

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[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (3): 546-553

Bao HY, Li Y, Deng XZ, Li LH, Zhaqiong BR, Chen SY, Lei YB, Sun G. Effects of different root exudates and plant litter input on soil microbial enzyme activities and residues in alpine desertified grassland [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2023, 29 (3): 546-553

根系分泌物和凋落物对高寒沙化草地土壤微生物的影响

包寒阳^{1,2} 李杨² 邓先智² 李露航² 扎琼巴让³ 陈仕勇⁴ 类延宝² 孙庚^{2✉}

¹西南民族大学青藏高原研究院 成都 610041

²中国-克罗地亚生物多样性和生态系统服务“一带一路”联合实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 中国科学院成都生物研究所 成都 610041

³扎琼仓生态文化交流中心 若尔盖 747205

⁴西南民族大学畜牧兽医学院 成都 610041

摘要 根系分泌物和植物凋落物的输入显著改变土壤微生物和土壤碳循环。为探究不同浓度和多样性的根系分泌物以及不同质量的凋落物输入对高寒沙化草地土壤微生物及其残体的影响, 人工添加不同碳浓度(0.5 g/kg、1 g/kg)和多样性(3种碳源、9种碳源)的根系分泌物以及垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和野豌豆(*Vicia sepium*)两种不同质量的凋落物, 研究土壤微生物量、4种微生物酶以及土壤氨基糖的变化。结果显示: (1)根系分泌物输入能够增加土壤微生物量碳, 提高微生物酶活性, 使总微生物残体碳含量增加18%-94%。其中高碳浓度处理更能提高微生物含量(为低碳浓度的1.3倍), 促进真菌残体碳的积累; 低多样性处理使微生物含量增加显著(比高多样性处理提高48%, $P < 0.05$), 提高酶活性的同时促进微生物残体碳的积累。(2)凋落物输入均显著提高微生物及其残体含量, 促进微生物周转。其中质量较好(低C/N)的野豌豆凋落物更能刺激微生物量增加(为垂穗披碱草处理的4.1倍), 促进微生物残体碳特别是真菌残体碳的积累。本研究表明不同根系分泌物和凋落物输入均对微生物的生长具有激发作用, 影响其周转速率, 促进微生物源有机碳对土壤有机碳库的固存, 其效应与根系分泌物的浓度和成分及凋落物的质量(C/N)显著相关。(图5 表1 参52)

关键词 根系分泌物; 凋落物; 土壤微生物; 微生物残体; 氨基糖; 碳含量

Effects of different root exudates and plant litter input on soil microbial enzyme activities and residues in alpine desertified grassland

BAO Hanyang^{1,2}, LI Yang², DENG Xianzhi², LI Luhang², ZHAQIONG Barang³, CHEN Shiyong⁴, LEI Yanbao^{2✉} & SUN Geng^{2✉}

¹ Qinghai-Tibet Plateau Research Institute, Southwest University for Nationalities, Chengdu 610041, China

² China-Croatia “Belt and Road” Joint Laboratory on Biodiversity and Ecosystem Services & Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

³ Zhaqiangcang Ecological Culture Exchange Center, Zoige 747205, China

⁴ College of Animal and Veterinary, Southwest University for Nationalities, Chengdu 610041, China

Abstract The addition of root exudates and plant litter can significantly alter the cycle of soil microorganisms and soil carbon content. In addition to studying the effects of root exudates at different concentrations and diversities and the litter of different qualities on soil microorganisms and their residues in alpine desertified grassland, root exudates of different carbon concentrations (0.5 g/kg, 1 g/kg) and sources (3 carbon sources and 9 carbon sources) and litter of two different qualities (*Elymus nutans* and *Vicia sepium*) were artificially added to understand the changes in soil microbial biomass, four microbial enzymes, and soil amino sugars. The results showed that: (1) the addition of root exudates can increase carbon content in soil microbial biomass, improve

收稿日期 Received: 2022-02-18 接受日期 Accepted: 2022-05-12

第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0302)、国家重点研发计划项目(2020YFE0203200)、四川省科技厅项目(2018SZDX0032、2019YFN0017、2020YFH0201、2020YFH0001、2020YFS0025、2020ZHYZ0002、2020ZHFP0207、2020YFH0215、2021YFH0008、2021ZHYZ0002、2021YFN0105)、成都市科技局项目(2021-YF05-02340-SN)、九寨沟灾后恢复重建项目-世界自然遗产恢复与保护研究、九寨沟地震灾后裸岩边坡苔藓人工覆绿实验研究项目和中央高校基本科研业务费专项资金(2021NYYXS05)资助。Supported by the Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research (STEP) Program (2019QZKK0302), National Key R&D Program of China (2020YFE0203200), Sichuan Science & Technology Department Program (2018SZDX0032, 2019YFN0017, 2020YFH0201, 2020YFH0001, 2020YFS0025, 2020ZHYZ0002, 2020ZHFP0207, 2020YFH0215, 2021YFH0008, 2021ZHYZ0002, 2021YFN0105), Chengdu Science and Technology Bureau Program (2021-YF05-02340-SN), Jiuzhaigou Post-Disaster Restoration and Reconstruction Program - Research on Restoration and Protection of World Natural Heritage, Experimental Research on Using Moss to Artificially Greening Naked Rock and Sharp Slopes after Earthquake in Jiuzhaigou, and Special Fund for Basic Scientific Research Expenses in Central Colleges and Universities (2021NYYXS05)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: sungeng@cib.ac.cn)

microbial enzyme activity, and increase the total microbial residual carbon content by 18%–94%. Among them, high concentration carbon treatment increased the microbial content (1.3 times of the low carbon concentration) and promoted accumulation in fungal residual carbon, whereas low diversity treatment increased the microbial content significantly (48% higher than that of the high diversity treatment, $P < 0.05$). Therefore, increased enzyme activity promoted carbon accumulation in microbial residues. (2) The input of litter can significantly increase the content of microorganisms and their residues and promote the turnover of microorganisms. Among them, the litter of *Vicia sepium* of a better quality can stimulate an increase in microbial biomass (4.1 times of *Elymus nutans* treatment) and promote the accumulation of microbial residual carbon, especially fungal residual carbon. This study showed that different root exudates and addition of litter could stimulate the growth of microorganisms, affecting their turnover rate, thereby promoting the sequestration of microbial organic carbon in the soil organic carbon pool. This effect is significantly related to the concentration and composition of root exudates and the quality of the litter.

