DOI: 10.20103/j.stxb.202502280434

郑芳欣,蔡佳讯,郝洪剑,阿合江·赛力克,王绒,刘涵文,时嘉翊,张伟.黄土丘陵区退耕草地土壤团聚体有机碳组成与微生物群落的关系研究.生态学报,2025,45(22): - .

Zheng F X,Cai J X, Hao H J, Sailike Ahejiang,Wang R, Liu H W, Shi J Y, Zhang W.Study on the relationship between organic carbon composition of soil aggregates and microbial communities in the Loess Plateau grassland area after returning farmland to grassland.Acta Ecologica Sinica,2025,45(22): - .

黄土丘陵区退耕草地土壤团聚体有机碳组成与微生物群落的关系研究

郑芳欣,蔡佳讯,郝洪剑,阿合江·赛力克,王 绒,刘涵文,时嘉翊,张 伟*

西北农林科技大学草业与草原学院,杨凌 712100

摘要:团聚体作为土壤基本结构单元,其不同粒级中微生物群落组成存在差异,这必然会影响团聚体中有机碳含量。然而,目前对于土壤团聚体层面有机碳与微生物的关系研究有待深入。基于此,本研究以黄土丘陵区退耕 10—50a 草地为研究对象,探究土壤团聚体有机碳含量变化、碳库稳定性指数与微生物群落的关系。结果表明:(1)随退耕年限增加,土壤团聚体有机碳含量呈上升趋势,在退耕 50a 达到最大。各粒级中,0.20—2 mm 粒级含量最高,<0.053mm 粒级含量最低;(2)碳库管理指数(CPMI)随退耕年限的增加呈上升趋势,在退耕 50a 达到最大。各粒级中,CPMI 随粒级的减小呈下降趋势。(3)草地退耕过程中土壤团聚体各粒级微生物群落组成存在差异,细菌以变形菌门、放线菌门等为主,真菌以子囊菌门、被孢霉门等为主;(4)不同粒级中微生物群落组成对有机碳含量的作用不同,>2 mm 粒级团聚体中细菌起主要作用,0.20—2 mm 粒级及 0.053—0.20mm 粒级中细菌和真菌共同发挥作用,<0.053mm 粒级中则以真菌为主;(5)影响有机碳含量的关键微生物类群因粒级存在差异,>2 mm 和 0.053—0.20mm 粒级为厚壁菌门,0.20—2 mm 粒级中为绿弯菌门,<0.053mm 粒级中为未分类细菌。本研究可为黄土丘陵区退耕草地固碳效应评估和碳库管理提供科学性依据。

关键词:退耕草地;土壤团聚体;有机碳;碳库指数;土壤微生物

Study on the relationship between organic carbon composition of soil aggregates and microbial communities in the Loess Plateau grassland area after returning farmland to grassland

ZHENG Fangxin, CAI Jiaxun, HAO Hongjian, SAILIKE Ahejiang, WANG Rong, LIU Hanwen, SHI Jiayi, ZHANG Wei*

College of Grassland Agriculture, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, *China*

Abstract: As the basic structural unit of soil, aggregates have different microbial community compositions in different particle sizes, which will inevitably affect the organic carbon content in aggregates. However, further research is needed on the relationship between organic carbon and microorganisms at the soil aggregate level. Based on this, this study took the grassland in the loess hilly area that has been abandoned for 10—50 years as the research object, and explored the relationship between changes in soil aggregate organic carbon content, carbon pool stability index, and microbial community. The results showed that: (1) With the increase of years of returning farmland, the organic carbon content of soil aggregates showed an upward trend, reaching its maximum at 50 years of returning farmland. Among all particle sizes,

基金项目:榆林市科技计划产学研合作项目(2023-CXY-180);陕西省林业科技创新计划专项(SXLK2022-02-14);国家自然科学基金青年项目(42007428)

收稿日期:2025-02-28; **网络出版日期**:2025-00-00

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

the 0.20—2 mm particle size had the highest content, while the<0.053 mm particle size had the lowest content; (2) The Carbon Pool Management Index (CPMI) showed an upward trend with the increase of years of returning farmland, reaching its maximum at 50 years of returning farmland. Among different particle sizes, CPMI showed a decreasing trend as the particle size decreases. (3) There were differences in the composition of microbial communities in soil aggregates at different particle sizes during the process of grassland conversion. Bacteria were mainly *Proteobacteria* and *Actinobacteriota*, while fungi were mainly *Ascomycota* and *Mortierellomycota*; (4) The effect of microbial community composition on organic carbon content varied among different particle sizes. Bacteria played a major role in>2 mm particle size aggregates, while bacteria and fungi worked together in 0.20—2 mm and 0.053—0.20 mm particle sizes. Fungi were dominant in<0.053 mm particle size aggregates; (5) The key microbial groups that affected organic carbon content varied in particle size, with *Firmicutes* in the>2 mm and 0.053—0.20 mm particle sizes, *Chloroflexi* in the 0.20—2 mm particle size, and unclassified_k__Bacteria in the < 0.053 mm particle size. This study can provide a scientific basis for the assessment of carbon sequestration effects and carbon pool management of converted grasslands in loess hilly areas.

Key Words: returning farmland to grassland; soil aggregates; organic carbon; carbon stock index; soil microorganism

土壤有机碳作为土壤的重要成分,在维持土壤物理结构稳定、调节土壤养分及参与全球碳循环等方面发挥着重要作用[1—2]。土壤微生物作为土壤有机碳周转的主要驱动者,在土壤有机碳形成及稳定性维持方面发挥着重要作用[3—5]。目前,一些研究人员对土壤有机碳与土壤微生物群落之间的关联机制展开了细致探讨,但大多数研究聚焦于土壤整体层面。然而,土壤团聚体作为土壤的基本结构单元[6],不同粒级中土壤微生物群落组成和物种多样性也不尽相同[7],这必然会对土壤有机碳含量及组分产生影响[8—10]。但当前关于土壤团聚体水平上土壤有机碳与微生物之间相互关系的研究仍相对缺乏,一定程度制约了对于土壤碳循环及其累积过程的认识。

土壤团聚体是由土壤机械与腐殖质凝结而成的多孔小土团[11],依据粒径大小可将其分为大团聚体(>2 mm)、中团聚体(2—0.25 mm)、微团聚体(0.25—0.053 mm)和黏粉粒团聚体(<0.053 mm)[12—13]。由于不同粒级土壤团聚体的孔隙度、含水量等存在差异,影响了有机碳含量分布[14]。目前,学术界对于不同粒级土壤团聚体的有机碳含量分布存在争议。部分学者认为,大团聚体因其土壤孔隙度大,水分和养分供给充足,有利于微生物分解有机碳,而微团聚体因其孔隙度小,不利于土壤微生物分解有机碳,导致微团聚体的有机碳含量高于大团聚体[15]。但也有观点认为相较于其他粒级土壤团聚体,大团聚体具有更大的土壤碳容量,能够包裹住更多的土壤有机碳,从而使得大团聚体具有更高含量的土壤有机碳[16—18]。上述争议一方面是由于不同粒级土壤团聚体的物理结构存在差异,另一方面则是因为不同粒级土壤团聚体微生物群落组成和多样性存在不同[19—20],而这些微生物在有机碳周转过程中发挥着关键的调控作用,进而影响土壤有机碳的分布[20—21]。研究表明,约 70%的土壤微生物生活在微团聚体内,高达 90%的土壤微生物与微团聚体有关[22],只有不足10%的微生物与大团聚体之间存在关联[23]。但也有研究持相反意见,大团聚体因其孔隙大、通气性良好更适宜土壤微生物生长繁衍和定殖[24]。此外,有研究表明,大团聚体的形成主要与真菌有关[25—27],而细菌主要参与微团聚体的形成与稳定过程[28]。不同粒级团聚体微生物群落组成差异必然会影响不同粒级团聚体中有机碳含量及组成。然而,目前关于土壤微生物群落与不同粒级团聚体有机碳的相互关系的研究仍较为缺乏,阻碍了当前对于土壤团聚体尺度上有机碳动态变化的理解。因此,研究土壤团聚体有机碳及其组成与微生物群落之间的相互关系对于认识土壤碳循环和累积过程具有重要意义。

黄土高原是我国重要的生态安全屏障,自上世纪中叶我国实施大规模生态恢复工程以来,黄土高原地区植被覆盖度显著增加[29—31]。相关研究表明,草地作为黄土高原最主要的植被类型[32],在修复和改善黄土高原生态环境方面发挥着重要作用[33]。近年来,部分学者关注到黄土高原退耕草地不仅具有重要的减缓水土流失作用,还能够显著提升当地土壤固碳能力。同时,大量学者对黄土高原退耕草地土壤有机碳周转及其与

土壤微生物群落的关联展开研究[34],但这些研究多从土壤全土出发进行探究,在土壤团聚体水平上的研究相对匮乏。基于此,本研究以黄土丘陵沟壑区不同退耕年限草地群落为研究对象,通过测定各粒径土壤团聚体有机碳含量及其微生物组分,旨在阐明土壤团聚体固碳特征及其与土壤微生物之间的关系,为深入认识黄土高原草地恢复过程中土壤碳循环提供理论支撑。

1　试验区概况

研究区位于中国陕西省延安市安塞区五里湾流域,土壤以黄绵土为主,属黄土丘陵沟壑区,平均海拔为1000—1350 m。该区气候属典型的中温带大陆性半干旱季风气候,年均温度为 8.5—9.5℃,年日照时数为2352—2573 h,年均降水量约为 520—550 mm,主要集中于 7—9 月份。通过实行退耕还林生态修复工程,该流域形成了不同退耕年限的草地[35],为该区植被恢复理论研究提供了理想的模板。其中,主要优势物种为铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、芦苇(*Phragmites australis*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaries*)、白花草木樨(*Melilotus albus* Desr。)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)(表 1)。

