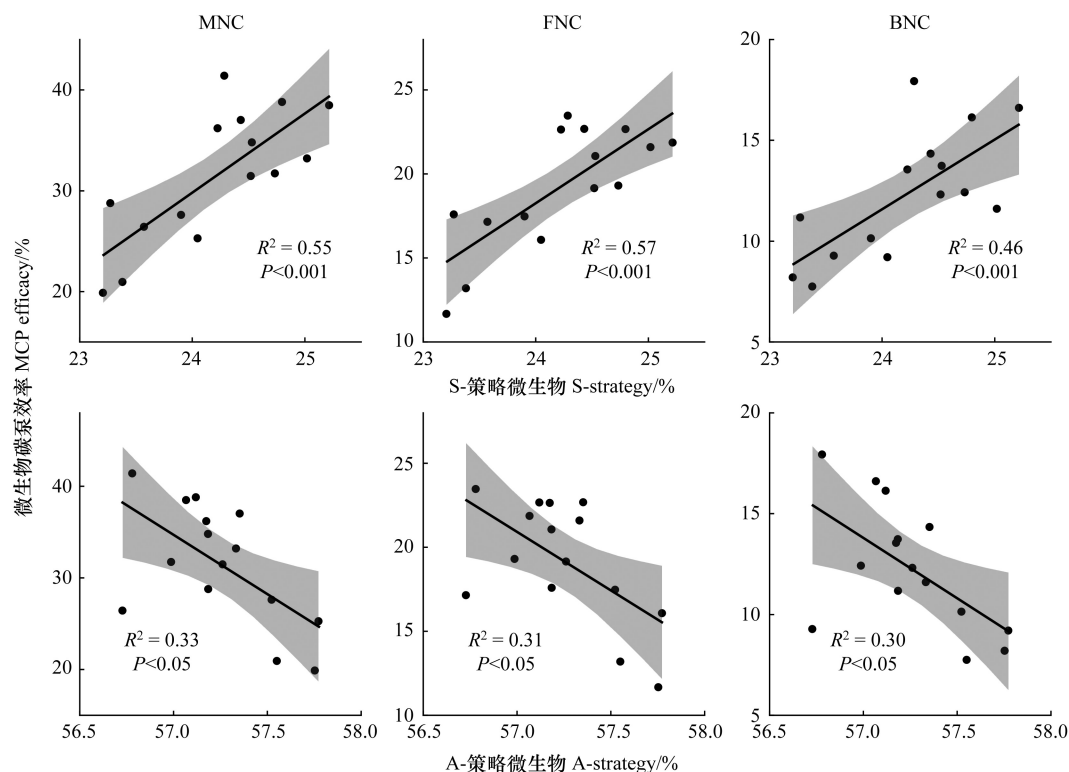


图3 微生物生活史策略与微生物碳泵效率的关系

Fig.3 Relationship between microbial life history strategy and microbial carbon pump efficiency

图中阴影部分为 95% 置信带; MNC: 微生物残体碳 microbial necromass carbon; FNC: 真菌残体碳 fungal necromass carbon; BNC: 细菌残体碳 bacterial necromass carbon; MCP: 微生物碳泵 Microbial carbon pump

增长模式,为微生物残体碳积累提供充足的碳源。并且,通过随机森林模型分析发现 TN、SOC 是微生物残体碳累积过程中的重要非生物影响因子(图 2)。这是由于 SOC 和 TN 与土壤微生物残体碳、真菌残体碳以及细菌残体碳密切相关,高 SOC 和 TN 支持微生物生物量更好的生长,进而促进更多微生物残体碳的形成^[7]。此外,更重要的是本研究发现微生物生活史策略 A-策略微生物和 S-策略微生物影响微生物残体碳的累积。A-策略微生物通过改善细胞运动、竞争、底物运输和生物降解增加资源获取,促进微生物生物量增加,进而促进微生物残体碳和 SOC 的累积;S-策略微生物倾向于降低资源获取和生长产量的成本,增强其抗逆能力,导致微生物生长产量降低、SOC 消耗^[43]。综上,随着刺槐林恢复年限增加,土壤养分(TN、SOC)增加,进而影响 A-策略微生物丰富度上升而 S-策略微生物丰富度下降,最终促进土壤微生物残体碳和 SOC 的积累。