Keywords root exudate; litter; soil microorganism; microbial residue; amino sugar; carbon content

植物根系分泌物和凋落物是土壤的主要有机质来源。大量的养分存在于根系分泌物中，使其能够将充足的能源物质提供给微生物，增加微生物的含量^[1]。研究表明，土壤中微生物的含量和群落结构对碳输入的浓度和多样性有着显著响应^[2]。有学者发现，较高的根系分泌物碳浓度能够显著提高土壤中微生物生物量碳氮^[5]，且碳浓度越高，微生物所能利用的底物就越多，越能促进微生物生长。同时，糖类、氨基酸和有机酸是目前根系分泌物多样性研究的重点，其中多数已得到鉴定，这些物质为土壤微生物提供了有效分解的碳源与氮源，它们不同的数量和种类也影响着土壤微生物的数量和分布^[3-4]。有研究发现，低多样性根系分泌物中的葡萄糖类物质对细菌具有促进作用，而苹果酸等物质能促进真菌的生长和繁殖^[6-7]。另外，有研究发现，根系分泌物添加后土壤中的酶活性也发生了改变^[8]。YUAN等研究发现，多酚氧化酶和 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶的活性可通过葡萄糖和草酸的输入来提高^[9]。同时根系分泌物的浓度也影响着土壤中酶的活性，有研究发现随着碳浓度增加，多种酶活性均为先增加后减小，说明一定浓度碳添加能够促进酶活性的提高，而过高的碳浓度添加反而抑制酶活性，减少有机质的分解^[10-11]。此外，根系分泌物输入对土壤微生物残体也有着一定的影响。研究表明，更高碳浓度的分泌物输入会导致更高的微生物生物量水平，进而导致更高的微生物残体积积累量^[12]。同时，底物添加对不同微生物来源的氨基糖单体含量的影响也有所差异，研究发现，相比于细菌残体碳，真菌残体碳在土壤中更具有稳定性，而外源碳的输入对土壤中细菌残体碳的影响更显著，真菌残体碳更有利对土壤有机质的截获和稳定^[13]。

一般地，可以将凋落物的化学属性归结为凋落物的质量，其评价指标主要包括凋落物中易分解的碳、氮、磷等物质以及难分解的木质素和多酚类物质等有机成分的含量、组合情况和比例结构^[14, 18]。研究发现，在确定的环境条件下，微生物数量和群落结构首先受到可利用凋落物的数量及质量情况的影响^[15]。一般而言，凋落物的质量越高（C/N越低）其分解速率越快。有研究发现，凋落物的质量越高，土壤微生物量的提高越显著，富营养微生物群落的生长更旺盛^[16-17]，而凋落物的质量越低，贫营养微生物群落的活性越强^[18]。由于微生物对于凋落物中氮含量的需求较大，因此氮含量的限制会导致微生物群落表现出较低的代谢活动，也表现为较低的真菌和细菌生物量^[19-20]。此外，也有研究发现，较高质量的凋落物（低C/N比）输入有利于有效的微生物生长和土壤有机碳储量中微生物残

体的积累^[21]，通过对土壤微生物群落的连锁作用，刺激原有残体和新添加残体的周转^[22]。

目前的研究表明，根系分泌物和凋落物的添加可以影响土壤微生物的数量与活性，改善土壤结构，增强土壤固碳能力，促进土壤碳氮养分周转，但不同浓度和多样性的根系分泌物和不同质量凋落物的输入对沙化土壤微生物和微生物残体的影响尚缺乏研究。本研究通过模拟添加不同浓度及多样性的根系分泌物以及添加不同质量凋落物，分析土壤微生物生物量、土壤酶活性以及土壤氨基糖含量的变化，探究土壤微生物及其残体对不同根系分泌物和凋落物输入的响应，揭示土壤固碳过程的内在机制，同时也为高寒沙化草地的有效恢复以及土壤固碳增汇工作提供实践指导。

1 材料与方法

1.1 试验样品采集

1.1.1 试验土样采集 本研究所有土样为高寒沙化草地的沙质土壤。土样采集地点位于青藏高原东部若尔盖县麦溪乡（ $102^{\circ}11' - 102^{\circ}18'E$, $33^{\circ}56' - 33^{\circ}58'N$ ），海拔高度为3 513.47 m。土样采集地属高原寒温带湿润季风气候，多年平均气温1.2 ℃，年蒸发量1352.4 mm；原生植被类型为高寒草甸，后由于过度放牧等原因逐渐退化、沙化。在采集地点随机选取5块沙化草地，分别在每一块沙化草地中设置一个样方，大小为 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 。在样方中沿对角线取3钻深度为0-20 cm的沙化土壤（土钻的直径为3.5 cm），并且在每个样方中重复取土5次，再将取得的所有土样混合均匀，放在小冰箱中储存并带回；最后在实验室中将取得的所有混合土样逐一过2 mm筛用于试验。测得本混合土样中土壤全氮含量为0.25 g/kg，全碳含量为2.1 g/kg，土壤pH值为7.8，土壤容重为1.62 g/cm³。

1.1.2 凋落物采集 选取高寒草甸上两种植物，垂穗披碱草和野豌豆的凋落物。在采样地随机设置5个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的大样方，设定每个凋落物收集面积为 0.25 m^2 ，利用1 mm孔径尼龙网制成的网袋收集两个物种的地上部分凋落物，带回实验室。凋落物的基本性质为：垂穗披碱草凋落物的C/N值为12.02，野豌豆凋落物的C/N值为7.11。

1.2 根系分泌物和凋落物添加试验

根系分泌物处理：设置低碳浓度（0.5 g/kg）和高碳浓度（1 g/kg）两组碳浓度不同的根系分泌物；低多样性（3种成分：甘氨酸、乙酸、葡萄糖）和高多样性（9种成分：甘氨酸、乙

酸、葡萄糖、蔗糖、乳酸、果糖、丙氨酸、酪氨酸和琥珀酸)两组多样性不同的根系分泌物(表1)。确定碳浓度以后,通过不同根系分泌物成分中所含元素原子个数占混合元素原子个数的比例来计算各成分的添加量,进而配制成溶液用于实验添加。设置低碳浓度+低多样性(low carbon concentrations + low diversity, LC + LD)、低碳浓度+高多样性(low carbon concentrations + high diversity, LC + HD)、高碳浓度+低多样性(high carbon concentrations + low diversity, HC + LD)、高碳浓度+高多样性(high carbon concentrations + high diversity, HC + HD)4个添加不同碳浓度和多样性的处理以及一个添加蒸馏水的空白对照(CK),并且每个添加处理均设置了3个重复。

在500 mL广口瓶中放入准确称取的试验土壤400 g,用注射器准确抽取配制的不同浓度与组成的根系分泌物溶液7.5 mL,匀速地加入盛有实验土壤的广口瓶中,同时在对照处理中加入等量的7.5 mL蒸馏水,一天一次,一共加15 d,最后再置于25 °C恒温培养箱内进行为期15 d的培养。

凋落物处理:将采集的垂穗披碱草和野豌豆凋落物切成2.5 cm小段,之后置于65 °C的烘箱烘干,用于凋落物添加试验。采用15 cm × 13 cm规格的塑料花盆进行培养,将试验土壤放入花盆中,同时凋落物按照1 g/100 g土的比例添加,并将凋落物与培养土壤充分混匀。试验设置3个处理:对照、添加垂穗披碱草凋落物、添加豆科野豌豆凋落物(预试验表明,每日添加7.5 mL蒸馏水可以调整土壤含水量在比较理想的田间最大持水量的75%),每周进行定量浇水,置于室外进行为期90 d的培养实验。

