

DOI: 10.20103/j.stxb.202408191957

杨显银, 施曼, 张君波, 陈湏雄, 江明君, 裘碧桐, 李全, 宋新章. 毛竹根际沉积碳对根际土壤氮转化的影响——基于原位 CO_2 富集标记. 生态学报, 2025, 45(9): 4284-4293.

Yang X Y, Shi M, Zhang J B, Chen Z X, Jiang M J, Qiu B T, Li Q, Song X Z. Effects of rhizodeposited carbon of Moso bamboo on rhizosphere soil nitrogen transformation: Based on in situ CO_2 enrichment labeling. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): 4284-4293.

毛竹根际沉积碳对根际土壤氮转化的影响 ——基于原位 CO_2 富集标记

杨显银, 施曼, 张君波, 陈湏雄, 江明君, 裘碧桐, 李全, 宋新章*

浙江农林大学竹子研究院省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 杭州 311300

摘要: 根际沉积碳作为连接植物、土壤和微生物的纽带, 在调控根际土壤碳氮转化过程中发挥重要作用, 但根际沉积碳如何调控土壤氮的转化仍不清楚。以毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 为对象, 在“一竹一鞭一笋”相连的克隆系统中对母竹树冠进行 $^{13}\text{CO}_2$ 富集标记, 探究根际沉积碳的增加对土壤氮转化相关功能微生物的影响。结果表明, 树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集增加了根际沉积碳, 同时, 根际硝化、反硝化微生物功能基因丰度分别增加 131.7%—639.7%、79.2%—174.3%。母竹箨根和鞭根的根际沉积碳对土壤氮转化的影响无显著差异。在毛竹快速生长的不同阶段, 树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理下根际土壤中的 ^{13}C 丰度以及硝化、反硝化相关微生物功能基因丰度均呈先降后升趋势, 根际沉积碳对土壤氮转化相关微生物的影响依赖于发育阶段。土壤中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 NH_4^+ 为预测根际土壤硝化作用的重要变量, DOC 和 NO_3^- 含量为预测根际土壤反硝化作用的重要变量。研究可为深入理解植物根际微域的碳氮转化提供科学参考。

关键词: 根际沉积碳; 树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集; 氮转化; 功能基因; 毛竹

Effects of rhizodeposited carbon of Moso bamboo on rhizosphere soil nitrogen transformation: Based on in situ CO_2 enrichment labeling

YANG Xianyin, SHI Man, ZHANG Junbo, CHEN Zhenxiong, JIANG Mingjun, QIU Bitong, LI Quan, SONG Xinzhang*

State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Bamboo Industry Institute, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou 311300, China

Abstract: Acting as a conduit among plants, soil, and microorganisms, rhizodeposited carbon (C) is pivotal in mediating the transformation of carbon (C) and nitrogen (N) in rhizosphere soil. Yet, the mechanisms by which rhizodeposited C influences soil nitrogen transformation are not well understood. In this context, Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) served as the subject, with $^{13}\text{CO}_2$ enrichment labeling conducted on the crown of the mother culm within a “one bamboo, one rhizome, one shoot” interconnected clonal system, investigating the impact of elevated rhizodeposited C on functional microbes associated with soil N transformation. The findings demonstrated that as rhizodeposited C increased, there was a corresponding rise in the abundance of functional genes among nitrifying and denitrifying microbes, with increases ranging from 131.7% to 639.7% and 79.2% to 174.3%, respectively, under the crown $^{13}\text{CO}_2$ enrichment treatment. In addition, ^{13}C abundance in rhizosphere soil and the abundance of functional genes of nitrification- and denitrification-related microorganisms under crown $^{13}\text{CO}_2$ enrichment treatment showed a decreasing and then increasing trend at different stages of the rapid growth of Moso bamboo, and the effect of rhizodeposited C on soil N transformation-related microorganisms

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32125027, 32101493, 31930075); 浙江农林大学科研发展基金 (2022LFR006)

收稿日期: 2024-08-19; **网络出版日期:** 2025-03-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xzsong@126.com

depended on the developmental stage. In addition, ^{13}C abundance in rhizosphere soil and NH_4^+ content were important variables for predicting nitrification in the rhizosphere, meanwhile, DOC and NO_3^- were important variables for predicting denitrification in the rhizosphere. This study can provide a scientific reference for a deeper understanding of C and N transformations in plant rhizosphere microdomains.

Key Words: rhizodeposited carbon; crown ^{13}C CO_2 enrichment; nitrogen transformation; functional genes; *Phyllostachys edulis*

根际沉积碳指植物根际沉积物中的碳,包括根系分泌物和进入土壤的根毛、根细胞脱落物、裂解物等,多为低分子量碳,如糖和氨基酸等^[1]。根际沉积碳在植物营养和土壤生态方面具有多种功能,如提高根际土壤养分有效性、化感作用、为根际土壤微生物提供碳和能量来源等,是连接植物、土壤和微生物的重要纽带,在调控土壤碳封存和有机质周转过程中发挥重要作用^[2-3]。一般而言,植物根际沉积碳约占净光合同化量的 10%—17%^[4-5],多为微生物可利用的碳,其含量增加可为土壤微生物提供更多的底物和能量,促进微生物的生长和繁殖^[6],从而导致微生物的氮限制,进而可能促进土壤氮的矿化,引发硝化、反硝化等氮转化过程的改变。此外,根际沉积碳和根际沉积氮是耦合的,根际沉积碳释放的过程也伴随着根际氮元素的释放。这些氮元素多为无机氮或小分子有机氮(氨基酸),可为土壤微生物提供氮源^[7],在一定程度上缓解微生物的氮限制,然而这些氮元素同时易被植物重吸收^[8],可能导致植物和微生物对氮素的竞争,进而影响土壤中氮素的转化。因此,根际沉积碳对土壤氮转化的影响还需要进一步探究。