2　研究方法

2.1　试验设计

在系统开展野外实地调查的前提下,结合植被群落特征分析和当地退耕还林档案资料,本研究于 2022 年在陕西省延安市安塞区五里湾流域选择了于 2022 年在陕西省延安市安塞区五里湾流域选取坡度、海拔较为接近,人为干扰较少的退耕 10a、20a、30a、40a 和 50a 的草地群落作为研究对象。同时选取立地条件相似的农田(*FL*)作为对照。所选草地在退耕前均用作农田,种植模式为玉米与马铃薯轮作,种植期间未受到人为干预,成熟后立即采收,并清除地表全部植被。每个退耕年限的草地及对照农田分别设置 3 块独立重复样地,共计 18 块样地。3 块样地立地条件相似,以便于减小试验样地对试验数据所带来的影响。各样地内分别设立 3 个 20 m×20 m 的标准样方,共计 54 个标准样方,用于后续调查、采样及指标测定。

2.2　样品采集

采样前清除地表杂物(包括碎屑、根系及凋落物),按“S”形路线在每个 20 m×20 m 标准样方内随机布设 9 个 1 m×1 m 样点,用 100 cm^3 环刀取土测定容重,并使用直径 10 cm 土钻采集 0—10 cm 深度土样。去除土样中的石块和根系后混合均匀,过 2 mm 筛。筛分后的土壤均分为两组:一组室温风干用于理化性质检测,另一组置于保温箱(含冰袋)中低温保存,供后续微生物分析测定。在每个 20 m×20 m 标准样方内另选取 3 个样点,挖取土壤剖面,用长方体铝盒(长×宽×高为:24 cm×10 cm×15 cm)垂直于土壤剖面采集 0—10 cm 原状土样,均匀分成两份后一份用于团聚体理化性质检测,一份用于团聚体微生物分析测定。

2.3　土壤团聚体筛分

本试验采用湿筛法分选土壤团聚体以减少对微生物群落的破坏[36]。首先,将土样掰碎过 8 mm 筛,筛后土样放于 4℃冰箱保存过夜。称取土样置于 2 mm 筛,用筛分仪在无菌水中筛分,保留>2 mm 团聚体。筛下液依次过 0.20 mm 和 0.053 mm 筛,分别得到 0.20—2 mm 和 0.053—0.20 mm 团聚体,剩余<0.053 mm 悬浊液加 $CaCl_2$ 促沉,离心(4℃,3900×g,10 min)后获得<0.053 mm 粉黏粒组分,各粒级样品均分两份,一份置于-80℃超低温冰箱中冷冻存储,以供后续微生物相关指标的实验测定,一份经室温风干处理以开展理化性质测定分析。

2.4　土壤团聚体有机碳及其组分含量测定

使用重铬酸钾外加热法检测土壤团聚体有机碳(SOC)含量[37]。使用高锰酸钾($KMnO_4$)氧化法测定土壤易氧化有机碳(ROC)含量[38]。

2.5　土壤团聚体微生物测序

采用 Omega 土壤总 DNA 提取试剂盒提取土壤团聚体微生物总 DNA。使用 Nano Drop 2000 分光光度计(Thermo Fisher Scientific, USA)测定 DNA 浓度和纯度,并通过 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 质量。以纯化的

表 1　样地基本特征及理化性质

Table 1　Basic characteristics and physicochemical properties of the sample plot

试验样地 Test site	退耕年限 Returning years	海拔 Altitude/m	坡度 Slope degree/(°)	优势种 Dominant species	覆盖度 Coverage/%	土壤有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	土壤全氮 Soil total nitrogen/(g/kg)	pH	土壤孔隙度 Soil porosity/%
农田 Farmland	*FL*	1278.84±0.82	26.33±0.88	玉米 *Zea mays*	/	2.10±0.10f	0.29±0.01f	8.98±0.04a	28.75±2.27b
退耕草地 Restoration grassland	10a	1260.78±0.53	32±1.15	茵陈蒿 *Artemisia capillaries*	33.00±0.58	2.88±0.06e	0.33±0.02e	8.92±0.02b	31.19±2.41ab
退耕草地 Restoration grassland	20a	1269.01±1.51	32.67±1.45	茵陈蒿 白莲蒿 *Artemisia stechmanniana*	45.33±0.88	4.60±0.13d	0.48±0.02d	8.86±0.02c	34.21±6.42ab
退耕草地 Restoration grassland	30a	1279.65±1.68	35±0.58	白莲蒿 兴安胡枝子 *Lespedeza davurica*	63.33±0.88	6.64±0.08c	0.67±0.02c	8.72±0.02d	42.10±0.77ab
退耕草地 Restoration grassland	40a	1280.73±0.52	36.67±0.88	白莲蒿	77.00±1.15	7.97±0.10b	0.76±0.02b	8.67±0.01e	42.67±4.36ab
退耕草地 Restoration grassland	50a	1270.72±1.08	34.67±0.88	白莲蒿 白羊草 *Bothriochloa ischaemum*	64.67±0.88	9.08±0.24a	0.81±0.02a	8.61±0.02f	45.85±2.35a

图中小写字母表示各试验样地间的显著性差异($P<0.05$)

http://www.ecologica.cn

基因组 DNA 为模板进行 PCR 扩增:细菌 16S rRNA 基因 V3—V4 区采用引物 806R(5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′)和 338F(5′-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3′)扩增;真菌 ITS 区采用引物 ITS1F(5′-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3′)和 ITS2R(5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′)扩增。使用 AxyPrep DNA 凝胶提取试剂盒(Axygen Biosciences, USA)纯化 PCR 产物,经 2%琼脂糖电泳检测后,采用 QuantiFluorTM-ST(Promega, USA)定量。最终在上海美吉生物医药科技有限公司的 Illumina MiSeq PE300 测序平台(Illumina, USA)上进行高通量测序分析。

2.6 计算方法

采用土壤团聚体碳库活度(*CA*)、碳库活度指数(CAI)、碳库指数(CPI)和碳库管理指数(CPMI)来表征土壤团聚体碳库稳定性特征变化,计算公式如下[39],式中参照土壤为对照处理的农田。

$$CA = \mathrm{ROC}/\mathrm{SOC} - \mathrm{ROC} \quad (1)$$

$$\mathrm{CAI} = CA_G / CA_{FL} \quad (2)$$

$$\mathrm{CPI} = \mathrm{SOC}_G / \mathrm{SOC}_{FL} \quad (3)$$

$$\mathrm{CPMI} = \mathrm{CAI} \times \mathrm{CPI} \times 100 \quad 4)$$

式中,ROC 为土壤团聚体易氧化有机碳含量(g/kg);SOC 为土壤团聚体有机碳含量(g/kg);CA_G为不同恢复年限处理碳库活度,CA_{FL}为对照处理碳库活度;SOC_G为不同恢复年限处理有机碳含量(g/kg), SOC_{FL}为对照处理有机碳含量(g/kg)。

2.7 数据分析

使用 Excel 2016、SPSS 26.00、R-4.2.3 进行数据统计分析,所有数据的分布均采用 *Shapiro-Wilk* 检验,数据结果用平均数±标准误(M±SE)表示,变量服从正态分布,满足进一步方差分析的假设。使用 LSD 法(最小显著差异法)结合单因素方差分析(One-way ANOVA)进行数据处理检验同一指标在不同退耕年限和不同粒级间变化的差异性($P<0.05$);通过冗余分析、Pearson 相关分析及偏最小二乘模型分析,探究了土壤团聚体有机碳含量变化特征与土壤微生物之间的相互作用,并使用 Origin 2024、R-4.2.3 等软件进行绘图。

3　结果分析

3.1 退耕草地土壤团聚体各粒级占比、碳组分及碳库稳定性指数演变特征

如表 2,各退耕年限中,0.20—2 mm 粒级 SOC、ROC 均高于其他粒级,<0.053 mm 粒级 SOC、ROC 均小于其他粒级。此外,退耕 10a 草地中 *CA* 在 0.053—0.2 mm 粒级最大,退耕 20—50a 草地中均在 0.20—2 mm 粒级最大,各退耕年限草地 *CA* 均在<0.053 mm 粒级最小;退耕 10a 草地中 CAI 在 0.053—0.2 mm 粒级最大,退耕 40a 中在>2 mm 粒级最大,其余各退耕年限均在 0.20—2 mm 粒级最大,各退耕年限草地 CAI 均在<0.053 mm 粒级最小;CPI 在各退耕年限中均在>2 mm 粒级最大,退耕 10a、20a 草地中 CPI 在<0.053 mm 粒级最小,退耕 30a、50a 中在 0.053—0.2 mm 粒级最小,退耕 40a 中在 0.20—2 mm 粒级最小;退耕 10a 草地 CPMI 在 0.053—0.2 mm 粒级最大,退耕 20a 中在 0.20—2 mm 粒级最大,其余退耕年限草地均为>2 mm 粒级最大,且各退耕年限草地中 CPMI 均在<0.053 mm 粒级最小。

各粒级团聚体 SOC、ROC、CPI、CPMI 均随退耕年限的增加而呈现增长趋势,除 CPMI 的>2 mm 和 0.053—0.2 mm 两个粒级在退耕 20a 取得最小值外,SOC、ROC、CPI 的四个粒级及 CPMI 的 0.20—2 mm 粒级和<0.053 mm 粒级均在退耕 50 a 时最大,退耕 10 a 时最小。*CA* 在<0.053 mm 粒级随退耕年限的增加呈现下降的趋势,在退耕 10a 取得最大值 0.22,退耕 50a 取得最小值 0.11。除<0.053 mm 粒级,其余团聚体粒级随退耕年限的增加呈现先下降后上升的趋势,在退耕 10a 取得最大值,退耕 30a 取得最小值;CAI 在>2 mm 粒级中随退耕年限的增加呈现相对稳定的趋势;0.20—2 mm 粒级随退耕年限的增加呈现先下降后上升的趋势,在退耕 30a 取得最小值 0.70;0.053—0.2 mm 粒级随退耕年限的增加呈现下降趋势,在退耕 30a 取得最小值 0.55;<0.053 mm 粒级随退耕年限的增加呈现先下降后上升再下降的趋势,在退耕 50a 取得最小值 0.49。