1.3 分析方法

采用元素分析仪对土壤总有机碳进行测定^[23]。采用氯仿熏蒸-K₂SO₄浸提法对土壤微生物生物量碳进行测定,土壤微生物生物量碳转换系数K为0.45^[24]。采用多孔板荧光光度法(激发波长为365 nm,发射波长为450 nm)对土壤酸性磷酸酶(AP)、β-N-乙酰葡萄糖胺糖苷酶(NAG)和β-D葡萄糖苷酶(BG)的活性进行测定,采用多孔板分光光度法对过氧化物酶(PER)的活性进行测定(吸收光波长为460 nm)^[25]。待测土壤样品经过水解、纯化和衍生化后,采用气相色谱质谱联用仪(Agilent 7890A-5975C, USA)对土壤氨基糖进行测定^[26]。

1.4 数据处理和统计分析

使用SPSS 26.0软件进行数据分析,采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)分析不同根系分泌物和凋落物输入下的土壤酶活性和微生物及其残体的变化,采用LSD多重比较法进行差异显著性检验,检验不同根系分泌物和凋落物输入下土壤酶活性和微生物及其残体碳各指标间的显著性($P = 0.05$)。文中数据均为平均值(mean)±标准误(SE),且文中所有统计图均在SPSS 26.0软件中绘制。

表1 不同碳浓度和不同组分根系分泌物添加的含量及比例

Table 1 Content and proportion of root exudates with different carbon concentrations and different components

碳浓度 Carbon concentration	多样性 Diversity	糖类 Sugar	有机酸 Organicacid	氨基酸 Aminoacid
低碳浓度(0.5 g/kg)、 高碳浓度(1 g/kg) Low carbon concentration (0.5 g/kg) or high carbon concentration (1 g/kg)	低多样性 Low diversity	葡萄糖60% Glucose 60%	乙酸20% Aceticacid 20%	甘氨酸20% Glycine 20%
	高多样性 High diversity	葡萄糖12.7% Glucose 12.7% 蔗糖25.5% Sucrose 25.5% 果糖12.7% Fructose 12.7%	乙酸4.3% Aceticacid 4.3% 乳酸6.4% Lacticacid 6.4% 琥珀酸8.5% Succinicacid 8.5%	丙氨酸6.4% Alanine 6.4% 甘氨酸4.3% Glycine 4.3% 酪氨酸19.2% Tyrosine 19.2%

2 结果与分析

2.1 根系分泌物输入对土壤微生物及其残体的影响

2.1.1 根系分泌物添加对土壤微生物量的影响 土壤微生物生物量对不同碳浓度及多样性的根系分泌物添加处理产生不同的响应。与对照相比,添加根系分泌物处理增加了土壤微生物生物量碳含量,LC + HD处理下虽有增加,但不显著($P > 0.05$),其中HC + LD处理增加最显著($P < 0.05$),为102.56 ± 11.23 mg/kg,达到对照的2.9倍,其次是LC + LD处理。由图1可知,LD处理下的微生物生物量碳高于HD处理,说明LD处理更能刺激微生物量的增加;LC处理下的微生物生物量碳低于HC处理,说明高浓度促进了微生物生物量碳的增加。此外,

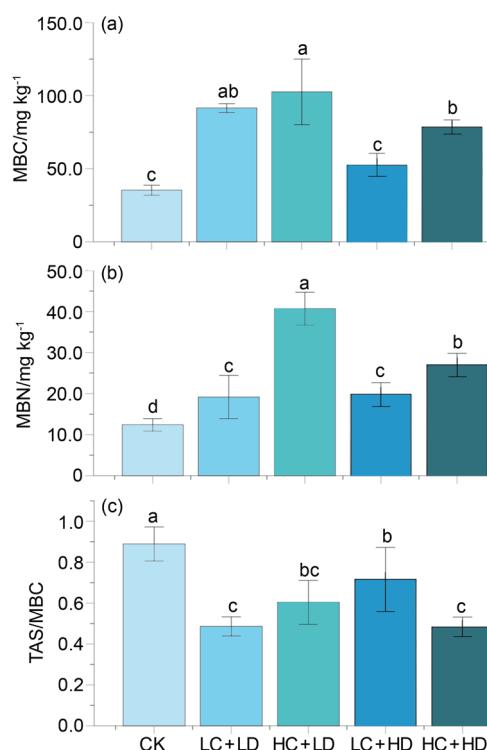


图1 不同根系分泌物添加处理下的土壤微生物生物量碳含量(MBC, a)、微生物生物量氮含量(MBN, b)和微生物残体碳与微生物量碳比(TAS/MBC, c)。CK: 对照; LC + LD: 低碳浓度+低多样性; HC + LD: 高碳浓度+低多样性; LC + HD: 低碳浓度+高多样性; HC + HD: 高碳浓度+高多样性。竖条表示标准误差,不同小写字母(a-c)表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 1 Soil microbial biomass carbon content (MBC, a), microbial biomass nitrogen content (MBN, b), and microbial residue carbon to microbial biomass carbon ratio (TAS/MBC, c) under different root exudate treatments. CK: Control; LC + LD: Low carbon concentration + low diversity; HC + LD: High carbon concentration + low diversity; LC + HD: Low carbon concentration + high diversity; HC + HD: High carbon concentration + high diversity. Bars indicate standard deviation, and different lowercase letters (a, b, and c) indicate significant difference among different processes ($P < 0.05$).

与对照相比,添加根系分泌物降低了微生物残体碳与微生物量碳比(微生物残体积累系数,即死的微生物与活的微生物比值),其中LC + HD处理下微生物残体积累系数最高,其次是HC + LD处理。

2.1.2 根系分泌物添加对土壤酶活性的影响 由图2可以看出,不同碳浓度及多样性的根系分泌物的添加均提高了土壤中的AP、BG和PER酶活性,不增加或抑制NAG酶的活性。其中HC + LD处理的AP和BG酶活性($9.08 \pm 0.87 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{h}^{-1}$ 和 $4.91 \pm 0.71 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{h}^{-1}$)增加最为显著($P < 0.05$),与对照相比显著增加,增加了328%和381%; HC + LD处理的NAG酶活性与对照相比没有显著差异($P > 0.05$),而LC + LD、LC

+ HD、HC + HD处理显著抑制了NAG酶活性($P < 0.05$); LC + HD处理的PER酶活性为 $640.52 \pm 44.43 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{h}^{-1}$,与对照相比显著增加,增加了64%($P < 0.05$)。

2.1.3 根系分泌物添加对土壤微生物残体的影响 不同碳浓度及多样性的根系分泌物对土壤中的微生物残体产生差异性影响。如图3所示,与对照相比,添加根系分泌物处理均增加了土壤中微生物残体碳、真菌残体碳和细菌残体碳的含量。LC + LD和HC + LD两个处理下土壤中的微生物残体碳含量显著增加($P < 0.05$),且LC + LD处理下微生物残体碳含量低于HC + LD处理,其中HC + LD处理($60.7 \pm 1.13 \text{ mg/kg}$)约为对照的两倍,而LC + HD和HC + HD两个处理下微生物残体碳含