毛竹(*Phyllostachys edulis*),禾本科(Poaceae)刚竹属(*Phyllostachys*),是中国分布面积最大的经济竹种,面积达 527.76 万 hm^2 ^[9]。毛竹生长速度极快,一般在出笋后两个月内完成其高生长^[10]。这一快速生长期可根据竹笋生长速度和抽枝、展叶情况分为多个阶段^[11]。前人研究表明植物根际沉积碳的质量和数量与其发育阶段密切相关^[12-14],那么在毛竹快速生长的不同阶段其根际沉积碳对根际土壤氮转化的影响有何不同?此外,作为克隆植物,毛竹立竹之间通过地下鞭相连,通过克隆整合作用分享水分、养分和碳水化合物^[15]。相连的立竹之间存在根系的分化,即不同年龄的箨根和鞭根,其根际沉积碳对根际土壤氮转化的影响又是否一致?基于此,本研究在野外毛竹林中建立“一竹一鞭一笋”相连的克隆系统,将毛竹快速生长期分为 4 个阶段,分别在每个阶段对母竹的树冠进行 ^{13}C CO_2 富集标记,来模拟增加的根际沉积碳,对照采用相同的方式但不添加 ^{13}C CO_2 。通过同位素示踪和荧光定量 PCR 技术,探索毛竹快速生长的不同阶段根际沉积碳对土壤氮转化相关微生物的影响。本研究将为深入理解植物-根系-土壤这一连续体中碳流和微生物的互作提供科学参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于浙江省杭州市临安区毛竹林现代化经营示范区(30°14'24" N, 119°25'12" E)。该地区为亚热带季风气候,四季分明,雨量充沛,年均降水量 1420 mm,年均气温 15.6℃,年均无霜期 230 d。土壤类型为黄壤,地形地貌为低山丘陵。毛竹林始建于 20 世纪 70 年代,常规抚育管理。

1.2 试验设计与样品采集

本试验包含 2 个处理,分别为树冠 ^{13}C CO_2 添加(CL)和不添加(CK)处理。在野外毛竹林样地中建立 6 个 30 m×30 m 的小区,分别对应试验的 2 个处理,每个处理 3 个重复。每个小区内包含 4 对“一竹一鞭一笋”的克隆片段。具体方法:在 3 月底竹笋出土时,在每个小区内随机选择地径约为(12±2) cm 的竹笋,轻轻挖开竹笋周围土壤,找到与竹笋相连的竹鞭,沿着竹鞭生长的反方向找到与竹笋相连的母竹,克隆片段之外的竹鞭全部切断。共构建 24 对“一竹一鞭一笋”的克隆片段。试验分别在毛竹快速生长的 4 个时期进行,即快速生长期初期(竹笋高<1 m, Early stage, ES, 2022 年 4 月 6 日)、快速生长盛期(1 m<竹笋高<5 m, Peak stage, PS, 2022

年 4 月 19 日)、抽枝期(Branching stage, BS, 2022 年 5 月 5 日)和展叶期(Leafing stage, LS, 2022 年 7 月 21 日)。参考 Gao 等^[16]的标记方法,对部分克隆片段进行母竹树冠¹³CO₂富集标记。用自制的伞状支架固定在母竹的树冠上,外部覆盖一层透明的塑料薄膜,使其密封形成倒锥形密封袋(体积约为 8900 L)。同时在支架上固定 2 个通风扇及 1 个 CO₂检测仪,使气体流动混合并监测树冠内 CO₂浓度。用气体流量计将¹³CO₂(99 atom%, 10 L)逐渐注入上述的密封袋中,使树冠内 CO₂浓度保持在 1500 ppm 以下。树冠¹³CO₂标记时间为 5 d。对照采用同样的方式但不注射¹³CO₂气体。5 d 后解除密封装置,并于 7 d 后,采用抖根法,收集“一竹一鞭一笋”模式系统中母竹、鞭根、竹笋的根际土壤和对应的细根(< 2 mm)。取样后,将根际土壤、细根样品放入 4℃ 保温箱中,迅速带回实验室。土壤样品分为两份,一份保存在 -20℃ 冰箱,用于土壤 DNA 的提取和相关理化指标的测定,另一份烘干后,过 100 目筛,用于 C 含量和¹³C 丰度的测定。细根样品采用相同的方法测定 C 含量和¹³C 丰度。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 土壤理化性质的测定

土壤含水率(SWC)采用烘干法测定,土壤铵态氮(NH₄⁺-N)采用靛酚蓝比色法测定,硝态氮(NO₃⁻-N)采用紫外分光光度法测定^[17]。土壤微生物量碳(MBC)采用氯仿熏蒸提取-仪器分析法测定^[18]。土壤可溶性有机碳(DOC)用 0.5 mol/L K₂SO₄提取,提取液经 0.45 μm 滤膜过滤后采用总有机碳分析仪(Shimadzu TOC-L CPH, 日本)测定^[19]。根系和土壤中的 C 含量和¹³C 丰度采用元素分析仪-稳定性同位素比值质谱仪(Delta V Advantage, Thermo Fisher Scientific, 美国)测定。

1.3.2 土壤 DNA 提取和荧光定量 PCR

取 0.5 g 新鲜土壤,采用 FastDNA[®] SPIN Kit For Soil 试剂盒(MP Biomedicals, 美国)提取土壤微生物总 DNA。将其稀释 10 倍后,采用 Bio-Rad CFX96 Touch 荧光定量 PCR 仪定量与硝化、反硝化相关的功能基因,包含参与硝化作用的氨氧化古菌(AOA)^[20]、氨氧化细菌(AOB)^[21]、全程氨氧化菌 Comammox clade A 和 clade B 的 *amoA* 基因^[22–23],参与反硝化作用的 *nirK*、*nirS*、*nosZ* 基因^[24–27]。使用 SYBR[®] PremixEx Taq[™] (Tli RNaseH Plus) qPCR 试剂盒(Takara bio, 中国)在 20 μL 反应体系中进行扩增,每个样品采用 3 个重复进行定量。*R*²值为 0.990—0.999,扩增效率为 88.1%—98.7%。

1.4 数据处理

数据处理时,将数据按树冠¹³CO₂标记处理(CL, ¹³CO₂添加)和无¹³CO₂标记处理(CK)分为两组(*n* = 36),同时,根据每个处理下不同的根系系统(母竹箨根、鞭根和笋根)将其进一步分为 3 组(*n* = 12);根据每个处理下不同的生长阶段(快速生长初期、盛期、抽枝期和展叶期)将其进一步分为 4 组(*n* = 9)。采用 SPSS 26.0 软件对数据进行统计分析。采用独立样本 T 检验法,比较 CL 和 CK 之间各指标的差异。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和 Duncan 法,比较不同根系、不同生长阶段各指标的差异,显著性水平设定为 α = 0.05。利用 Origin 2021 作图,图中数据为平均值±标准差。功能基因和环境因子的冗余分析(RDA)由 Canoco 5.0 软件作图。基于相关性和随机森林模型,比较土壤环境因子对氮转化相关微生物功能基因的贡献,并使用 R 4.2.1 软件进行可视化。