表 2 退耕草地土壤团聚体碳组分及碳库稳定性指数演变特征

Table 2 Evolution characteristics of soil aggregate carbon composition and carbon pool stability index in farmland grassland

退耕年限 Restoration ages	粒级 Particle size	SOC Soil organic carbon/(g/kg)	ROC Readily oxidizable carbon/(g/kg)	*CA* Carbon activity	CAI Carbon activity index	CPI Carbon pool index	CPMI Carbon pool management index
10a	>2 mm	3.16±0.06Eb	0.57±0.02Db	0.22±0.01Ab	0.98±0.13Aa	1.49±0.05Ea	146.477±15.45Ca
	0.20—2 mm	3.44±0.1Ea	0.66±0.03Ea	0.22±0.01Aab	0.95±0.03Aa	1.48±0.09Ea	139.86±8.67Da
	0.053—0.20 mm	3.15±0.07Eb	0.66±0.02Ca	0.26±0.01Aa	1.11±0.10Aa	1.40±0.09Da	155.08±8.33Ca
	<0.053 mm	2.84±0.06Ec	0.52±0.02Cb	0.22±0.01Ab	0.95±0.10Aa	1.35±0.05Ea	127.58±10.08Ba
20a	>2 mm	4.15±0.09Dab	0.59±0.01Dc	0.17±0.00BCb	0.74±0.09Aa	1.96±0.05Da	145.36±15.67Cab
	0.20—2 mm	4.51±0.11Da	0.84±0.02Da	0.23±0.01Aa	0.92±0.05Aa	1.94±0.11Da	177.41±5.82Ca
	0.053—0.20 mm	4.35±0.27Dab	0.68±0.01Cb	0.19±0.02Bb	0.78±0.10Ba	1.93±0.17Ca	149.70±7.31Cab
	<0.053 mm	3.96±0.1Db	0.56±0.01Cc	0.17±0.01Bb	0.71±0.07Ba	1.88±0.07Da	133.30±8.97Bb
30a	>2 mm	6.36±0.06Ca	0.82±0.03Cb	0.15±0.01Cb	0.66±0.10Aa	3.01±0.07Ca	199.17±25.82BCa
	0.20—2 mm	6.52±0.08Ca	0.97±0.03Ca	0.18±0.01Ca	0.70±0.03Ca	2.80±0.10Ca	195.97±6.14Cab
	0.053—0.20 mm	6.29±0.1Ca	0.73±0.01Cc	0.13±0.00Cbc	0.55±0.05Ba	2.80±0.15Ba	153.75±6.74Cab
	<0.053 mm	6.23±0.17Ca	0.66±0.02Bc	0.12±0.01Cc	0.51±0.04Ca	2.96±0.07Ca	150.50±9.41Bb
40a	>2 mm	7.52±0.09Bab	1.11±0.05Bb	0.17±0.01BCa	0.78±0.11Aa	3.56±0.08Ba	275.79±35.11ABa
	0.20—2 mm	7.78±0.14Ba	1.24±0.03Ba	0.19±0.01BCa	0.76±0.05BCa	3.34±0.18Ba	252.81±5.43Bab
	0.053—0.20 mm	7.69±0.09Bab	0.97±0.03Bc	0.14±0.01Cb	0.61±0.06Bab	3.42±0.13Aa	206.29±13.30Bbc
	<0.053 mm	7.28±0.2Bb	0.80±0.01Ad	0.12±0.00Cb	0.53±0.02BCb	3.46±0.12Ba	182.66±7.58Ac
50a	>2 mm	8.73±0.21Aa	1.3±0.04Ab	0.17±0.00Bb	0.78±0.07Aab	4.13±0.16Aa	321.37±20.10Aa
	0.20—2 mm	8.8±0.18Aa	1.54±0.07Aa	0.21±0.01ABa	0.85±0.05ABa	3.78±0.11Aab	319.26±11.70Aa
	0.053—0.20 mm	8.3±0.26Aa	1.16±0.03Ac	0.16±0.01BCb	0.68±0.01Bb	3.69±0.05Ab	252.04±2.94Ab
	<0.053 mm	8.25±0.16Aa	0.84±0.02Ad	0.11±0.01Cc	0.49±0.04Cc	3.93±0.14Aab	190.07±10.51Ac

SOC:有机碳 soil organic carbon;ROC:易氧化有机碳 readily oxidizable carbon;*CA*:碳库活度 carbon activity;CAI:碳库活度指数 carbon activity index;CPI:碳库指数 carbon pool index;CPMI:碳库管理指数 carbon pool management index;图中大写字母表示不同退耕年限间同一粒级的显著性差异($P<0.05$),小写字母表示同一退耕年限内不同粒级间的显著性差异($P<0.05$)

如图 1,不同退耕年限土壤团聚体各粒级占比存在显著差异。在退耕 10a 中,>2 mm 粒级占比最大,其次是 0.053—0.20 mm 粒级,而在退耕 20—50a 中,均为 0.053—0.20 mm 粒级占比最大,其次是>2 mm 粒级。退耕 10—50a 中,<0.053 mm 粒级占比均最少。

3.2 不同退耕年限草地土壤团聚体微生物群落

如图 2,细菌群落组成中丰度较高的五个门类为变形菌门(*Proteobacteria*)、绿弯菌门(*Chloroflexi*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、拟杆菌门(*Gemmatimonadota*)和放线菌门(*Actinobacteriota*)。其中,除退耕 30a 草地外,其余各退耕年限草地各粒级间均以变形菌门为优势门,其次为放线菌门、酸杆菌门和绿弯菌门等。退耕 30a 草地中,>2 mm 粒级、0.053—0.2 mm 粒级和<0.053 mm 粒级中细菌以放线菌门为优势门,0.20—2 mm 粒级中以变形菌门为优势门。

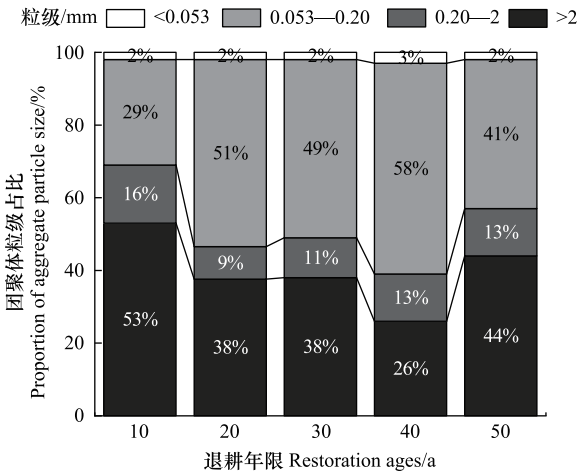

图 1 不同退耕年限土壤团聚体各粒级占比

Fig.1 Proportion of soil aggregates of different particle sizes in different years of returning farmland

如图 3,真菌群落组成中的相对丰度较高的优势门类包括子囊菌门(*Ascomycota*)、壶菌门(*Chytridiomycota*)、担子菌门(*Basidiomycota*)、未分类真菌(*unclassified_k__Fungi*)和被孢霉门(*Mortierellomycota*)。其中,退耕 10a、20a 草地各粒级真菌均以子囊菌门为优势门,退耕 30a 草地中,>2 mm 粒级真菌以子囊菌门为优势门,其余三个粒级真菌均以被孢霉门为优势门;退耕 40a 草地中,<0.053 mm 粒级中