3.2 刺槐林恢复过程中土壤微生物碳泵效率的变化

与微生物残体碳含量趋势相反,微生物碳泵效率随刺槐林恢复年限增加呈下降趋势。这可能是由于土壤有机碳包括微生物源有机碳和植物源有机碳,随着刺槐林恢复,植物源碳输入增加,致使微生物碳泵效率下降^[38]。并且有研究表明在福建省马尾松人工林恢复过程中,0—10 cm 土层中的土壤微生物碳泵效率为 12.8%—25.9%,随林龄增加呈现显著下降趋势^[48];在杉木人工林演替过程中微生物碳泵效率呈现出相同的下降趋势^[49]。因此,在刺槐林恢复过程中,植被地上输入量碳的增加导致土壤微生物碳泵效率下降。

微生物碳泵效率受到土壤养分(C/N)影响^[50],更重要的是受到微生物生活史策略的影响。微生物策略可以根据代谢变化、生理或遗传特征的权衡进行分类,在不同条件下有不同的策略占主导地位,有助于解决土壤微生物对环境适应问题^[16]。Shao 等^[41]研究表明在资源枯竭或生理压力(干旱或盐度)的极端环境选择保持细胞完整性和新陈代谢的 S-策略微生物,但所需能量投入可能会导致 SOC 消耗增加并降低生长产量;在资