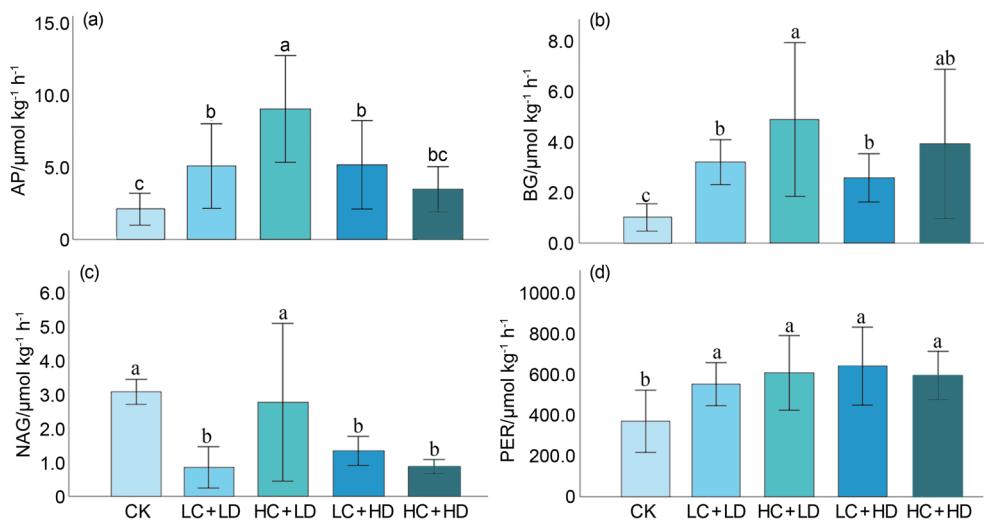


图2 不同根系分泌物添加处理下的土壤酶活性。AP: 酸性土壤磷酸酶; BG: β -1,4-葡萄糖苷酶; NAG: β -1,4-N-乙酰葡萄糖苷酶; PER: 过氧化物酶。CK: 对照; LC + LD: 低碳浓度+低多样性; HC + LD: 高碳浓度+低多样性; LC + HD: 低碳浓度+高多样性; HC + HD: 高碳浓度+高多样性。竖条表示标准误差,不同小写字母(a-c)表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 2 Enzyme activity in soil under different root exudate treatments. AP: Acid soil phosphatase; BG: β -1,4-Glucosidase; NAG: β -1,4-N-Acetyl glucosidase; PER: Peroxidase; CK: Control; LC + LD: Low carbon concentration + low diversity; HC + LD: High carbon concentration + low diversity; LC + HD: Low carbon concentration + high diversity; HC + HD: High carbon concentration + high diversity. Bars indicate standard deviation, and different lowercase letters (a, b, and c) indicate significant difference among different processes ($P < 0.05$).

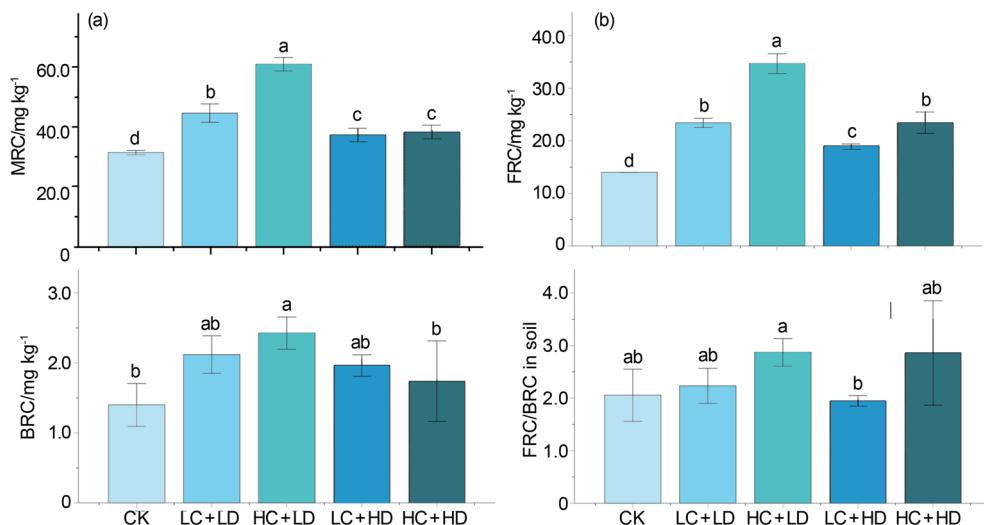


图3 不同根系分泌物添加处理下的土壤微生物残体碳含量(MRC, a)、真菌残体碳含量(FRC, b)、细菌残体碳含量(BRC, c)以及真菌与细菌残体碳之比(FRC/BRC, d)。CK: 对照; LC + LD: 低碳浓度+低多样性; HC + LD: 高碳浓度+低多样性; LC + HD: 低碳浓度+高多样性; HC + HD: 高碳浓度+高多样性。竖条表示标准误差,不同小写字母(a-c)表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 3 Contents of soil microbial residue carbon (MRC, a)、真菌残体碳含量 (FRC, b)、细菌残体碳含量 (BRC, c) 以及真菌与细菌残体碳之比 (FRC/BRC, d) under different root exudate treatments. CK: Control; LC + LD: Low carbon concentration + low diversity; HC + LD: High carbon concentration + low diversity; LC + HD: Low carbon concentration + high diversity; HC + HD: High carbon concentration + high diversity. Bars indicate standard deviation, and different lowercase letters (a-c) indicate significant difference among different processes ($P < 0.05$).

量虽略有增加但不显著 ($P > 0.05$)。同时, 相比于对照和LC处理, HC处理显著增加了真菌与细菌残体之比, 由2.1倍增加到2.9倍。

2.2 淀落物输入对土壤微生物及其残体的影响

2.2.1 淀落物添加处理对土壤微生物的影响 如图4所示, 与对照相比, 添加垂穗披碱草凋落物和野豌豆凋落物处理均显著增加土壤中微生物生物量碳的含量 ($P < 0.05$), 其中添加野豌豆凋落物处理增加最为显著 ($P < 0.05$), 为 $237.29 \pm 12.41 \text{ mg/kg}$, 达到对照的4.4倍, 是添加垂穗披碱草凋落物处理的2.4倍。添加野豌豆凋落物处理下的微生物生物量碳含量显著高于添加垂穗披碱草凋落物处理 ($P < 0.05$), 说明野豌豆凋落物中的成分组成促进了微生物生物量的增加。此外, 与对照相比, 添加凋落物均降低了微生物残体碳与微生物量碳比(微生物残体积累系数, 即死的微生物与活的微生物比值), 其中野豌豆凋落物处理下微生物残体积累系数最低。