以被孢霉门为优势门,其余三个粒级以子囊菌门为优势门;退耕 50a 草地中,0.20—2 mm 粒级中以子囊菌门为优势门,其余三个粒级均以被孢霉门为优势门。

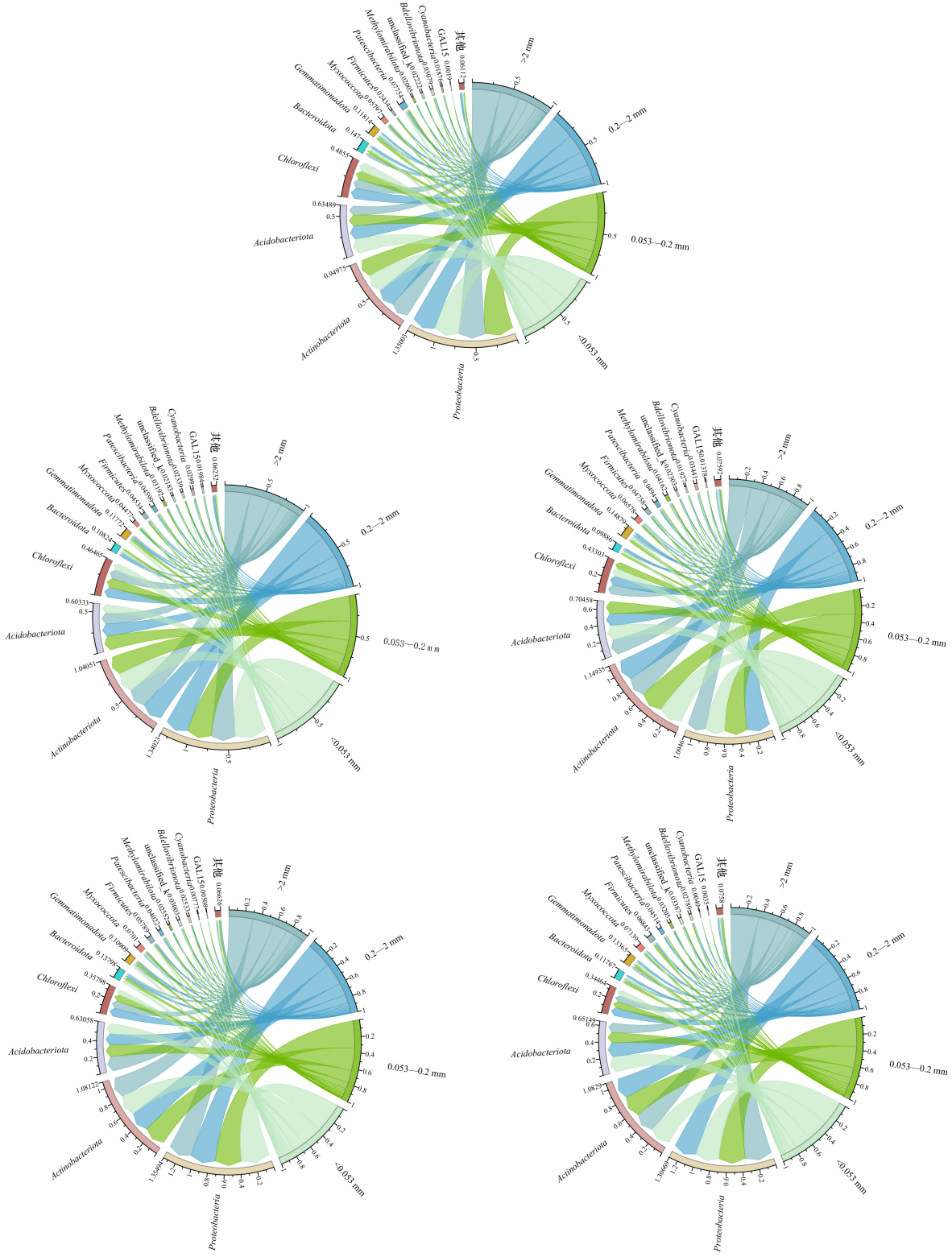

图 2　各退耕年限土壤团聚体细菌群落组成

Fig.2　Composition of soil aggregate bacterial communities in different years of returning farmland

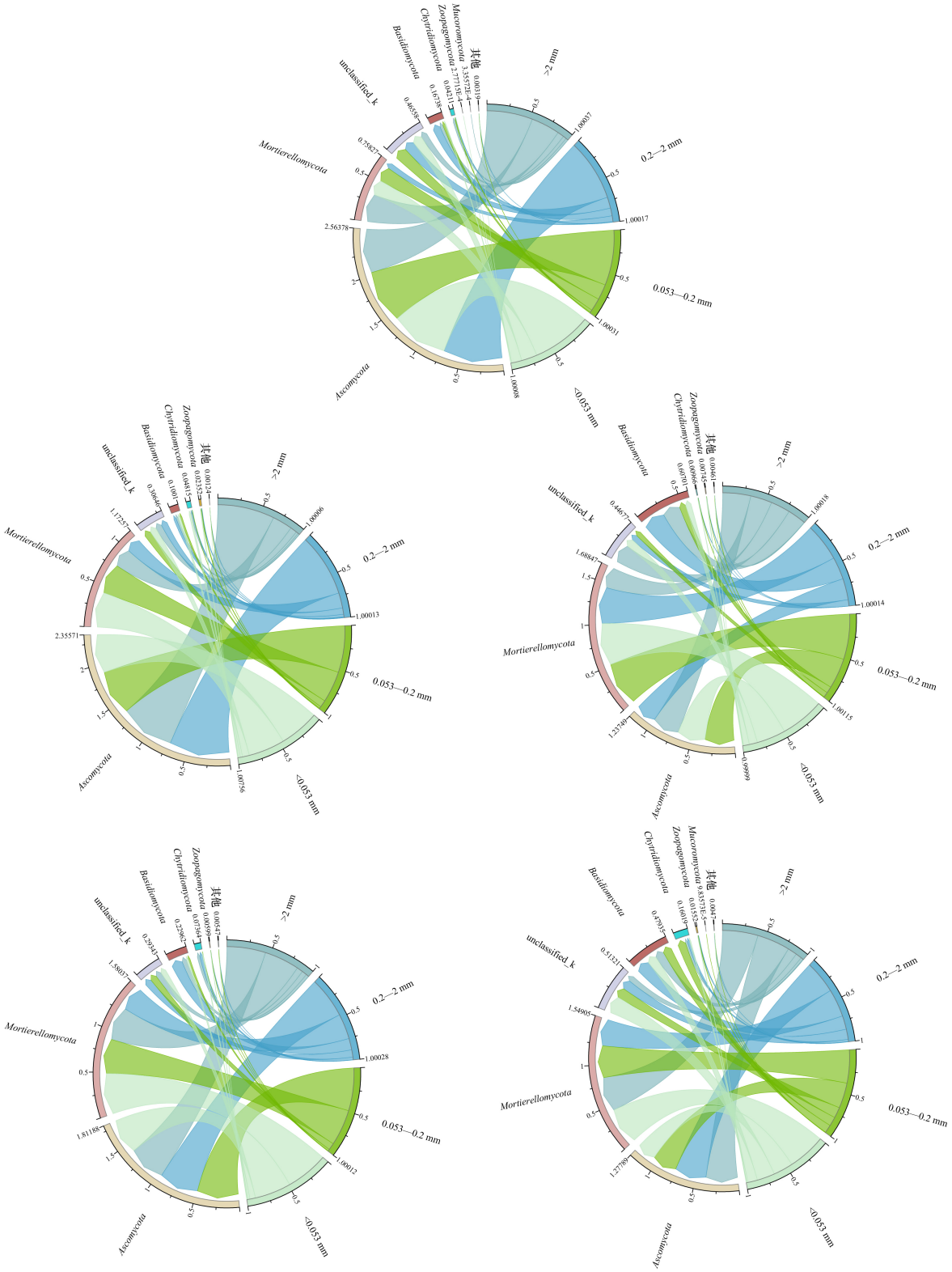

图 3　各退耕年限土壤团聚体真菌群落组成

Fig.3　Community composition of soil aggregate fungi in different years of returning farmland

Proteobacteria：变形菌门；*Acidobacteriota*：酸杆菌门；*Bacteroidota*：指拟杆菌门；*Actinobacteriota*：放线菌门；*Myxococcota*：黏细菌门；*Chloroflexi*：绿弯菌门；*Firmicutes*：厚壁菌门；*Patescibacteria*：髌骨菌门；*Gemmatimonadota*：芽单胞菌门；*Bdellovibrionota*：蛭弧菌门；*Cyanobacteria*：蓝细菌门；*Methylomirabilota*：甲基氧化菌门；GAL15：候选门；*Ascomycota*：子囊菌门；*Basidiomycota*：担子菌门；*Mortierellomycota*：被孢霉门；*Chytridiomycota*：壶菌门；*Mucoromycota*：毛霉门，*Zoopagomycota*：捕虫霉亚门；*unclassified_k__Bacteria*：未分类细菌；*unclassified_k__Fungi*：未分类真菌，从左到右排序依次为 10a、20a、30a、40a、50a

3.3　不同退耕年限草地土壤团聚体有机碳与土壤微生物群落组成耦合关系

如图 4,通过 mantal test 分析可见,在四个粒级中,细菌群落组成和真菌群落组成均与有机碳有显著相关性(P<0.05),其中,在>2 mm 粒级和 0.20—2 mm 粒级,细菌群落组成与有机碳呈极显著相关性(P<0.01)。在四个粒级中,真菌群落组成均与碳库活度有显著相关性(P<0.05),而细菌群落组成在>2 mm 粒级中与碳库活度无显著相关性(P>0.05)。除 0.2—2 mm 粒级中真菌群落组成与碳库指数无显著相关性(P>0.05),其余粒级中细菌和真菌群落组成均与碳库指数有显著相关性(P<0.05)。除>2 mm 粒级外,其余三个粒级中真菌群落组成均与碳库活度指数有显著相关性(P<0.05),而细菌群落组成只在 0.053—0.20 mm 粒级和<0.053 mm 粒级中与碳库活度指数有显著相关性(P<0.05)。此外,在 0.053—0.20 mm 粒级中细菌群落组成还与易氧化有机碳有显著相关性(P<0.05);在<0.053 mm 粒级中,细菌群落组成和真菌群落组成均与易氧化有机碳呈极显著相关(P<0.01),与碳库管理指数呈显著相关性(P<0.05)。

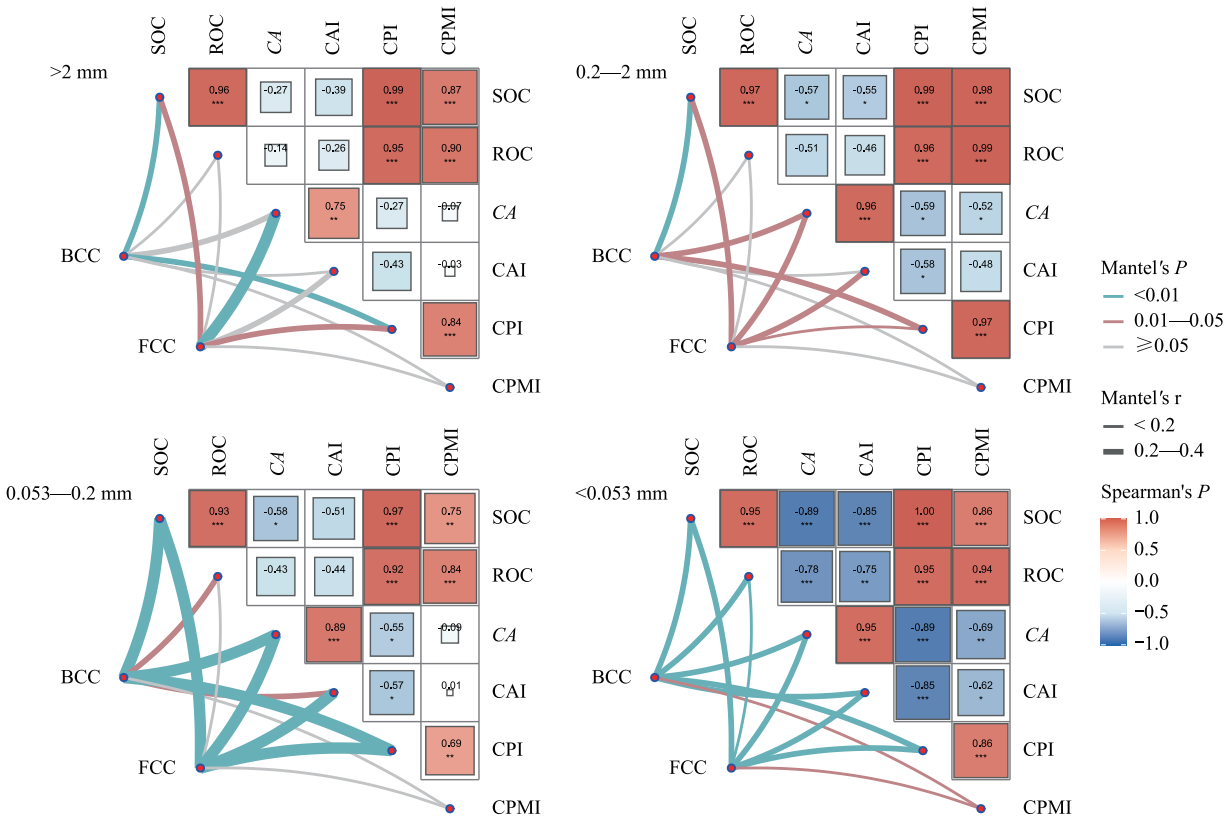

图 4　不同退耕年限草地土壤团聚体微生物群落组成与有机碳及碳库稳定性指数相关性分析

Fig.4　Correlation analysis between microbial community composition of soil aggregates and organic carbon and carbon pool stability index in grasslands with different years of returning farmland