2 结果与分析

2.1 根系和根际土壤的 $\delta^{13}\text{C}$

与对照(CK)相比,树冠¹³CO₂富集(CL)处理下,毛竹竹笋根系中的 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于母竹箨根和鞭根,且随快速生长的不同阶段呈先升后降趋势,在快速生长初期和盛期富集,而母竹箨根和鞭根根系中的 $\delta^{13}\text{C}$ 随快速生长无显著变化。同时,树冠¹³CO₂富集处理下,母竹箨根、鞭根和笋根根际土壤中的 $\delta^{13}\text{C}$ 无显著差异,但随着快速生长期呈先降后升趋势,在快速生长初期和展叶期富集。根系和根际土壤中 $\delta^{13}\text{C}$ 随毛竹快速生长的变化规律并不一致(图 1)。

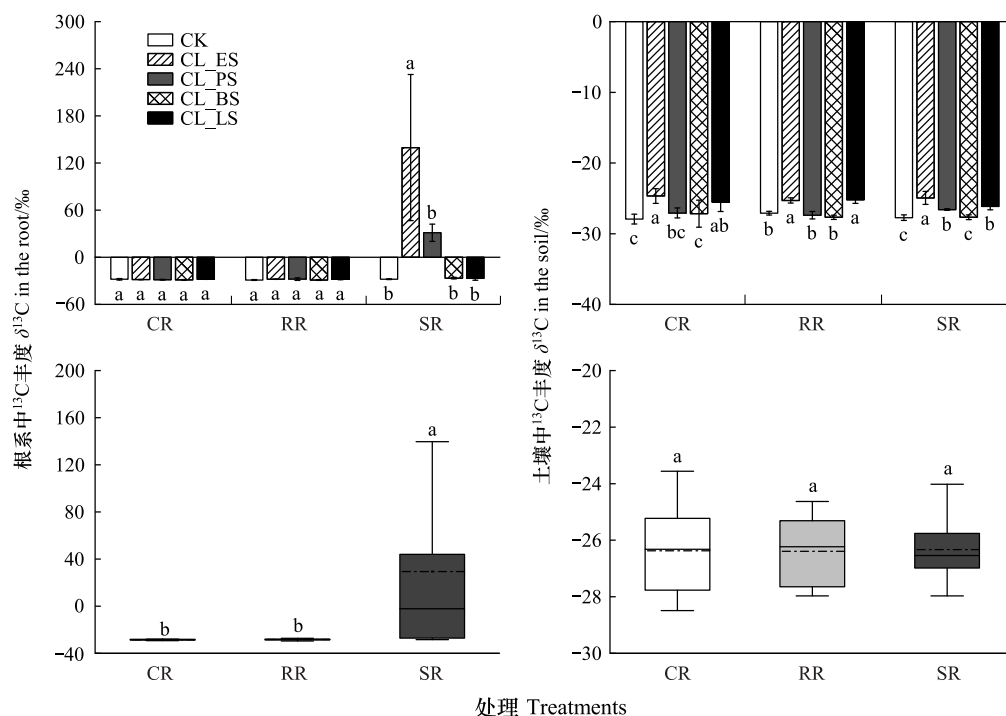


图1 毛竹树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集对不同根系及其根际土壤中 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响

Fig.1 $\delta^{13}\text{C}$ in different root systems and rhizosphere soils during the rapid growth of Moso bamboo under crown $^{13}\text{CO}_2$ enrichment

CK: 毛竹不添加 $^{13}\text{CO}_2$ 处理; CL: 毛竹树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理; CR、RR、SR 分别代表母竹箨根、鞭根和幼竹笋根; ES、PS、BS 和 LS 分别代表快速生长初期、盛期、抽枝期和展叶期; 图中数据为平均值 $\pm$ 标准差。不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 活性有机碳组分含量

与对照相比,树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集显著增加了根际土壤中 DOC 的含量,增幅为 43.6%,但对 MBC 含量无显著影响。无论在对照还是树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理下,MBC 和 DOC 含量在不同根际土壤中无显著差异,但随着毛竹快速生长呈先增后降趋势,且在快速生长盛期显著高于其他阶段(图 2)。

2.3 根际土壤铵态氮和硝态氮含量

与对照相比,树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集显著增加了根际土壤中 NH_4^+ 含量,增幅为 53.8%,但对 NO_3^- 含量无显著影响。无论在对照还是树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理下, NH_4^+ 和 NO_3^- 含量在母竹箨根和笋根根际土壤中无显著差异,而母竹箨根根际土壤中的 NO_3^- 含量高于笋根根际土壤中,但只在对照处理中差异显著。此外,树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理改变了 NH_4^+ 、 NO_3^- 含量随毛竹快速生长的变化规律,呈先升后降趋势,且在快速生长盛期达到峰值(图 3)。

2.4 参与硝化和反硝化作用的功能基因

与对照相比,树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集显著增加了硝化作用相关的功能基因的丰度,其中 AOA 增幅最大,约 6.4 倍 ($P < 0.05$)。无论在对照还是树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理中,母竹箨根和鞭根根际土壤中各功能基因的丰度均无显著差异,只有 Comammox clade A 和 clade B 的基因丰度在前两种根系中与笋根存在差异。此外,树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集改变了各功能基因对毛竹快速生长的响应规律,各功能基因的丰度呈先降后升趋势,且在展叶期达到峰值(图 4)。

与对照相比,树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理中反硝化相关功能基因 *nirK*、*nirS*、*nosZ* 的丰度分别增加了 79.2%、132.4% 和 174.3% ($P < 0.05$)。无论在对照还是树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理中,各功能基因的丰度在母竹箨根和鞭根