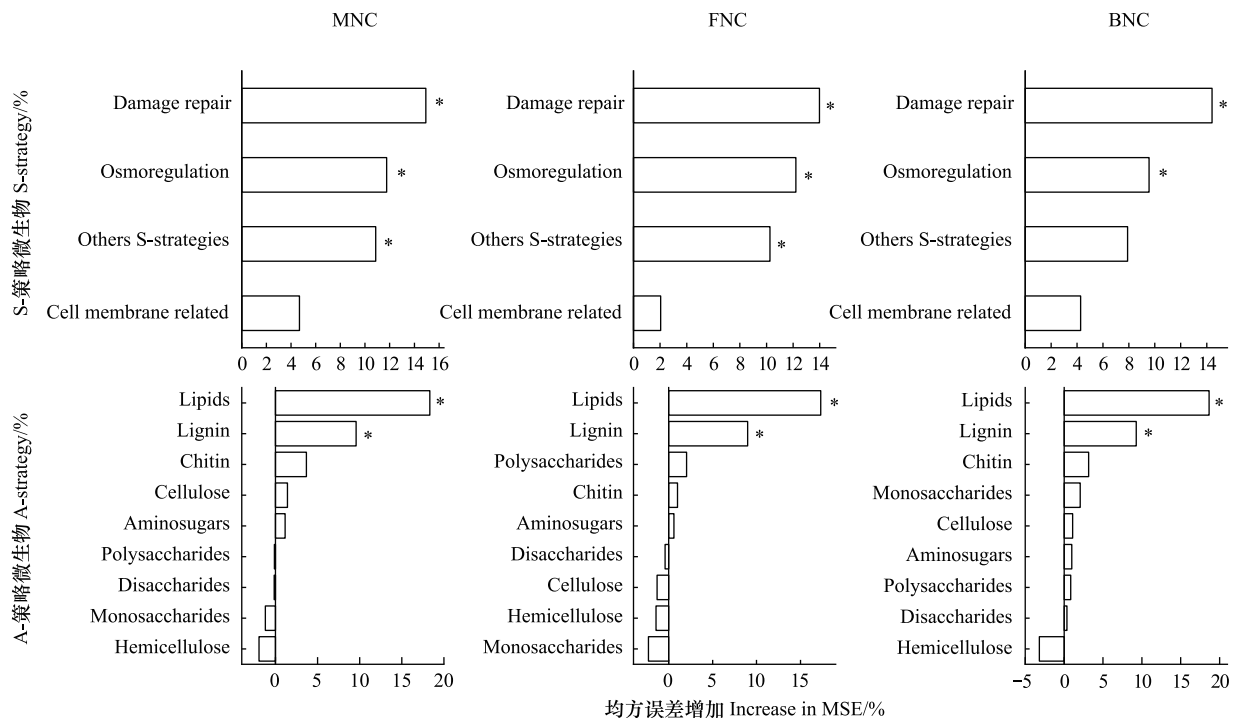


图4 微生物生活史策略作为微生物碳泵效率主要预测因子的重要性

Fig.4 The importance of microbial life history strategy as the main predictor of microbial carbon pump efficiency

每个预测变量的显著性水平为 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; MNC: 微生物残体碳 microbial necromass carbon; FNC: 真菌残体碳 fungal necromass carbon; BNC: 细菌残体碳 bacterial necromass carbon; Damage repair: 损伤修复蛋白基因; Osmoregulation: 渗透调节基因; Other S- strategies: 其他 S 型策略基因; Cell membrane related: 细胞膜相关基因; Monosaccharides: 单糖代谢基因; Disaccharides: 双糖代谢基因; Polysaccharides: 多糖代谢基因; Hemicellulose: 半纤维素代谢基因; Cellulose: 纤维素代谢基因; Aminosugars: 氨基糖代谢基因; Lipids: 脂质代谢基因; Chitin: 几丁质代谢基因; Lignin: 木质素代谢基因

源较差环境中则选择降解和利用复杂有机物的 A-策略微生物,其通过将能量投入到细胞外酶的产生和从复杂有机质中释放营养物质,可能会诱导对细胞摄取-生物合成-生长-死亡的负反馈,导致微生物残体碳对现有 SOC 的贡献下降^[16];而在充足养分可用性的环境下则促进 Y-策略微生物的生长,其通过投入能量进行快速增长来有效竞争生物可利用资源,并且由于微生物细胞的增殖和周转会促进额外生长,进一步加速地下微生物残体碳的积累和 SOC 的形成^[18]。在本研究中,基于随机森林模型预测的结果同样证实了这一观点,并且探索发现 S-策略微生物中损伤修复蛋白基因 (Damage repair) 和渗透调节基因 (Osmoregulation) 是微生物碳泵效率变异的两个重要预测因子 (图 4); A-策略史微生物中脂质代谢基因 (Lipids) 和木质素代谢基因 (Lignin) 是对微生物碳泵效率影响最大的因子。因此,在刺槐林恢复过程中, A-策略 (资源获取型) 微生物和 S-策略 (压力耐受型) 微生物之间的权衡会影响土壤微生物碳泵效率的变化。

4 结论

本研究探讨了不同刺槐林恢复年限中土壤微生物残体碳含量和微生物碳泵效率变化及其影响机制,研究结果发现随着刺槐林恢复年限的增加,微生物残体碳含量增加,微生物碳泵效率下降,表明植被恢复加速了微生物残体碳的积累,但微生物碳泵效率受到抑制。而这主要是由于在刺槐林恢复过程中,土壤微生物为适应环境变化对生活史策略进行调整导致的,其中微生物碳泵效率与 S-策略微生物呈正相关,与 A-策略微生物呈负相关。

参考文献 (References):