SOC:有机碳 soil organic carbon;ROC:易氧化有机碳 readily oxidizable carbon;*CA*:碳库活度 carbon activity;CPI:碳库指数 carbon pool index;CAI:碳库活度指数 carbon activity index;CPMI:碳库管理指数 carbon pool management index;BCC:细菌群落组成 bacterial community composition;FCC:真菌群落组成 fungal community composition

如图 5,使用冗余分析探究不同粒级土壤团聚体微生物群落组成与土壤团聚体有机碳的相关性,在>2 mm 粒级中,厚壁菌门是影响土壤团聚体有机碳最主要的因子,对土壤团聚体有机碳及碳库指数的解释度为 56.9%,其次为蛭弧菌门和绿弯菌门,解释度分别为 6.9%和 4.8%;在 0.20—2 mm 粒级中,绿弯菌门是影响土壤团聚体有机碳最主要的因子,对土壤团聚体有机碳及碳库指数的解释度为 58.2%,其次为未分类细菌和子囊菌门,解释度分别为 29.7%和 8.9%;在 0.053—0.20 mm 粒级中,厚壁菌门是影响土壤团聚体有机碳最主要的因子,对土壤团聚体有机碳及碳库指数的解释度为 37.0%,其次为壶菌门和芽单胞菌属,解释度分别为 32.

1%和 10.4%;在<0.053 mm 粒级中,未分类细菌是影响土壤团聚体有机碳最主要的因子,对土壤团聚体有机碳及碳库指数的解释度为 67.1%,其次为绿弯菌门和酸杆菌门,解释度分别为 19.6%和 8.3%。

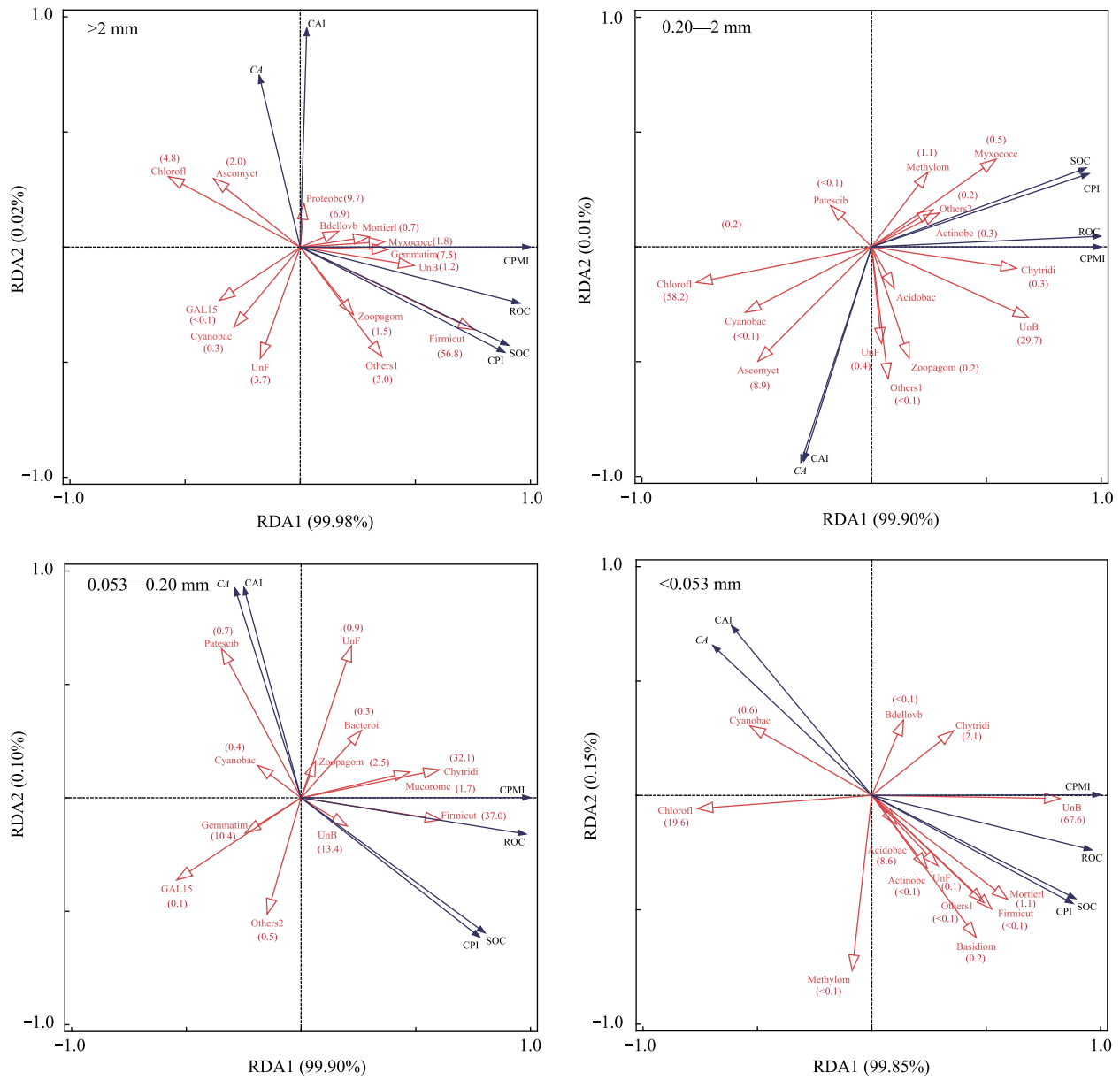

图 5 各粒级土壤团聚体微生物群落组成与碳组分及碳库稳定性指数冗余分析

Fig.5 Redundancy analysis of carbon composition and carbon pool stability index of soil aggregates at different particle sizes and microbial community composition

SOC:有机碳 soil organic carbon;ROC:易氧化有机碳 readily oxidizable carbon;*CA*:碳库活度 carbon activity;CPI:碳库指数 carbon pool index;CAI:碳库活度指数 carbon activity index;CPMI:碳库管理指数 carbon pool management index;*Proteobc*:变形菌门 *Proteobacteria*;*Acidobac*:酸杆菌门 *Acidobacteriota*;*Bacteroi*:指拟杆菌门 *Bacteroidota*;*Actinobc*:放线菌门 *Actinobacteriota*;*Myxococc*:黏细菌门 *Myxococcota*;*Chlorofl*:绿弯菌门 *Chloroflexi*;*Firmicut*:厚壁菌门 *Firmicutes*;*Patescib*:髌骨菌门 *Patescibacteria*;*Gemmatim*:芽单胞菌门 *Gemmatimonadota*;*Bdellovib*:蛭弧菌门 *Bdellovibrionota*;*Cyanobac*:蓝细菌门 *Cyanobacteria*;*Methylom*:甲基氧化菌门 *Methylomirabilota*;GAL15:候选门;*Ascomyct*:子囊菌门 *Ascomycota*;*Mortierl*:被孢霉门 *Mortierellomycota*;*Chytridi*:壶菌门 *Chytridiomycota*;*Mucoromc*:毛霉门 *Mucoromycota*;*Zoopagom*:捕虫霉亚门 *Zoopagomycota*;*UnB*:未分类细菌 *unclassified_k__Bacteria*;*UnF*:未分类真菌 *unclassified_k__Fungi*,图中括号内数字代表不同微生物对于土壤团聚体有机碳及碳库指数的解释度

如图 6,据偏最小二乘模型显示,在四个粒级中草地退耕年限均对细菌群落组成和真菌群落组成有显著相关性,且草地退耕年限在四个粒级中均可通过正向调节易氧化有机碳及碳库稳定性指数,进而影响土壤团