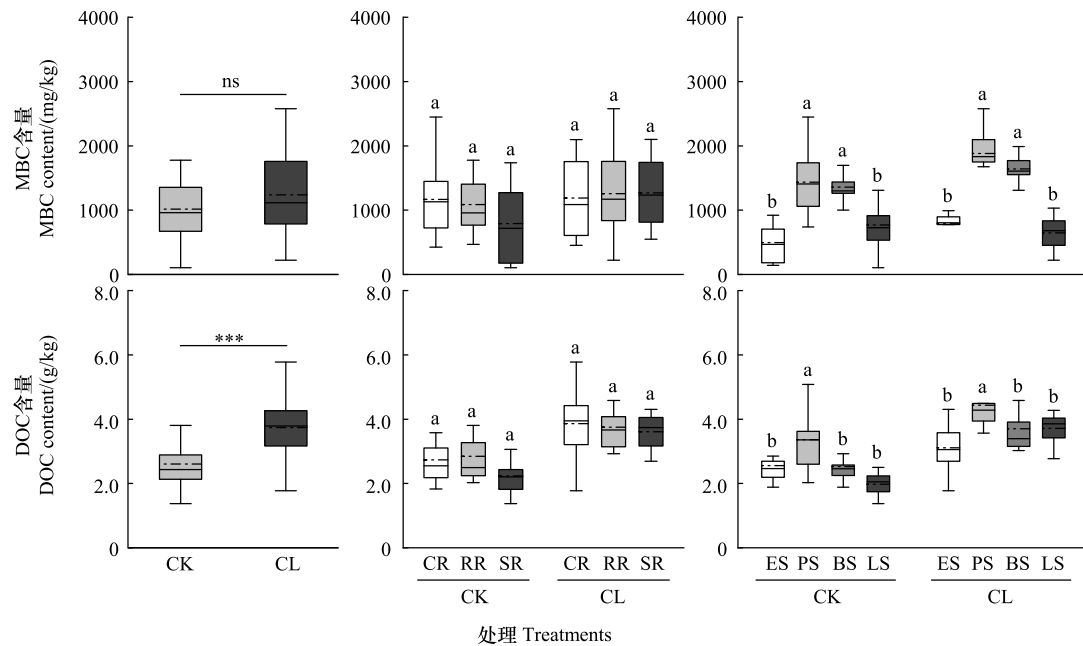


图2 根际土壤活性有机碳组分在不同处理、不同根系、不同生长阶段中的变化

Fig.2 Changes of active organic carbon fractions in rhizosphere soil between different treatments, root systems, and growth stages

ns 代表处理间无差异显著, * 代表处理间差异显著, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$

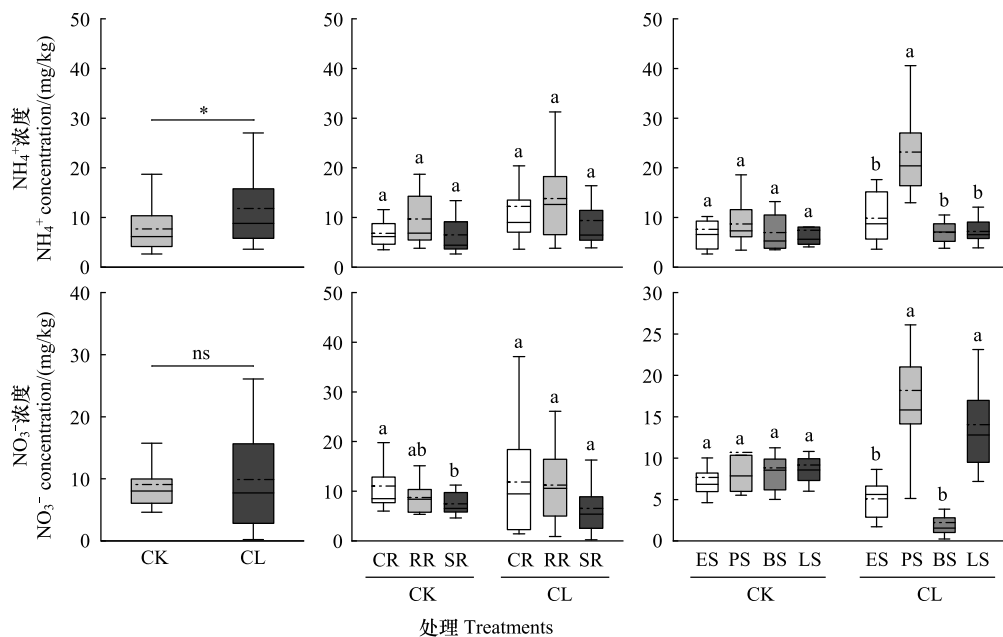


图3 根际土壤铵态氮和硝态氮含量在不同处理、不同根系、不同生长阶段中的变化

Fig.3 Changes of ammonium and nitrate contents in rhizosphere soil between different treatments, root systems, and growth stages

根际土壤中均无显著差异,但树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理中幼竹笋根根际土中 *nirS* 和 *nosZ* 丰度显著低于母竹箨根根际土。此外,树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集显著改变 *nirS* 和 *nosZ* 随毛竹快速生长的变化规律,呈先降后升趋势,在展叶期两者丰度较抽枝期分别增加 419.8%和 642.9%(图 5)。