2.2.2 淀落物添加处理对土壤微生物残体碳的影响 如图5所示, 与对照相比, 添加垂穗披碱草凋落物和野豌豆凋落物均显著增加土壤微生物残体碳、真菌残体碳和细菌残体碳的含量 ($P < 0.05$)。添加野豌豆凋落物处理与垂穗披碱草凋落物处理相比, 添加野豌豆凋落物处理下的微生物残体碳和真菌残体碳含量均高于添加垂穗披碱草凋落物处理, 而细菌残体碳含量在两种处理下均无显著差异 ($P > 0.05$)；同时, 与对照相比, 添加野豌豆凋落物处理下的真菌与细菌残体碳的比值高于对照, 添加垂穗披碱草处理略低于对照, 说明野豌豆凋落物输入更能促进真菌残体碳的积累。

3 讨论

不同碳浓度及多样性根系分泌物的输入对土壤微生物生物量、微生物酶活和微生物残体均产生显著影响。结果表明, 与对照组相比, 添加根系分泌物提高了土壤微生物生物量, LD处理下的微生物生物量碳高于HD处理, 说明LD处理中的成分(葡萄糖、乙酸、甘氨酸)更能增加微生物的量, LC处理下的微生物生物量碳低于HC处理, 说明根系分泌物浓度越高

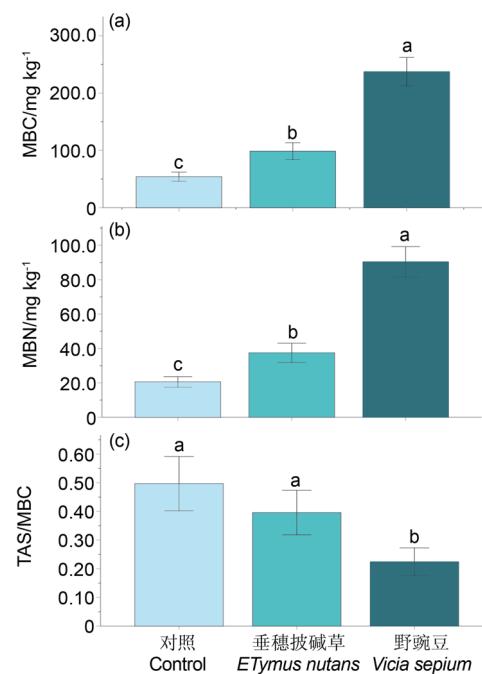


图4 不同凋落物添加处理下的土壤微生物生物量碳含量(MBC, a)、微生物生物量氮含量(MBN, b)和微生物残体碳与微生物量碳比(TAS/MBC, c)。竖条表示标准误差, 不同小写字母(a-c)表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 4 Soil microbial biomass carbon content (MBC, a), microbial biomass nitrogen content (MBN, b), and microbial residue carbon to microbial biomass carbon ratio (TAS/MBC, c) under different litter addition treatments. Bars indicate standard deviation, and different lowercase letters (a, b, and c) indicate significant difference among different processes ($P < 0.05$).

越能促进微生物的生长。与本研究相似, 黄玉茜等研究表明高浓度的根系分泌物添加比低浓度处理提高微生物碳氮含量近11.55%, 高浓度的根系分泌物具有显著提高土壤中微生物活性的作用^[27]。Steinauer等研究发现根系分泌物添加对土壤微生物生物量的影响体现在添加底物的可用性, 与根系分泌物的多样性无关^[28-29], 这与本研究结果一致。此外, 与对照相

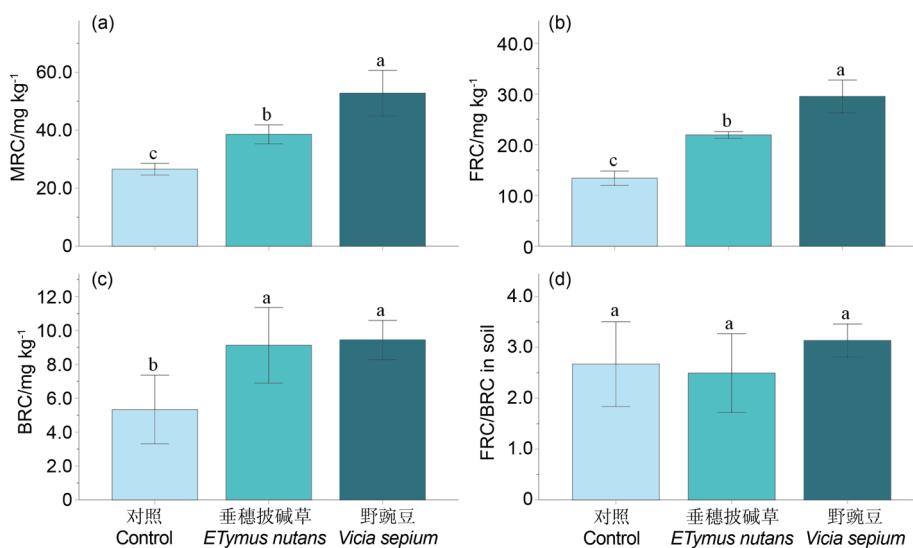


图5 不同凋落物添加处理下的土壤微生物残体碳含量(MRC, a)、真菌残体碳含量(FRC, b)、细菌残体碳含量(BRC, c)以及真菌与细菌残体碳之比(FRC/BRC, d)。竖条表示标准误差, 不同小写字母(a-c)表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 5 Contents of soil microbial residue carbon (MRC, a), fungal residue carbon (FRC, b), bacterial residue carbon (BRC, c), and the ratio of fungal to bacterial carbon residue under different litter addition treatments (FRC/BRC, d). Bars indicate standard deviation, and different lowercase letters (a, b, and c) indicate significant difference among different processes ($P < 0.05$).

比, 添加根系分泌物降低了微生物残体积累系数, LD处理下越高的根系分泌物碳浓度使得微生物残体积累系数越大, 微生物周转速率越快, 而在HD处理下越高的分泌物碳浓度减小微生物残体积累系数, 减缓微生物周转速率, 说明更高的多样性会降低微生物的周转速率。有研究表明, 根系分泌物的输入能够影响微生物的生长和代谢速率, 其效应有时呈正反馈, 有时呈负反馈^[30]。孔涛等研究发现某些有机酸物质(柠檬酸)能使土壤微生物对碳源的总利用率提高, 增强土壤微生物的代谢能力^[31]。还有研究表明, 低多样性的根系分泌物对微生物群落及代谢熵具有一定的促进作用, 而高多样性的表现为一定的抑制作用^[32]。