- [1] Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, 2004, 304(5677): 1623-1627.
- [2] Bastin J F, Finegold Y, Garcia C, Mollicone D, Rezende M, Routh D, Zohner C M, Crowther T W. The global tree restoration potential. *Science*, 2019, 365(6448): 76-79.
- [3] 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.
- [4] Hong S B, Yin G D, Piao S L, Dybzinski R, Cong N, Li X Y, Wang K, Peñuelas J, Zeng H, Chen A P. Divergent responses of soil organic carbon to afforestation. *Nature Sustainability*, 2020, 3: 694-700.
- [5] Liu L, Gunina A, Zhang F S, Cui Z L, Tian J. Fungal necromass increases soil aggregation and organic matter chemical stability under improved cropland management and natural restoration. *Science of the Total Environment*, 2023, 858: 159953.
- [6] Dalal R C. Soil microbial biomass—what do the numbers really mean? *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1998, 38(7): 649.
- [7] 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.
- [8] 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.
- [9] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.
- [10] Zhu X F, Jackson R D, DeLucia E H, Tiedje J M, Liang C. The soil microbial carbon pump: from conceptual insights to empirical assessments. *Global Change Biology*, 2020, 26(11): 6032-6039.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] Huang W G, Kuzyakov Y, Niu S L, Luo Y, Sun B, Zhang J B, Liang Y T. Drivers of microbially and plant-derived carbon in topsoil and subsoil. *Global Change Biology*, 2023, 29(22): 6188-6200.
- [16] Li C N, Liao H J, Xu L, Wang C T, He N P, Wang J M, Li X Z. The adjustment of life history strategies drives the ecological adaptations of soil microbiota to aridity. *Molecular Ecology*, 2022, 31(10): 2920-2934.
- [17] Malik A A, Bouskill N J. Drought impacts on microbial trait distribution and feedback to soil carbon cycling. *Functional Ecology*, 2022, 36(6): 1442-1456.
- [18] Buckeridge K M, La Rosa A F, Mason K E, Whitaker J, McNamara N P, Grant H K, Ostle N J. Sticky dead microbes: Rapid abiotic retention of microbial necromass in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 149: 107929.
- [19] Li B B, Li P P, Yang X M, Xiao H B, Xu M X, Liu G B. Land-use conversion changes deep soil organic carbon stock in the Chinese Loess Plateau. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(1): 505-517.
- [20] 张欣怡. 刺槐林恢复中土壤碳库组分及稳定性对有机碳激发效应的响应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021.
- [21] Ren C J, Chen J, Deng J, Zhao F Z, Han X H, Yang G H, Tong X G, Feng Y Z, Shelton S, Ren G X. Response of microbial diversity to C: N: P stoichiometry in fine root and microbial biomass following afforestation. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53(4): 457-468.
- [22] Zhong Z K, Li W J, Lu X Q, Gu Y Q, Wu S J, Shen Z Y, Han X H, Yang G H, Ren C J. Adaptive pathways of soil microorganisms to stoichiometric imbalances regulate microbial respiration following afforestation in the Loess Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: 108048.
- [23] Ren C J, Zhang X Y, Zhang S H, Wang J Y, Xu M P, Guo Y X, Wang J, Han X H, Zhao F Z, Yang G H, Doughty R. Altered microbial CAZyme families indicated dead biomass decomposition following afforestation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108362.
- [24] Jiao F, Wen Z M, An S S, Yuan Z. Successional changes in soil stoichiometry after land abandonment in Loess Plateau, China. *Ecological Engineering*, 2013, 58: 249-254.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 30-42.
- [26] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19