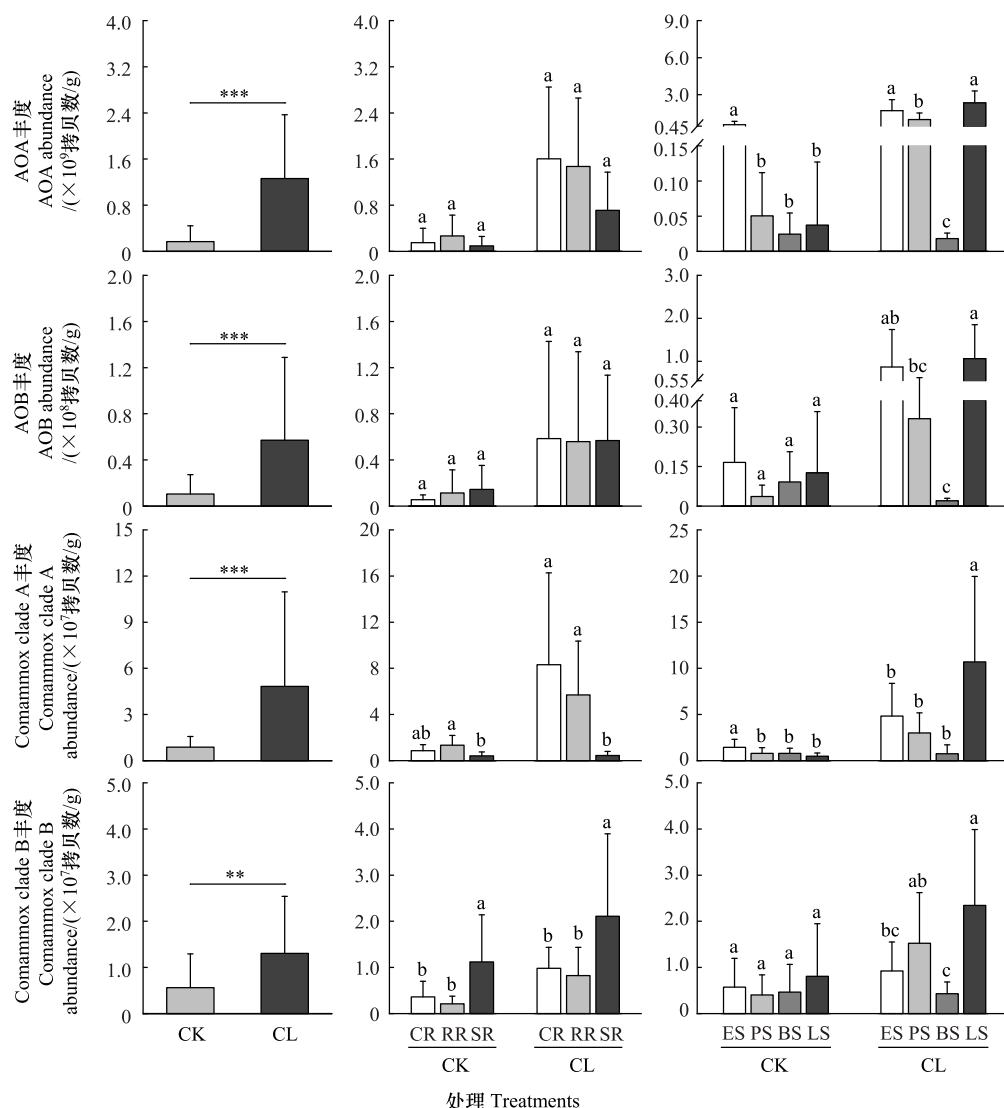


图4 硝化相关功能基因的丰度在不同处理、不同根系、不同生长阶段中的变化

Fig.4 Changes in the abundance of nitrification-related functional genes under different treatments, root systems, and growth stages

2.5 N 转化相关功能基因与毛竹根际土壤环境因子的关系

RDA 结果表明土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 NO_3^- 、根系 $\delta^{13}\text{C}$ 、DOC 和 MBC 显著影响了土壤中的硝化、反硝化功能微生物 ($P < 0.05$)。第一排序轴解释度为 59.15%，主要与土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 NO_3^- 、DOC 和 MBC 相关。硝化 (AOA、AOB、Comammox clade A & clade B) 和反硝化 (*nirS*、*nosZ*) 相关功能基因的丰度与根际土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 NO_3^- 、DOC 显著正相关,与 MBC 显著负相关。此外,根际土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 与 MBC 显著负相关,与根系中的 $\delta^{13}\text{C}$ 正相关。DOC 与 NH_4^+ 和 NO_3^- 显著正相关 (图 6)。

环境因子对硝化、反硝化相关功能微生物变化的贡献如图 7 所示,环境因子对 AOA、*nirS* 和 *nosZ* 基因的解釋度较高,均高于 40%,其次是 Comammox clade A。土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、根系 $\delta^{13}\text{C}$ 和 MBC 是预测 AOA、Comammox clade A 丰度的重要变量。DOC 是预测 AOA、Comammox clade A、*nirS*、*nosZ* 基因丰度的重要变量。 NH_4^+ 和 NO_3^- 分别是预测 Comammox clade A 和 *nirS* 基因丰度的重要变量。

3 讨论

树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集通过增加根际沉积促进了硝化、反硝化相关微生物的丰度。短期的树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集增加了

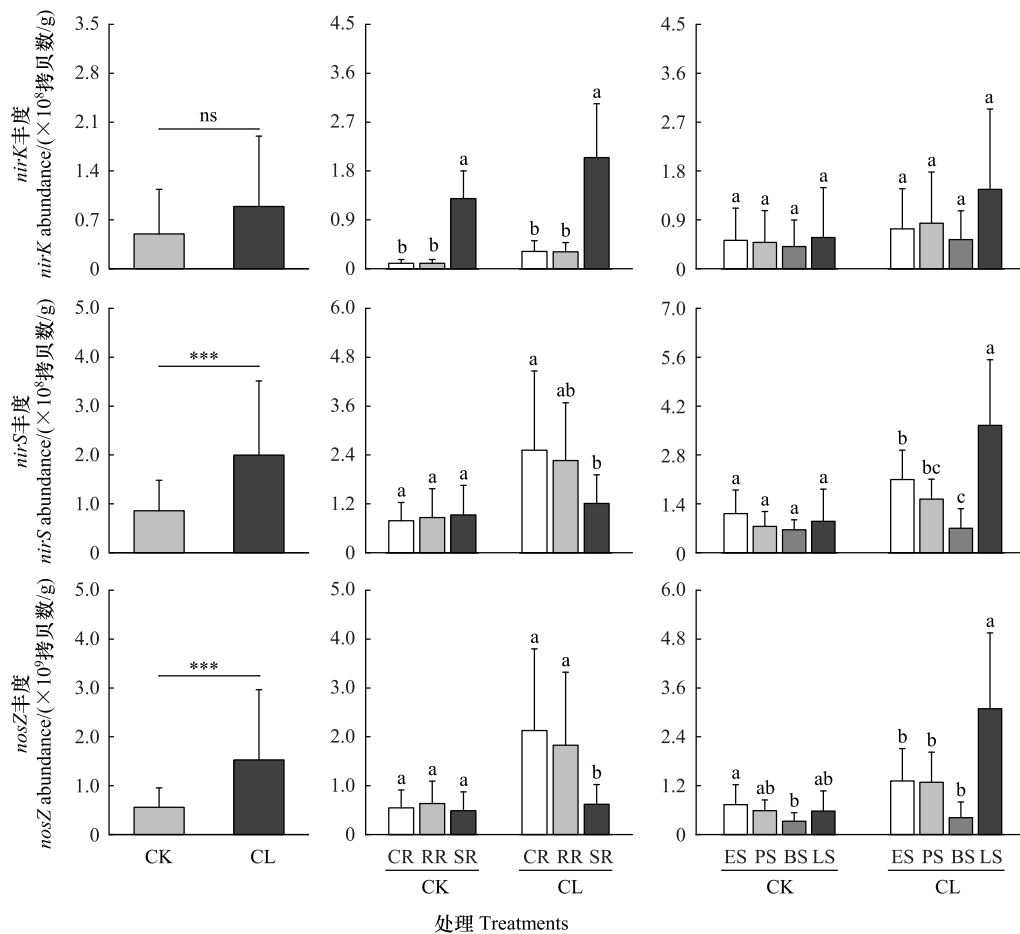


图5 反硝化相关功能基因的丰度在不同处理、不同根系、不同生长阶段中的变化

Fig.5 Changes in the abundance of denitrification-related functional genes under different treatments, root systems, and growth stages