与对照相比, 不同浓度及多样性的根系分泌物添加处理显著提高了土壤中的酸性磷酸酶和 β -D葡萄糖苷酶活性, 其中随着根系分泌物碳浓度的增加, 酶活性在一定程度上随着增强, 而低多样性根系分泌物添加对酶活性提高显著, 高多样性处理对其影响不显著。有研究表明一定浓度根系分泌物输入能够改变微生物群落组成与数量, 并提高微生物胞外酶活性, 激发效应的启动由底物添加的碳含量和活跃的微生物群落相互作用决定^[33]。易艳灵等研究发现根系分泌物输入能够增强香椿土壤中脲酶、过氧化氢酶、蔗糖酶和磷酸酶的活性, 且根系分泌物的浓度越高, 土壤酶的活性越强^[34]。也有研究发现土壤酶的来源主要包括微生物的分泌、植物根系分泌、一些动植物残体分解产生等, 因此高浓度的根系分泌物添加下的酶活性增强, 也是由于供微生物分解利用的物质增多, 微生物活性增强, 进一步提高了土壤酶活性^[35]。此外, 王冬梅等研究表明土壤微生物对外界碳源物质中的葡萄糖、甘氨酸的分解利用率高, 在微生物的作用下土壤酶活性增强了^[36]。因此低多样性处理对酶活性的提高可能是微生物对于碳源底物中葡萄糖等有机底物的偏向利用性。这也可以从另一方面说明根系分泌物对土壤酶活性的增强作用并不会因为其成分种类增多而加大。

不同碳浓度及多样性的根系分泌物对土壤中的微生物残体产生差异性影响。与对照相比, LD处理下土壤中的微生物残体碳含量显著增加, 而HD处理下微生物残体碳含量虽略有增加但不显著, 可以看出多样性的增加并未显著提高微生物残体的含量, 只有LD处理中的成分起了刺激微生物残体增加的作用。类似地, 有研究发现, 糖类物质的分解利用率远高于氨基酸类、有机酸类及芳香族类物质, 由此推测微生物对有机底物的偏向利用特点使其更偏向于对葡萄糖等主要物质的分解利用, 导致根系分泌物多样性的提高未能促进微生物残体的贡献^[37]。其次, LC + LD处理下微生物残体碳含量低于HC + LD处理, 说明更高的根系分泌物碳浓度更能促进微生物残体碳的增加, 推测是高碳浓度的根系分泌物输入能够显著促进微生物对碳源底物的利用, 提高微生物活性并刺激其周转, 使其不断分解产生更多的多糖等有机质, 进而提高微生物残体的贡献^[38-39]。相比于对照和LC处理, HC处理显著增加了真菌与细菌残体之比, 说明较高浓度的根系分泌物碳浓度能够促进真菌死亡周转。Reischke等研究发现, 在每克土壤中添加低于10 mg葡萄糖时, 土壤中细菌生物量显著提高, 当在每克土壤中添加高于10 mg葡萄糖时, 真菌生物量显著提高, 且真菌生长速率显著高于细菌^[41]。也有研究表明, 当输入的碳源和氮源都充足的时候, 细菌的生长速度显著提高, 而当只有充足碳源输入的时候, 真菌的增殖速度显著提高^[40], 可以推断在土壤中添加外源碳之后, 氮素的缺乏使细菌的生长受限, 而充足的碳源使真菌的周转加快, 促进其残留物的累积。

不同质量凋落物的输入对土壤微生物生物量和微生物残体均产生显著影响。本研究发现, 添加凋落物提高了土壤微生

物生物量碳氮, 与添加垂穗披碱草凋落物处理相比, 添加野豌豆凋落物处理下的土壤微生物生物量碳增加最为明显, 说明凋落物输入能够激发微生物周转, 增加微生物含量, 且野豌豆凋落物的化学成分对微生物生物量的增加更具有促进作用。研究发现, 凋落物作为微生物可分解的碳源物质, 增加了土壤中的微生物数量和活性^[42], 且凋落物其物质组成的不同, 所含碳氮元素、碳氮比值的差异, 影响着微生物的群落及生物量, 在一定范围内, 土壤氮素矿化速率与添加凋落物的碳、氮、磷质量分数及比例有关^[43]。本研究中, 与对照相比添加凋落物均降低了微生物残体积累系数, 其中野豌豆凋落物处理下微生物残体积累系数最低, 这可能不是降低了微生物的死亡周转, 而是短时间内质量好(低C/N)的凋落物更能刺激微生物大量增殖造成的。研究表明, 土壤中的微生物对凋落物所含的氮元素含量具有一定的适应性, 在凋落物的分解初始时间, 含氮量高、碳氮比低的凋落物分解较快^[44]。还有研究表明不同植物其凋落物分解速率差异较明显, 碳氮比值小和木质素含量少, 更能促进微生物生长^[45], 此外凋落物的分解过程用时较长, 在分解过程中其化学性质及碳氮含量会发生变化, 这些变化也改变着土壤理化环境, 引起微生物生物量及其群落结构的改变^[46]。本研究中, 与垂穗披碱草凋落物相比, 豆科类植物的凋落物所含的氮含量高, 添加野豌豆凋落物处理使土壤中微生物残体碳和真菌残体碳含量增加最为显著, 而细菌残体碳含量在两种处理下均无显著差异, 说明质量好(低C/N)的凋落物输入更能促进微生物残体的积累, 提高真菌残体碳对土壤有机碳的贡献, 验证了凋落物的质量变化(由C/N表示)也可能影响微生物残体的生产效率^[47]这一结论。有研究表明高质量的凋落物(低C/N)有助于土壤有机碳储量中微生物的高效生长和坏死物质的积累^[48]。也有研究发现, 在土壤中输入秸秆凋落物后, 氨基糖含量显著增加了, 同时真菌残体碳对土壤有机碳的贡献也显著增加^[49]。此外, 有研究通过室内培养实验发现, 高质量的凋落物(低C/N)输入能够激发土壤中微生物的生长, 促进其周转, 进而增加土壤中微生物残体的含量, 有利于土壤有机质的累积^[50], 而随着低质量凋落物(高C/N)的输入, 土壤中的氮限制愈发严重, 使得微生物对氮素的需求急剧增加, 导致微生物通过分解土壤有机质来获取氮素, 进而不利于土壤有机质的积累^[51-52]。

4 结论

本研究模拟不同碳浓度及多样性的根系分泌物和不同质量凋落物的输入对高寒沙化草地土壤微生物的影响。根系分泌物和凋落物的输入提高了土壤微生物及其残体含量, 高碳浓度和低多样性的根系分泌物使微生物及其残体含量增加最显著, 同时质量较好(低C/N)的凋落物更能刺激微生物量的增加, 促进微生物残体碳的积累。由以上结果, 我们可以得出, 根系分泌物和凋落物的输入对微生物具有激发生长作用, 进一步增加底物分解酶和降低微生物残体分解酶的活性, 影响微生物周转速率, 增加微生物源有机碳对土壤有机碳库的固存, 其效应能够受到根系分泌物浓度和成分以及凋落物化学质量(C/N)的显著影响。本研究对土壤固碳过程内在机制的探讨, 可为未来高寒沙化草地的有效恢复以及土壤固碳增汇工作提供理论依据与实践指导, 但根系分泌物的碳浓度和多样性以及凋落物的质量在何种范围内能使微生物及其残体碳含量达到阈值, 目前尚不清楚, 因此还需要进一步设置一系列不同碳浓度和多样性的根系分泌物以及不同质量(C/N)凋落物的添加试验来具体分析。