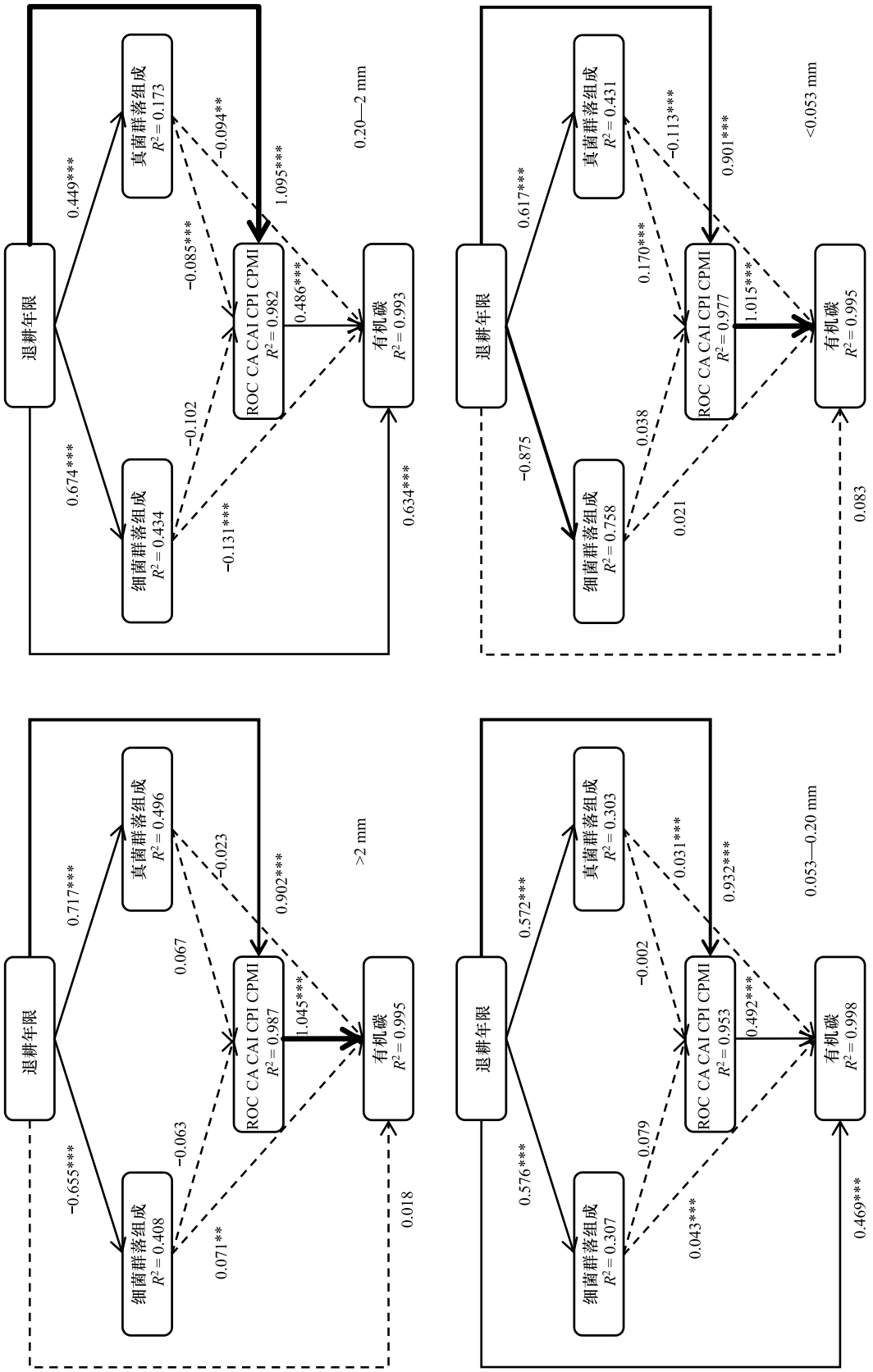

图6 不同退耕年限草地土壤团聚体微生物群落组成与有机碳及碳库稳定性指数偏最小二乘模型分析

Fig.6 Partial least squares model analysis of microbial community composition and organic carbon and carbon pool stability index of grassland soil aggregates with different years of returning

***表示$P<0.01$, **表示$P<0.05$

聚体有机碳含量。此外,在>2 mm 粒级中,草地退耕年限负调节细菌群落组成,细菌群落组成又进一步影响有机碳含量;在 0.20—2 mm 粒级中,草地退耕年限正向调节真菌群落组成,真菌群落组成又进一步影响易氧化有机碳和碳库稳定性指数,易氧化有机碳和碳库稳定性指数正向调节有机碳含量。同时,细菌群落组成和真菌群落组成均负调节有机碳含量;在 0.053—0.2 mm 粒级中,草地退耕年限正向调节细菌、真菌群落组成,细菌群落组成和真菌群落组成又进一步影响有机碳含量;在<0.053 mm 粒级中,草地退耕年限负调节真菌群落组成,真菌群落组成又进一步影响有机碳含量。

4 讨论

4.1 不同退耕年限中土壤团聚体有机碳含量及碳库稳定性指数的变化特征

草地退耕过程中,土壤团聚体有机碳含量发生显著变化。本研究结果显示土壤团聚体有机碳含量随退耕年限呈增加趋势,在退耕 50a 取得最大值(表 2),这与土壤全土有机碳含量变化趋势相一致(表 1)。这主要归因于草地退耕促进了草地植被的恢复,地上植被的增多使得植被凋落物和根系生物量也随退耕年限的延长而增加,植被将碳归还于土壤,土壤团聚体有机碳含量增加[30]。同时,植被根系随退耕年限不断丰富还可以改善土壤结构,增强土壤团聚体的稳定性,有助于发挥土壤团聚体对于有机碳的保护作用,进一步促进土壤团聚体有机碳含量的增加[40]。此外,土壤结构的改善还使团聚体内部孔隙的复杂性增强,形成局部缺氧环境,抑制了需氧微生物的活性,进而减缓了有机碳的分解速率,促进有机碳的长期积累[41]。各退耕年限中,0.20—2 mm 粒级团聚体有机碳、易氧化有机碳含量均高于其他粒级,<0.053 mm 粒级团聚体有机碳、易氧化有机碳含量均小于其他粒级(表 2)。这是由于 0.20—2 mm 粒级中黏粒、微生物分泌物和菌丝等胶结物质可形成稳定的孔隙结构,进而限制氧气和水分扩散,降低了有机碳的分解速率[42]。同时,植物根系在生长过程中会直接促进 0.2—2 mm 粒级团聚体的形成[41],并将新的有机质包裹在团聚体内部,进一步增加该粒级中有机碳和易氧化有机碳含量。而<0.053 mm 粒级团聚体表面积大,可通过化学吸附与矿物紧密结合,形成长期稳定的矿物-有机复合体,然而因为这部分来源主要是高度分解的腐殖质,而非新鲜有机质,其中有机碳和易氧化有机碳含量较少[43]。同时,<0.053 mm 粒级团聚体结构松散,有机碳易暴露于土壤孔隙中而被分解,导致有机碳及易氧化有机碳残留量较低[44],且在退耕 10—50a 中,<0.053 mm 粒级始终占土壤团聚体百分比最少(图 1),这也会影响该粒级中有机碳含量。此外,有机碳作为带电胶体,有着粘结土壤团聚体的重要作用,可以将小粒级团聚体粘结呈粒级较大的团聚体,且草地生态系统的有机质以根系为主,而根系更倾向于通过菌根真菌等途径促进较大粒级的团聚体的形成,而非直接与黏粉粒结合[45]。

CPMI 表征土壤碳库质量、活性和稳定性,CPMI 值越高,说明土壤碳库质量在改善[46]。本研究中,CPMI 随退耕年限的增加呈上升趋势(表 2),说明随着退耕年限的增加,土壤团聚体碳库稳步恢复,且各退耕年限中 CPMI 随粒级的减小呈下降趋势,说明大粒级团聚体碳库质量更好,小粒级团聚体碳库恢复程度小于大粒级团聚体。

4.2 不同退耕年限中土壤团聚体微生物群落组成的动态变化特征

草地退耕过程中土壤团聚体各粒级微生物群落组成存在差异。就细菌群落而言,除退耕 30a 草地,其余各退耕年限草地各粒级间均以变形菌门为优势门(图 2),这是由于变形菌门作为细菌中最大、种类最多的一个门,具有广泛的生态分布范围和较强的环境适应能力,能够适应团聚体内不同氧化还原梯度[47],且变形菌门可以分泌胞外多糖包裹自身细胞,抵御团聚体内干湿交替引起的渗透胁迫[48]。同时,变形菌门的相对丰度与土壤有机质含量显著相关[49],通常认为,变形菌门与土壤有机碳含量呈正相关关系。退耕 30a 草地中,>2 mm 粒级、0.053—0.2 mm 粒级和<0.053 mm 粒级中细菌以放线菌门为优势门,0.20—2 mm 粒级中以变形菌门为优势门(图 2)。这可能是由于放线菌门作为典型的寡营养性微生物[50],更适宜在土壤较为贫瘠的环境中生存,不适宜在土壤有机碳含量较高的环境中生存,而上述结果表明 0.20—2 mm 粒级团聚体有机碳含量较高(表 2),因而放线菌门生存受限,活性下降,相对丰度较低[51]。同时,在<0.2 mm 粒级中,因为团聚体结构致

密导致氧气扩散受限,有机碳已高度腐质化,形成以复杂芳香族化合物为主的碳库[41,52],更适合放线菌代谢。且随着腐殖化进程,碳源逐渐转向顽固形式,触发微生物群落从 r 策略向 k 策略过渡,放线菌逐渐取代变形菌[53]。真菌在退耕 10a、20a 草地各粒级中均以子囊菌门为优势门,这是由于退耕初期,草地植被恢复过程中产生大量新鲜凋落物和根系分泌物,而子囊菌门真菌具有强大的酶系统,能够分解植物残体中的复杂有机物,适应退耕初期大量凋落物和根系残体的输入[54]。同时,退耕初期土壤结构尚未完全恢复,团聚体孔隙较大,氧气供应充足,适合好氧性子囊菌的生长,且子囊菌对 pH 的适应范围较广,能够耐受退耕初期土壤 PH 的波动[55]。此外,子囊菌与变形菌门细菌能够形成功能耦合,通过分解复杂有机物释放简单碳源,支持细菌生长,同时细菌代谢产物反馈促进真菌活动,因而在退耕初期,子囊菌门和变形菌门的占比都较高[56]。而在退耕后期,部分粒级中出现以被孢霉门为优势门的现象(图 3),这是由于退耕 30a、40a 及 50a 新鲜凋落物和根系分泌物的输入相对减少,土壤碳库逐渐转向以腐殖质和矿物结合碳为主[52],复杂有机物在团聚体中积累。被孢霉菌门真菌具有较强的寡营养适应能力,擅长利用低浓度碳源,适应退耕后期土壤中易分解碳源减少的情况。同时,被孢霉菌门通过厚垣孢子耐受干旱、低温等胁迫,适应退耕后期土壤微环境的波动。且退耕后期团聚体结构趋于致密,孔隙度降低,氧气扩散受限,被孢霉菌的兼性厌氧特性使其在微氧环境中占据优势。此外,被孢霉菌还可以与放线菌门形成功能耦合,促进双方活动,因而在退耕后期,较多粒级团聚体真菌以被孢霉门为优势门[57]。