毛竹根际 DOC 和 NH_4^+ 含量,这可能是由于树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集增强了光合作用,进而增加根际沉积所致^[28]。根际沉积碳与根际沉积氮是耦合的,除了小分子碳之外,无机氮(NH_4^+ 、 NO_3^-)和小分子有机氮(氨基酸、植物激素、维生素和化感化学物质)也被释放到根际^[7]。此外,前人研究表明根际沉积碳对土壤氮矿化具有直接影响,根际沉积碳的输入促使微生物增长,增加其对氮素的需求,进而导致微生物从土壤有机质中矿化氮素^[29–30],这可能是树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理中土壤 NH_4^+ 浓度增加的原因之一。随机森林结果表明 NH_4^+ 是预测 Comammox clade A 基因丰度变化的主要变量,而 DOC 是预测 *nirS* 和 *nosZ* 丰度变化的主要变量。因此,一方面 NH_4^+ 的增加为硝化微生物提供电子供体,促进硝化作用的进行^[31],AOA、AOB、Comammox clade A & clade B 基因丰度增加;另一方面,DOC 的增加为反硝化微生物提供碳源,促进反硝化作用的进行^[32],*nirS*、*nirK* 和 *nosZ* 的丰度增加。

毛竹箨根和相连鞭根根际土壤中的氮转化可能受到克隆整合的调控。毛竹是一种典型的无性系克隆植物,其无性系分株之间可以进行水分、养分和光合产物的传递和共享^[15],因此,母竹箨根和相连鞭根根系中 $\delta^{13}\text{C}$ 无显著差异。然而两种根系的根际土壤中 $\delta^{13}\text{C}$ 、MBC、DOC、 NH_4^+ 、 NO_3^- 含量以及硝化、反硝化相关功能基因的丰度均无显著差异,暗示着其根际土壤中的氮转化受到克隆整合的调控。前期研究结果也表明施氮处理下毛竹克隆整合调控了两个相连箨根根际氮的转化,使其根际的氮转化对氮输入的响应存在一定的同步性^[33]。Cao 等^[34]研究表明相连的母竹箨根、鞭根和幼竹笋根的根际土壤微生物群落组成在各部分分别施氮后随毛竹的快速生长逐渐趋于相似,暗示着同一鞭根相连的箨根和鞭根根际微生物受到克隆整合的调控。这些结果与本研究的结果相吻合。然而笋根根际的氮转化与母竹箨根和鞭根存在一定的差异。在树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富

集处理中,笋根根际土壤中参与完全氨氧化(Comammox clade A)和反硝化作用(*nirS*, *nosZ*)的微生物功能基因丰度显著低于母竹箨根和鞭根根际土壤。这种差异可能与根际碳输入无关,虽然笋根根系 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于鞭根和母竹箨根,但其根际土壤中的 $\delta^{13}\text{C}$ 却与两者无显著差异。本研究推测差异的可能原因一方面与氨氧化菌对 NH_4^+ 浓度的敏感性不同有关^[35],另一方面可能与不同根系自身的养分吸收能力存在差异有关^[36]。在竹笋快速生长期中,笋根的养分主要来源于母竹和鞭根供应^[37],自身的养分吸收能力偏弱,其与根际微生物对无机氮的竞争较小,因此根际土壤微生物的“掘氮作用”可能偏弱^[38],进而导致根际无机氮含量偏低,特别是 NO_3^- 含量。

毛竹根际沉积碳对根际土壤氮转化的影响依不同的生长阶段而异。根际土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化表明树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理下根际沉积碳的数量受到竹笋不同生长阶段的影响,这与 Remus 等^[39]的研究结果一致。在毛竹快速生长 4 个时期,对照处理中除 AOA、Comammox clade A 和 *nosZ* 外,其他硝化、反硝化微生物相关功能基因在不同生长时期期间无显著差异,而树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理导致硝化、反硝化相关功能基因呈先降后升趋势,这与土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化趋势一致,表明根际沉积碳对硝化、反硝化微生物强烈的影响。相对于竹笋快速生长初期,在抽枝期,大量的碳被分配到地上部分,促进其形态建成,导致较低的根际沉积碳和土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 的贫化。此时,微生物可利用的碳源相对较少,可能将更多的能量用于自身生长,导致 MBC 含量的增加,相应的,用于产生胞外酶的能量减少^[40-41],因此,硝化和反硝化微生物功能基因的丰度显著降低。在展叶期,随着毛竹克隆

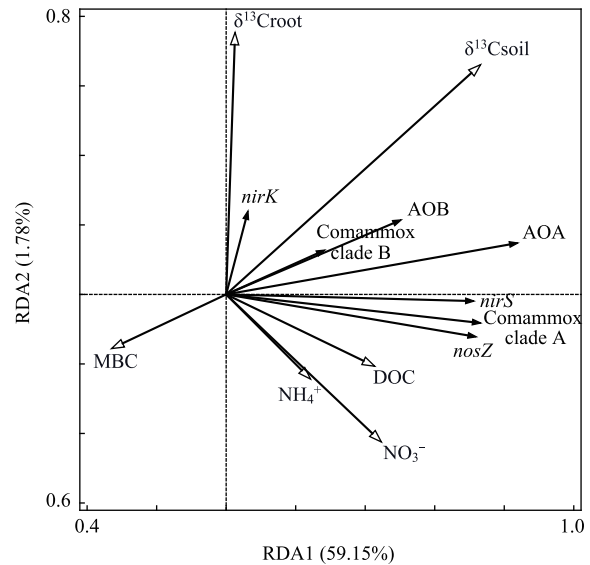


图 6 硝化及反硝化相关功能基因与环境因子之间的冗余分析

Fig.6 Redundancy analysis between functional genes related to nitrification and denitrification and environmental factors