- (6): 703-707.
- [27] Zhang X D, Amelung W. Gas chromatographic determination of muramic acid, glucosamine, mannosamine, and galactosamine in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(9): 1201-1206.
- [28] Zhang X M, Johnston E R, Barber  n A, Ren Y, L   X T, Han X G. Decreased plant productivity resulting from plant group removal experiment constrains soil microbial functional diversity. *Global Change Biology*, 2017, 23(10): 4318-4332.
- [29] Li D H, Liu C M, Luo R B, Sadakane K, Lam T W. MEGAHIT: an ultra-fast single-node solution for large and complex metagenomics assembly via succinct de Bruijn graph. *Bioinformatics*, 2015, 31(10): 1674-1676.
- [30] Zhu W H, Lomsadze A, Borodovsky M. Ab initio gene identification in metagenomic sequences. *Nucleic Acids Research*, 2010, 38(12): e132.
- [31] Levy Karin E, Mirdita M, S  ding J. MetaEuk-sensitive, high-throughput gene discovery, and annotation for large-scale eukaryotic metagenomics. *Microbiome*, 2020, 8(1): 48.
- [32] Aliperti L, Aptekmann A A, Farfa  uk G, Couso L L, Soler-Bist     A, S  nchez I E. R/K selection of GC content in prokaryotes. *Environmental Microbiology*, 2023, 25(12): 3255-3268.
- [33] Malik A A, Martiny J B H, Brodie E L, Martiny A C, Treseder K K, Allison S D. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, 2020, 14(1): 1-9.
- [34] Teng W K, Liao B, Chen M Y, Shu W S. Genomic legacies of ancient adaptation illuminate GC-content evolution in bacteria. *Microbiology Spectrum*, 2023, 11(1): e0214522.
- [35] Ren C J, Wang J Y, Bastida F, Delgado-Baquerizo M, Yang Y H, Wang J, Zhong Z K, Zhou Z H, Zhang S H, Guo Y X, Zhou S, Wei G H, Han X H, Yang G H, Zhao F Z. Microbial traits determine soil C emission in response to fresh carbon inputs in forests across biomes. *Global Change Biology*, 2022, 28(4): 1516-1528.
- [36] Shao P S, Liang C, Lynch L, Xie H T, Bao X L. Reforestation accelerates soil organic carbon accumulation: evidence from microbial biomarkers. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 182-190.
- [37] 邓蕾, 刘玉林, 李继伟, 上官周平. 植被恢复的土壤固碳效应: 动态与驱动机制. *水土保持学报*, 2023, 37(2): 1-10.
- [38] Shen Y F, Lei L, Xiao W F, Cheng R M, Liu C F, Liu X Y, Lin H, Zeng L X. Soil microbial residue characteristics in *Pinus massoniana* lamb. Plantations. *Environmental Research*, 2023, 231: 116081.
- [39] Lauer F, K  sters 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.
- [40] Zheng T T, Xie H T, Thompson G L, Bao X L, Deng F B, Yan E R, Zhou X H, Liang C. Shifts in microbial metabolic pathway for soil carbon accumulation along subtropical forest succession. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108335.
- [41] Shao P S, Lynch L, Xie H T, Bao X L, Liang C. Tradeoffs among microbial life history strategies influence the fate of microbial residues in subtropical forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 153: 108112.
- [42] L  pez-Mond  jar R, Brabcov   V,   stursov   M, Davidov   A, Jansa J, Cajthaml T, Baldrian P. Decomposer food web in a deciduous forest shows high share of generalist microorganisms and importance of microbial biomass recycling. *The ISME Journal*, 2018, 12(7): 1768-1778.
- [43] 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.
- [44] L  pez-Mond  jar R, Tl  skal V, V  trovsk   T,   stursov   M, Toscan R, Nunes da Rocha U, Baldrian P. Metagenomics and stable isotope probing reveal the complementary contribution of fungal and bacterial communities in the recycling of dead biomass in forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 148: 107875.
- [45] 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.
- [46] 薛志婧, 屈婷婷, 刘春晖, 刘小楝, 王蕊, 王宁, 周正朝, 董治宝. 培养条件下枯落物分解过程中微生物残体对土壤有机碳形成的贡献. *应用生态学报*, 2023, 34(7): 1845-1852.
- [47] Camenzind T, Mason-Jones K, Mansour I, Rillig M C, Lehmann J. Formation of necromass-derived soil organic carbon determined by microbial death pathways. *Nature Geoscience*, 2023, 16: 115-122.
- [48] 黄桥明. 马尾松林恢复过程中微生物来源土壤有机质的贡献及其影响因素[D]. 福州: 福建师范大学, 2020.
- [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] Khan K S, Mack R, Castillo X, Kaiser M, Joergensen R G. Microbial biomass, fungal and bacterial residues, and their relationships to the soil organic matter C/N/P/S ratios. *Geoderma*, 2016, 271: 115-123.