4.3　草地退耕过程中土壤团聚体微生物群落组成对于有机碳含量及碳库稳定性的影响

草地退耕过程中不同粒级团聚体微生物群落组成对于有机碳含量的作用不尽相同。通过 mantal test 发现在>2 mm 粒级和 0.20—2 mm 粒级中,细菌群落与有机碳的相关性要高于真菌群落,而在 0.053—0.2 mm 和 <0.053 mm 粒级,细菌群落和真菌群落对于有机碳的相关性都极为显著(图 4)。这是由于在>0.2 mm 粒级团聚体主要截留未完全分解的植物残体,这些新鲜有机质是细菌,尤其是变形菌门和放线菌门的主要碳源,细菌通过高代谢速率快速利用这些易分解碳,其群落组成与有机碳含量直接相关[58]。同时,草地植被的根系活动持续向大团聚体输入新鲜碳源,细菌群落能够快速增值和代谢来响应碳输入的变化,形成“碳-细菌”正反馈,且细菌通过分泌胞外酶快速分解简单碳源,其群落组成与有机碳含量的变化高度同步,而真菌则是通过分解复杂碳源参与有机碳的长期积累,其代谢过程较慢,对新鲜碳输入的响应滞后,导致其群落组成与有机碳含量的相关性较弱[59]。在<2 mm 粒级团聚体中有机碳主要来源于腐殖质和矿物结合碳,需要细菌和真菌协同分解[21,60—61]。此外,在<2 mm 粒级团聚体中,细菌和真菌通过代谢互补,可形成紧密的功能耦合,因此其群落组成对有机碳含量的响应趋于一致。同时结合偏最小二乘模型分析发现,在<0.053 mm 粒级团聚体中,真菌群落组成通过影响碳库稳定性指数对有机碳含量起主要作用(图 6)。这可能是因为在<0.053 mm 粒级团聚体中的有机碳主要来源于高度腐质化的有机物和矿物结合碳,这些碳源化学结构复杂,难以被细菌直接利用,而真菌能够分泌多种氧化酶,能够分解这些顽固碳源[62],短期内可能降低稳定性指数。但长期来看,其代谢产物可与矿物重新结合,形成更稳定的有机-矿物复合体。且真菌在低碳环境中仍能维持活性,而细菌活性下降[55],真菌菌丝表面的羧基、酚羟基等官能团与粉黏粒矿物通过配体交换结合,进一步固定有机碳,提高碳库稳定性指数。此外,偏最小二乘模型分析表明,在 0.20—2 mm 粒级中,真菌也与碳库稳定性指数有显著相关关系,并通过影响碳库稳定性指数来进一步影响土壤团聚体有机碳含量(图 6)。这是因为在 0.20—2 mm 粒级中,既富含植物残体和新输入的根系分泌物,也包含部分被包裹的复杂碳,真菌通过促进腐殖化过程将易分解碳转化为胡敏酸等稳定形态,直接提升碳库稳定性指数。

在>2 mm 及 0.053—0.20 mm 团聚体中,厚壁菌门对土壤团聚体有机碳含量有显著正效应;在 0.20—2 mm 粒级中,绿弯菌门是影响土壤团聚体有机碳的关键因子(图 5)。厚壁菌门作为土壤细菌群落组成的重要组成部分,能够参与土壤碳循环。厚壁菌门中的部分类群能够分泌纤维素酶和半纤维素酶,分解植物残体中的结构性多糖,释放可溶性碳源,促进有机碳的积累[63]。同时,在 0.053—0.20 mm 粒级中,厚壁菌门可与放线菌门协同分解复杂有机物,促进碳的稳定性[64]。绿弯菌门的相对丰度与土壤团聚体有机碳呈负相关,这是因为

绿弯菌门具有较强的分解能力,能够分解有机碳,同时,在厌氧微环境中,绿弯菌可以与产甲烷菌形成功能耦合,将有机碳转化为 CH_4[65],进一步导致有机碳流失。

5 结论

(1)黄土丘陵区草地退耕过程中土壤团聚体有机碳含量随退耕年限的增加呈增加趋势,在退耕 50a 含量达到最大值。各粒级中,0.20—2 mm 粒级团聚体有机碳含量最高,<0.053 mm 粒级团聚体有机碳含量最低。

(2)草地退耕过程中 CPMI 随退耕年限的增加呈上升趋势,在退耕 50a 取得最大值。各退耕年限中 CPMI 随粒级的减小呈下降趋势。

(3)草地退耕过程中土壤团聚体各粒级微生物群落组成存在差异,其中细菌群落组成门水平相对丰度前五的物种为变形菌门、放线菌门、酸杆菌门、绿弯菌门和拟杆菌门,真菌群落组成门水平相对丰度前五的物种为子囊菌门、被孢霉门、未分类真菌、担子菌门及壶菌门。

(4)草地退耕过程中不同粒级团聚体细菌、真菌群落组成对于有机碳含量的作用有所不同,在>2 mm 团聚体中主要是细菌起主要作用,在 0.20—2 mm 及 0.053—0.2 mm 团聚体中细菌和真菌共同其作用,而在<0.053 mm 团聚体中,则是真菌群落组成起主要作用。

(5)草地退耕过程中各粒级团聚体内影响有机碳含量变化的主要微生物种类存在差异,在>2 mm 及 0.053—0.20 mm 团聚体中,厚壁菌门对土壤团聚体有机碳含量有显著正效应;在 0.20—2 mm 粒级中,绿弯菌门是影响土壤团聚体有机碳的关键因子;在<0.053 mm 粒级中,未分类细菌则是影响土壤团聚体有机碳含量最主要的因子。

参考文献(References):

[1] 肖国举, 李秀静, 郭占强, 胡延斌, 王静. 贺兰山东麓土壤有机碳对玉米生长发育及水分利用的影响. 生态环境学报, 2022, 31(9): 1754-1764.

[2] 王兴, 钟泽坤, 王佳懿, 简俊楠, 杨改河, 任成杰, 韩新辉. 黄土高原撂荒草地土壤碳库对两年增温增雨的响应. 土壤学报, 2023, 60(2): 523-534.

[3] 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(2): 115-122.

[4] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. Nature Microbiology, 2017, 2(8): 6.

[5] Qin S, Kou D, Mao C, Chen Y, Chen L, Yang Y. Temperature sensitivity of permafrost carbon release mediated by mineral and microbial properties. Science Advances, 2021, 7(32): 11.

[6] Tisdall J M, Oades J M. Organic matter and water-stable aggregates in soils. Journal of Soil Science, 1982, 33(2): 141-163.

[7] Trivedi P, Rochester I J, Trivedi C, Van Nostrand J D, Zhou J, Karunaratne S, Anderson I C, Singh B K. Soil aggregate size mediates the impacts of cropping regimes on soil carbon and microbial communities. SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY, 2015,91(12): 169-181.

[8] Xue Z, Zhou Z, An S. Changes in the soil microbial communities of different soil aggregations after vegetation restoration in a semiarid grassland, China. Soil Ecology Letters, 2020, 2(3): 6-21.

[9] 李德成, 张桃林. 中国土壤颗粒组成的分形特征研究. 土壤与环境, 2000,9(4): 263-265.

[10] 刘亚龙, 王萍, 汪景宽. 土壤团聚体的形成和稳定机制:研究进展与展望. 土壤学报, 2023, 60(3): 627-643.

[11] 郑晒坤, 夏菲, 魏巍, 王敬龙, 杨彩红, 王军强, 薛云尹, 石昊, 吴皓阳, 冉林灵, 严双, 姜晓敏. 草地土壤团聚体与有机碳固存关系研究进展. 西藏农业科技, 2024, 46(4): 57-60.

[12] Blanco-Canqui H, Lal R. Mechanisms of Carbon Sequestration in Soil Aggregates. Critical Reviews In Plant Sciences, 2004, 23(6): 481-504.

[13] Six J, Elliott E T, Paustian K. Soil structure and soil organic matter : II . A normalized stability index and the effect of mineralogy. Soil Science Society Of America Journal, 2000, 64(3): 1042-1049.

[14] Dexter A R. Advances in characterization of soil structure. SOIL & TILLAGE RESEARCH, 1988, 11(3-4): 199-238.

[15] Witzgall K, Vidal A, Schubert D I, Hschen C, Mueller C W. Particulate organic matter as a functional soil component for persistent soil organic carbon. Nature Communications, 2021, 12(1): 4115.

[16] 刘恩科, 赵秉强, 梅旭荣, H Bing-So, 李秀英, 李娟. 不同施肥处理对土壤水稳定性团聚体及有机碳分布的影响. 生态学报, 2010, 30(4): 1035-1041.