$\delta^{13}\text{C}_{\text{root}}$: 根系中 ^{13}C 丰度, $\delta^{13}\text{C}_{\text{soil}}$: 土壤中 ^{13}C 丰度

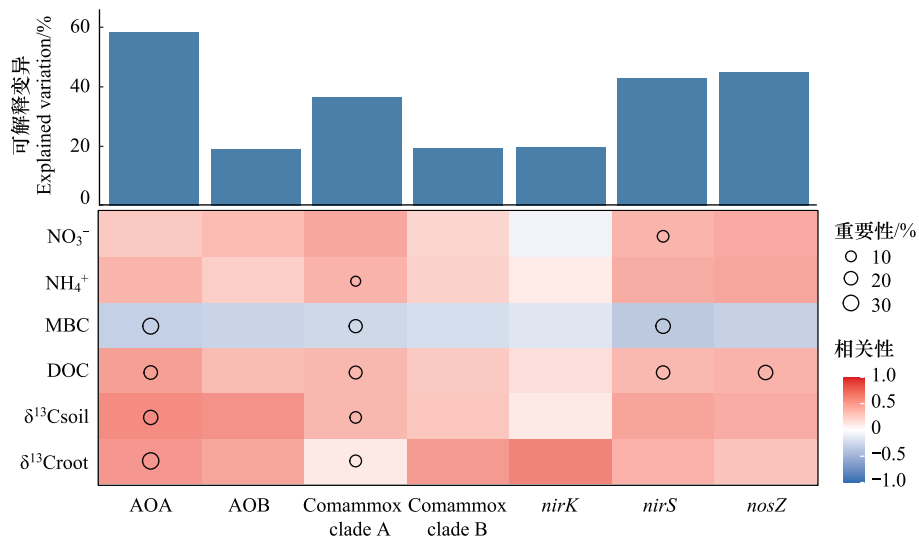


图 7 基于相关性和随机森林模型的不同土壤环境因子对硝化、反硝化相关功能微生物的贡献

Fig.7 Contributions of different soil environmental factors to nitrification and denitrification related functional microorganisms based on correlation and random forest models

圆圈大小表示变量重要性($P < 0.05$),颜色代表 Spearman 相关性

片段光合作用的增强,更多的光合碳累积,导致较高的根际沉积,包括矿质养分和根源 CO_2 等。此时,碳源充足,微生物将更多的能量用于胞外酶的产生^[42],同时,根际沉积释放的矿质养分可作为硝化、反硝化微生物的电子供体和受体,导致硝化和反硝化微生物功能基因丰度的增加。此外,随着毛竹的快速生长,在树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理下,根系呼吸可能被刺激,导致根源 CO_2 的增加,为硝化微生物提供更多的碳源,进而促进硝化作用。

4 结论

- 1) 树冠 $^{13}\text{CO}_2$ 富集处理下,根际沉积碳增加,促进了毛竹根际土壤的硝化、反硝化作用;
- 2) 母竹箨根和鞭根根际沉积碳对根际氮转化的影响受到克隆整合的调控;
- 3) 根际沉积碳对根际土壤氮转化的影响依赖于发育阶段;
- 4) 土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 和 NH_4^+ 含量、DOC 和 NO_3^- 含量分别是根际土壤硝化、反硝化作用的重要预测因子。本研究可为探索根际微域碳氮转化及植物-土壤-微生物间的相互作用提供科学参考。

参考文献 (References):

- [1] Nannipieri P, Hannula S E, Pietramellara G, Schloter M, Sizmur T, Pathan S I. Legacy effects of rhizodeposits on soil microbiomes: a perspective. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 184: 109107.
- [2] Hütsch B W, Augustin J, Merbach W. Plant rhizodeposition—an important source for carbon turnover in soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2002, 165(4): 397.
- [3] 王振宇, 吕金印, 李凤民, 徐炳成. 根际沉积及其在植物-土壤碳循环中的作用. *应用生态学报*, 2006, 17(10): 1963-1968.
- [4] Nguyen C. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie*, 2003, 23(5-6): 375-396.
- [5] Jones D L, Nguyen C, Finlay R D. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil*, 2009, 321(1): 5-33.
- [6] 任逸文, 肖谋良, 袁红朝, 祝贞科, 李巧云, 葛体达, 苏以荣, 吴金水. 水稻光合碳在植物-土壤系统中的分配及其对 CO_2 升高和施氮的响应. *应用生态学报*, 2018, 29(5): 1397-1404.
- [7] Schenck zu Schweinsberg-Mickan M, Jørgensen R G, Müller T. Rhizodeposition: Its contribution to microbial growth and carbon and nitrogen turnover within the rhizosphere. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2012, 175(5): 750-760.
- [8] 耿赛男, 李岚涛, 苗玉红, 谭金芳, 王宜伦. 大豆和玉米影响后茬作物氮素供应的研究进展. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28(5): 919-932.
- [9] 冯鹏飞, 李玉敏. 2021 年中国竹资源报告. *世界竹藤通讯*, 2023, 21(2): 100-103.
- [10] Song X Z, Peng C H, Ciais P, Li Q, Xiang W H, Xiao W F, Zhou G M, Deng L. Nitrogen addition increased CO_2 uptake more than non- CO_2 greenhouse gases emissions in a Moso bamboo forest. *Science Advances*, 2020, 6(12): eaaw5790.
- [11] Li L, Cheng Z C, Ma Y J, Bai Q S, Li X Y, Cao Z H, Wu Z N, Gao J. The association of hormone signalling genes, transcription and changes in shoot anatomy during moso bamboo growth. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(1): 72-85.
- [12] Badri D V, Vivanco J M. Regulation and function of root exudates. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(6): 666-681.
- [13] Zhang S X, Liu P, Zhang S Q, McLaughlin N B, Jia S X, Huang D D, Liang A Z. Contribution of rhizodeposit associated microbial groups to SOC varies with maize growth stages. *Geoderma*, 2022, 422: 115947.
- [14] 祝贞科, 沈冰洁, 葛体达, 王久荣, 袁红朝, 吴金水. 农田作物同化碳输入与周转的生物地球化学过程. *生态学报*, 2016, 36(19): 5987-5997.
- [15] Shi M, Zhang J B, Sun J L, Li Q, Lin X C, Song X Z. Unequal nitrogen translocation pattern caused by clonal integration between connected ramets ensures necessary nitrogen supply for young Moso bamboo growth. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 200: 104900.
- [16] Gao D C, Joseph J, Werner R A, Brunner I, Zürcher A, Hug C, Wang A, Zhao C H, Bai E, Meusburger K, Gessler A, Hagedorn F. Drought alters the carbon footprint of trees in soils-tracking the spatio-temporal fate of ^{13}C -labelled assimilates in the soil of an old-growth pine forest. *Global Change Biology*, 2021, 27(11): 2491-2506.
- [17] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2000.
- [18] Brookes P C, Landman A, Pruden G, Jenkinson D S. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1985, 17(6): 837-842.
- [19] Rousk J, Jones D L. Loss of low molecular weight dissolved organic carbon (DOC) and nitrogen (DON) in H_2O and 0.5 M K_2SO_4 soil extracts. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(12): 2331-2335.