参考文献 [References]

- 1 王朋强, 吴义兰, 李永富, 范俊杰. 植物根系分泌物及微域环境的研究与展望[J]. 乡村科技, 2021, 12 (27): 96-98 [Wang PQ, Wu YL, Li YF, Fan JJ. Research and prospect of plant root exudates and microenvironment [J]. *Rur Sci Technol*, 2021, 12 (27): 96-98]
- 2 Zhao ML, Zhao J, Yuan J, Hale L, Wen T, Huang QW, Vivanco JM, Zhou JZ, Kowalchuk GA, Shen Q. Root exudates drive soil-microbe-nutrient feedbacks in response to plant growth [J]. *Plant Cell Environ*, 2020, 44 (2): 613-628
- 3 Goldfarb KC, Karaoz U, Hanson CA, Santee CA, Bradford MA, Treseder KK, Wallenstein MD, Brodie EL. Differential growth responses of soil bacterial taxa to carbon substrates of varying chemical recalcitrance [J]. *Front Microbiol*, 2011, 2: 94
- 4 李冬洁. 植物根系分泌物与根际微生物的相互作用[J]. 广东蚕业, 2018, 52 (4): 21 [Li DJ. Interactions between plant root exudates and rhizosphere microorganisms [J]. *Guangdong Sericult*, 2018, 52 (4): 21]
- 5 Vicente VP, Carlos O, Aurelio GC, María PCR. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond [J]. *Plant Cell Rep*, 2020, 39 (1): 3-17
- 6 梁儒彪, 梁进, 乔明峰, 徐振锋, 刘庆, 尹华军. 模拟根系分泌物C:N化学计量特征对川西亚高山森林土壤碳动态和微生物群落结构的影响[J]. 植物生态学报, 2015, 39 (5): 466-476 [Liang RB, Liang J, Qiao MF, Xu ZF, Liu Q, Yin HJ. Effects of stoichiometric characteristics of simulated root exudates on soil carbon dynamics and microbial community structure in alpine forests of western Sichuan [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39 (5): 466-476]
- 7 谢奎忠, 邱慧珍, 胡新元, 罗爱花. 连作马铃薯根系分泌物鉴定及其对尖孢镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)的作用[J]. 中国沙漠, 2021, 41 (3): 7-15 [Xie KZ, Qiu HZ, Hu XY, Luo AH. Identification of root exudates from continuous cropping Potato and its effect on *Fusarium oxysporum* [J]. *J Des Res*, 2021, 41 (3): 7-15]
- 8 刘晓微, 王克勤, 赵洋毅, 段旭, 张洋. 等高反坡措施下玉米苗期根系分泌物特征及其对根际土壤酶活性的响应[J]. 四川农业大学学报, 2021, 39 (4): 477-485 [Liu XW, Wang KQ, Zhao YY, Duan X, Zhang Y. Characteristics of root exudates of maize at seedling stage and its response to rhizosphere soil enzyme activity [J]. *J Sichuan Agric Univ*, 2021, 39 (4): 477-485]
- 9 Yuan YS, Zhao WQ, Zhang ZL, Xiao J, Li DD, Liu Q, Yin HJ. Impacts of oxalic acid and glucose additions on N transformation in microcosms via artificial roots [J]. *Soil Biol Biochem*, 2018, 121: 16-23
- 10 蔡银美, 张成富, 赵庆霞, 李昕颖, 何腾兵. 模拟根系分泌物输入对森林土壤氮转化的影响研究综述[J]. 浙江农林大学学报, 2021, 38 (5): 916-925 [Cai YM, Zhang CF, Zhao QX, Li XY, He TB. A review of studies on the effects of simulated root exudates input on forest soil nitrogen transformation [J]. *J Zhejiang A&F Univer*, 2021, 38 (5): 916-925]
- 11 王润超, 陈佳瑞, 王国梁. 葡萄糖添加对不同演替阶段森林土壤微生物及酶化学计量特征的影响[J]. 水土保持研究, 2022, 29 (2): 154-162 [Wang RC, Chen JR, Wang GL. Effects of glucose addition on stoichiometric characteristics of microorganisms and enzymes in forest soil at different succession stages [J]. *Res Soil Water Conserv*, 2022, 29 (2): 154-162]
- 12 Wang BR, Liang C, Yao HJ, Yang E, An SS. The accumulation of microbial necromass carbon from litter to mineral soil and its contribution to soil organic carbon sequestration [J]. *Catena*, 2021, 207: 105622
- 13 王辛辛, 何红波, 胡国庆, 邵鹏帅, 张威, 解宏图, 张旭东. 底物添加对森林2个不同演替阶段土壤氨基糖动态的影响[J]. 北京林业大学学报, 2016 (4): 86-93 [Wang XX, He HB, Hu GQ, Shao PS, Zhang W, Xie HT, Zhang XD. Effects of substrate addition on the dynamics of soil amino sugars in two different succession stages of forest [J]. *J Beijing For Univ*, 2016 (4): 86-93]
- 14 郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升. 森林凋落物分解研究进展[J]. 林业科学, 2006, 42 (4): 93-100 [Guo JF, Yang YS, Chen GS, Lin P, Xie JS. A review on litter decomposition in forest ecosystem [J]. *Sci Silv Sin*, 2006, 42 (4): 93-100]
- 15 田奥, 王加国, 韩振诚, 吴佳伟, 李苇洁. 百里杜鹃林区马缨杜鹃凋落物花叶混合比例对分解的影响[J]. 林业科学, 2020, 56 (8): 1-10 [Tiao A, Wang JG, Han ZC, Wu JW, Li WJ. Impacts on decomposition of flower to leaf ratio in the litter of *rhododendron delavayi* in baiji azalea forest area of guizhou province [J]. *Sci Silv Sin*, 2020, 56 (8): 1-10]
- 16 Bastian F, Bouziri L, Nicolardot B, Ranjard L. Impact of wheat straw decomposition on successional patterns of soil microbial community structure [J]. *SBB*, 2009, 41 (2): 262-275
- 17 Pothast K, Hamer U, Makeschin F. Impact of litter quality on mineralization processes in managed and abandoned pasture soils in southern Ecuador [J]. *SBB*, 2010, 42 (1): 56-64
- 18 张冰冰, 万晓华, 杨军钱, 王涛, 黄志群. 不同凋落物质量对杉木人工林土壤微生物群落结构的影响[J]. 土壤学报, 2021, 58 (4): 1040-1049 [Zhang BB, Wan XH, Yang QJ, Wang T, Huang ZQ. Effects of different litter quality on soil microbial Community structure of Cunninghamia lanceolata Plantation [J]. *Acta Ped Sin*, 2021, 58 (4): 1040-1049]
- 19 王薪琪, 王传宽. 东北5种温带人工林表层土壤碳氮含量的分异[J]. 应用生态学报, 2019, 30 (6): 1911-1918 [Wang XQ, Wang CK. Differentiation of carbon and nitrogen content in topsoil of five temperate plantations in Northeast China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, 30 (6): 1911-1918]
- 20 Ingrid KK. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter: fourteen years on [J]. *SBB*, 2017, 105: A3-A8
- 21 Shao PS, Liang C, Lynch L, Xie HT, Bao XL. Reforestation accelerates soil organic carbon accumulation: evidence from microbial biomarkers [J]. *SBB*, 2019, 131: 182-190
- 22 Janna MB, Thomas WK, Jos P, Wietse B, Johannes HCC, Gerlinde BDD. Winter cover crop legacy effects on litter decomposition act through litter quality and microbial community changes [J]. *J Appl Ecol*, 2019, 56 (1): 132-143
- 23 Douds JDD, Johnson NC. Contributions of arbuscular mycorrhizas to soil biological fertility [J]. *Soil Biol Fert*, 2003, 3 (6): 129-162
- 24 Zhang MK, He ZL, Chen GC, Huang CY. Formation of water-stable aggregates in red soils as affected by land use [J]. *Acta Ped Sin*, 1997, 34 (4): 360-366
- 25 Qian Z, Wei Z, Liang G, Sun JW, Wang XB, He P. Distribution of soil nutrients, extracellular enzyme activities and microbial communities across particle-size fractions in a long-term fertilizer experiment [J]. *Appl Soil Ecol*, 2015, 9 (4): 59-71
- 26 张威, 何红波, 解宏图, 白震, 张旭东, 张明. 不同水解方法对土壤中性糖和氨基糖含量测定的影响[J]. 生态环境, 2006, 15 (5): 1067-1071 [Zhang W, He HB, Xie HT, Bai Z, Zhang XD, Zhang M. Hydrolysis and assay by gas chromatography for neutral and amino sugars in soil [J]. *Energy Environ Sci*, 2006, 15 (5): 1067-1071]
- 27 黄玉茜, 韩晓日, 杨劲峰, 韩梅, 白洪志. 花生根系分泌物对土壤微生物学特性及群落功能多样性的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2015, 46 (1): 48-54 [Huang YQ, Han XR, Yang JF, Han M, Bai HZ. Effects