[17] Wang Y, Qiang J I, Shuai L, Han-Yin S, Xu-Dong W. Effects of Tillage Practices on Water-stable Aggregation and Aggregate-associated Organic C in Soils. Journal of Agro-Environment Science, 2012, 31(5): 942-949.
[18] 马原, 刘秀春, 陈丽楠, 郑利国. 果园土壤团聚体固碳机制及其保护措施研究进展. 北方园艺, 2025,48(3): 129-134.
[19] Sessitsch A, Weilharter A, Gerzabek M H, Kirchmann H, Kandeler E. Microbial population structures in soil particle size fractions of a long-term fertilizer field experiment. Applied And Environmental Microbiology, 2001, 67(9): 4215-4224.
[20] 蒲浩, 罗红燕. 土壤团聚体对土壤微生物群落影响的研究进展. 江西农业学报, 2024, 36(5): 66-71.
[21] Cotrufo M F, Wallenstein M D, Boot C M, Denef K, Paul E. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization : do labile plant inputs form stable soil organic matter ? GLOBAL CHANGE BIOLOGY, 2013, 19(4): 988-995.
[22] Dorodnikov M, Blagodatskaya E, Blagodatsky S, Fangmeier A, Kuzyakov Y. Stimulation of r-vs . K-selected microorganisms by elevated atmospheric CO2 depends on soil aggregate size. Fems Microbiology Ecology, 2009, 69(1): 43-52.
[23] Mummey D, Holben W, Six J, Stahl P. Spatial stratification of soil bacterial populations in aggregates of diverse soils. MICROBIAL ECOLOGY, 2006, 51(3): 404-411.
[24] 李娜, 韩晓增, 尤孟阳, 许玉芝. 土壤团聚体与微生物相互作用研究. 生态环境学报, 2013, 22(9): 1625-1632.
[25] Teng Z, Zhu Y, Li M, Whelan M J. Microbial community composition and activity controls phosphorus transformation in rhizosphere soils of the Yeyahu Wetland in Beijing, China. Science of the Total Environment, 2018, 628-629: 1266-1277.
[26] Li C, Li Y, Xie J, Liu Y, Wang Y, Liu X. Accumulation of organic carbon and its association with macro-aggregates during 100 years of oasis formation. Catena, 2019, 172: 770-780.
[27] Degens B, Sparling G. Changes in aggregation do not correspond with changes in labile organic C fractions in soil amended with 14C-glucose. Soil Biology & Biochemistry, 1996, 28(4-5): 453-462.
[28] Mann C, Lynch D, Fillmore S, Mills A. Relationships between field management, soil health, and microbial community composition. Applied Soil Ecology, 2019, 144: 12-21.
[29] Rastetter E B, Kling G W, Shaver G R, Crump B C, Gough L, Griffin K L. Ecosystem Recovery from Disturbance is Constrained by N Cycle Openness, Vegetation-Soil N Distribution, Form of N Losses, and the Balance Between Vegetation and Soil-Microbial Processes. Ecosystems,2020, 23(5): 1-19.
[30] 阿合江·赛力克, 孙琳, 王绒, 余舟昌, 刘育书, 郝洪剑, 田兴芳, 周荣磊, 张伟. 黄土丘陵区恢复草地土壤团聚体组成及全氮分布特征. 生态学报, 2023, 43(24): 10065-10080.
[31] Deng L, Wang G, Liu G, Shangguan Z. Effects of age and land-use changes on soil carbon and nitrogen sequestrations following cropland abandonment on the Loess Plateau, China. Ecological Engineering, 2016, 90: 105-112.
[32] 李依璇. 黄土高原植被覆盖度变化特征及其影响因素[D]. 北京: 北京林业大学, 2021.
[33] 刘涵宇, 刘颖异, 张琦, 封伦, 高起乾, 任成杰, 韩新辉. 黄土高原次生林演替过程土壤有机碳库及其化学组成响应特征. 环境科学, 2023, 44(4): 2275-2282.
[34] 李文杰, 张祯皎, 赵雅萍, 许淼平, 任成杰, 杨改河, 冯永忠, 任广鑫, 王晓娇, 韩新辉. 刺槐林恢复过程中土壤微生物碳降解酶的变化及与碳库组分的关系. 环境科学, 2022, 43(2): 1050-1058.
[35] 董凌勃, 海旭莹, 汪晓珍, 邓蕾, 李斌斌, 刘玉林, 李继伟, 李妙宇, 吕文文, 上官周平. 黄土高原退耕还草地植物群落动态对生态系统碳储量的影响. 生态学报, 2020, 40(23): 8559-8569.
[36] 郑伟. 土壤水稳性团聚体微生物组样品制备方法. 生物工程学报, 2021, 37(5): 2003601.
[37] 鲍士旦. 土壤农化分析第 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 30-38.
[38] 刘合明, 杨志新, 刘树庆. 不同粒径土壤活性有机碳测定方法的探讨. 生态环境, 2008, 17(5): 2046-2049.
[39] 谢雪, 鲁艳红, 廖育林, 聂军, 张江林, 孙玉桃, 曹卫东, 高雅洁. 紫云英与稻草还田替代部分化肥对双季稻产量和土壤活性有机碳的影响. 中国农业科学, 2023, 56(18): 3585-3598.
[40] 彭新华, 张斌, 赵其国. 红壤侵蚀裸地植被恢复及土壤有机碳对团聚体稳定性的影响. 生态学报,2003,23(10):2176-2183.
[41] Six J, Bossuyt H, Degryze S, Denef K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. Soil & Tillage Research, 2004, 79(1): 7-31.
[42] 刘新坤, 孙盛凯, 段霄汉, 崔冬梅, 张婷婷, 崔纪超, 朱旭毅, 韩惠芳. 耕作方式对土壤团聚体微生物及有机碳矿化的影响研究进展及展望. 中国农学通报, 2023, 39(7): 88-94.
[43] Koegel-Knabner I, Guggenberger G, Kleber M, Kandeler E, Kalbitz K, Scheu S, Eusterhues K, Leinweber P. Organo-mineral associations in temperate soils : Integrating biology, mineralogy, and organic matter chemistry. JOURNAL OF PLANT NUTRITION AND SOIL SCIENCE, 2008, 171(1): 61-82.
[44] Chenu C, Le Bissonnais Y, Arrouays D. Organic matter influence on clay wettability and soil aggregate stability. Soil Science Society of America Journal, 2000, 64(4): 1479-1486.
[45] Turner D P, Jacobson A R, Ritts W D, Wang W L, Nemani R. A large proportion of North American net ecosystem production is offset by

emissions from harvested products, river/stream evasion, and biomass burning. GLOBAL CHANGE BIOLOGY, 2013, 19(11): 3516-3528.

[46] 褚俊智, 沈育伊, 牟芝熠, 毛馨月, 黄科朝, 张德楠, 滕秋梅, 孙英杰, 吕仕洪, 徐广平. 生物炭施用对桂北桉树人工林土壤碳库管理指数及有机碳化学结构的影响. 环境科学,2024,45(3):1-22.

[47] Woese C R, Kandler O M L, Wheelis M L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1990, 87(12): 4576-4579.

[48] Balows A, Trüper H G, Dworkin M, Harder W, Schleifer K H, Balows A. The Prokaryotes: A Handbook on the Biology of Bacteria: Ecophysiology, Isolation, Identification, Applications. 2nd ed. New York: Springer-Verlag, 1992:2215-2221.

[49] Lv X, Yu J, Fu Y, Ma B, Qu F, Ning K, Wu H. A Meta-Analysis of the Bacterial and Archaeal Diversity Observed in Wetland Soils. Scientific World Journal, 2014: 12.

[50] Razgour O, Juste J, Ibanez C, Kiefer A, Rebelo H, Puechmaille S J, Arlettaz R, Burke T, Dawson D A, Beaumont M, Jones G. The shaping of genetic variation in edge-of-range populations under past and future climate change. ECOLOGY LETTERS, 2013, 16(10): 1258-1266.

[51] 白晓雄, 李妍, 胡斯乐, 董立国, 张敏, 王迎, 余旋. 林龄对刺槐人工林土壤团聚体、有机碳和细菌群落的影响. 生态学报, 2024, 44(12): 5259-5268.

[52] Schmidt M W I, Torn M S, Abiven S, Dittmar T, Guggenberger G, Janssens I A, Kleber M, K Gel-Knabner I, Lehmann J, Manning D A C. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. NATURE, 2011, 478(7367): 49-56.

[53] Johannes R, Erland B. Growth of saprotrophic fungi and bacteria in soil. Fems Microbiology Ecology, 2011, 78(1): 17-30.

[54] Osono T. Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. Ecological Research, 2007, 22(6): 955-974.

[55] Rousk J, Baath E, Brookes P C, Lauber C L, Lozupone C, Caporaso J G, Knight R, Fierer N. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. ISME Journal, 2010, 4(10): 1340-1351.

[56] Pii Y, Mimmo T, Tomasi N, Terzano R, Cesco S, Crecchio C. Microbial interactions in the rhizosphere: beneficial influences of plant growth-promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process. Biology And Fertility Of Soils, 2015, 51(4): 403-415.

[57] Leprich D J, Flood B E, Schroedl P R, Ricci E, Marlow J J, Girguis P R, Bailey J V. Sulfur bacteria promote dissolution of authigenic carbonates at marine methane seeps. ISME Journal, 2021, 15(7): 2043-2056.

[58] Schimel J P, Schaeffer S M. Microbial control over carbon cycling in soil. Frontiers in Microbiology, 2012, 3: 348.

[59] 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.

[60] Lehmann J, Hansel C M, Kaiser C, Kleber M, Maher K, Manzoni S, Nunan N, Reichstein M, Schimel J P, Torn M S, Wieder W R, Koegel-Knabner I. Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity. Nature Geoscience, 2020, 13(8): 529-534.

[61] Kallenbach C M, Frey S D, Grandy A S. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. Nature Communications, 2018, 9: 1.

[62] Six J, Feller C, Denef K, Ogle S M, Albrecht A. Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils-Effects of no-tillage. Agronomie, 2002, 22(7): 755-775.

[63] Berlemont R, Martiny A C. Phylogenetic Distribution of Potential Cellulases in Bacteria. Applied And Environmental Microbiology, 2013, 79(5): 1545-1554.

[64] Meng Q, Xu X, Zhang W, Men M, Xu B, Deng L, Bello A, Jiang X, Sheng S, Wu X. Bacterial community succession in dairy manure composting with a static composting technique. Canadian Journal Of Microbiology, 2019, 65(6): 436-449.

[65] Weiss M C, Sousa F L, Mrnjavac N, Neukirchen S, Roettger M, Nelson-Sathi S, Martin W F. The physiology and habitat of the last universal common ancestor. Nature Microbiology, 2016, 1(9): 8.