- [20] Francis C A, Roberts K J, Beman J M, Santoro A E, Oakley B B. Ubiquity and diversity of ammonia-oxidizing archaea in water columns and sediments of the ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(41): 14683-14688.
- [21] Rothauwe J H, Witzel K P, Liesack W. The ammonia monooxygenase structural gene *amoA* as a functional marker; molecular fine-scale analysis of natural ammonia-oxidizing populations. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(12): 4704-4712.
- [22] Pjevac P, Schauburger C, Poghosyan L, Herbold C W, van Kessel M A H J, Daebeler A, Steinberger M, Jetten M S M, Lückner S, Wagner M, Daims H. *AmoA*-targeted polymerase chain reaction primers for the specific detection and quantification of comammox *Nitrospira* in the environment. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1508.
- [23] Jiang R, Wang J G, Zhu T, Zou B, Wang D Q, Rhee S K, An D, Ji Z Y, Quan Z X. Use of newly designed primers for quantification of complete ammonia-oxidizing (comammox) bacterial clades and strict nitrite oxidizers in the genus *Nitrospira*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(20): e01775-20.
- [24] Michotey V, Méjean V, Bonin P. Comparison of methods for quantification of cytochrome *cd₁*-denitrifying bacteria in environmental marine samples. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(4): 1564-1571.
- [25] Throbäck I N, Enwall K, Jarvis Å, Hallin S. Reassessing PCR primers targeting *nirS*, *nirK* and *nosZ* genes for community surveys of denitrifying bacteria with DGGE. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 49(3): 401-417.
- [26] Hallin S, Lindgren P E. PCR detection of genes encoding nitrite reductase in denitrifying bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(4): 1652-1657.
- [27] Kloos K, Mergel A, Rösch C, Bothe H. Denitrification within the genus *Azospirillum* and other associative bacteria. *Functional Plant Biology*, 2001, 28(9): 991.
- [28] Jílková V, Sim A, Thornton B, Jandová K, Cajthaml T, Paterson E. Impact of plant species and atmospheric CO₂ concentration on rhizodeposition and soil microbial activity and community composition. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2020, 183(3): 327-337.
- [29] Craine J M, Morrow C, Fierer N. Microbial nitrogen limitation increases decomposition. *Ecology*, 2007, 88(8): 2105-2113.
- [30] 凌宁, 荀卫兵, 沈其荣. 根际沉积碳与秸秆碳共存下作物与微生物氮素竞争机制及其调控. *南京农业大学学报*, 2018, 41(4): 589-597.
- [31] 施曼, 张维国, 李江叶, 严少华, 高岩. CO₂浓度升高对水体硝化、反硝化作用的影响研究进展. *应用生态学报*, 2018, 29(12): 4239-4247.
- [32] Shi M, Li J Y, Zhang W G, Zhou Q, Niu Y H, Zhang Z H, Gao Y, Yan S H. Contrasting impact of elevated atmospheric CO₂ on nitrogen cycle in eutrophic water with or without *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Science of the Total Environment*, 2019, 666: 285-297.
- [33] Shi M, Yang W W, Zhang J B, Sun J L, Ji H X, Li Q, Cao T T, Wang Z K, Zhang C, Song X Z. Effects of N rhizodeposition on rhizosphere N transformation in clonal ramets of Moso bamboo forest. *Plant and Soil*, 2024, 503(1): 717-732.
- [34] Cao T T, Shi M, Zhang J B, Ji H X, Wang X, Sun J L, Chen Z X, Li Q, Song X Z. Nitrogen fertilization practices alter microbial communities driven by clonal integration in Moso bamboo. *Science of the Total Environment*, 2024, 924: 171581.
- [35] Prosser J I, Nicol G W. Archaeal and bacterial ammonia-oxidisers in soil: the quest for niche specialisation and differentiation. *Trends in Microbiology*, 2012, 20(11): 523-531.
- [36] Wang G R, Yu F, Wu H Y, Hu S Z, Wu S J, Pei N C, Shi J M, Lambers H. Roots originating from different shoot parts are functionally different in running bamboo, *Phyllostachys glauca*. *Functional Ecology*, 2023, 37(4): 1082-1094.
- [37] Song X Z, Peng C H, Zhou G M, Gu H H, Li Q, Zhang C. Dynamic allocation and transfer of non-structural carbohydrates, a possible mechanism for the explosive growth of Moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*). *Scientific Reports*, 2016, 6: 25908.
- [38] Song X J, Liu X T, Liang G P, Li S P, Li J Y, Zhang M N, Zheng F J, Ding W T, Wu X P, Wu H J. Positive priming effect explained by microbial nitrogen mining and stoichiometric decomposition at different stages. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 175: 108852.
- [39] Remus R, Pandey D, Lüttschwager D. What regulates the rhizodeposition of winter oilseed rape during growth? *Plant and Soil*, 2022, 478(1): 283-310.
- [40] Wu H W, Cui H L, Fu C X, Li R, Qi F Y, Liu Z L, Yang G, Xiao K Q, Qiao M. Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: a review. *Science of the Total Environment*, 2024, 909: 168627.
- [41] Allison S D, Vitousek P M. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(5): 937-944.
- [42] 张贾宇, 余婷, 鄂晓伟, 唐罗忠, 田野. 杨树人工林幼林阶段林下植被管理对土壤微生物生物量碳、氮酶活性的影响. *生态学报*, 2021, 41(24): 9898-9909.