- of peanut root exudates on soil microbiological characteristics and community functional diversity [J]. *J Shenyang Agric Univ*, 2015, **46** (1): 48-54]
- 28 Steinauer K, Chatzinotas A, Eisenhauer N. Root exudate cocktails: the link between plant diversity and soil microorganisms [J]. *Ecol Evol*, 2016, **6** (20): 7387-7396
- 29 Goldfarb KC, Karaoz U, Hanson CA, Santee1 CA, Bradford MA, Treseder KK, Wallenstein MD, Brodie EL. Differential growth responses of soil bacterial taxa to carbon substrates of varying chemical recalcitrance [J]. *Front Microbiol*, 2011, **2** (1): 94
- 30 Strickland MS, Mcculley RL, Nelson JA, Bradford MA. Compositional differences in simulated root exudates elicit a limited functional and compositional response in soil microbial communities [J]. *Front Microbiol*, 2015, **6** (3): 817
- 31 孔涛, 林俊杰, 伏虹旭, 张志玲, 淑敏. 低分子量有机酸对土壤微生物碳源代谢特征的影响[J]. 环境化学, 2017, **36** (2): 365-372 [Kong T, Lin JJ, Fu HX, Zhang ZL, Shu M. Effects of low molecular weight organic acids on carbon source metabolism of soil microorganisms [J]. *Environ Chem*, 2017, **36** (2): 365-372]
- 32 张文博, 王岳俊. 荒漠草原针茅群落根系分泌物对土壤微生物群落结构的影响[J]. 北方园艺, 2021 (22): 104-111 [Zhang WB, Wang YJ. Effects of root exudates of *Stipa* community on soil microbial community structure in desert steppe [J]. *North Hortic*, 2021 (22): 104-111]
- 33 胡凯, 陶建平, 黄科, 胡靖, 王微. 模拟根系分泌物碳输入对凋落叶分解中微生物群落动态的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2020, **26** (2): 417-424 [Hu K, Tao JP, Huang K, Hu J, Wang W. Simulation of root secretion carbon input on litter decomposition of microbial communities in the dynamic influence [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2020, **26** (2): 417-424]
- 34 易艳灵, 吴丽英, 杨倩, 任永胜, 刘海, 李贤伟, 范川. 柏木根系分泌物对盆栽香椿土壤养分和酶活性的影响[J]. 生态学杂志, 2019, **38** (7):2080-2086 [Yi YL, Wu LY, Yang Q, Ren YS, Liu H, Li XW, Fan C. Effects of root exudates of *Cupressus funebris* on soil nutrients and enzyme activities of potted *Toona sinensis* [J]. *Chin J Ecol*, 2019, **38** (7): 2080-2086]
- 35 马志良, 赵文强. 植物群落向土壤有机碳输入及其对气候变暖的响应研究进展[J]. 生态学杂志, 2020, **39** (1): 270-281 [Ma ZL, Zhao WQ. Research progress on input of plant community-derived soil organic carbon and its responses to climate warming [J]. *Chin J Ecol*, 2020, **39** (1): 270-281]
- 36 王毅, 刘碧颖, 刘苗, 孙建, 曾涛. 若尔盖地区沙化草地土壤酶协同和抑制效应[J]. 草业科学, 2019, **36** (4): 939-951 [Wang Y, Liu BY, Liu M, Sun J, Zeng T. Synergistic and inhibitory effect of soil enzymes on desertified grassland in Ruoergai area [J]. *Prat Sci*, 2019, **36** (4): 939-951]
- 37 Ren GD, Meng TZ, Ma Y. Sugars altered fungal community composition and caused high network complexity in a *Fusarium* wilt pathogen-infested soil [J]. *Biol Fert Soils*, 2020, **56** (5): 395-409
- 38 李杨, 仲波, 陈冬明, 张楠楠, 孙庚. 不同浓度和多样性的根系分泌物对土壤团聚体稳定性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2019, **25** (5): 1061-1067 [Li Y, Zhong B, Chen DM, Zhang NN, Sun G. Effects of root exudates of different carbon concentrations and sources on soil aggregate stability [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25** (5): 1061-1067]
- 39 Qian Z, Wei Z, Liang G, Sun JW, Wang XB, He P. Distribution of soil nutrients, extracellular enzyme activities and microbial communities across particle-size fractions in a long-term fertilizer experiment[J]. *Appl Soil Ecol*, 2015, **9** (4): 59-71
- 40 魏圆云, 崔丽娟, 张曼胤, 刘魏魏, 王大安, 杨思, 肖红叶. 外源碳输入对华北平原农田和湿地土壤有机碳矿化及其温度敏感性的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2019, **27** (10): 1463-1471 [Wei YY, Cui LJ, Zhang MY, Liu WW, Wang DA, Yang S, Xiao HY. Effects of exogenous carbon input on soil Organic carbon mineralization and temperature sensitivity of farm land and Wetland in North China Plain [J]. *Chin J Eco-Agr*, 2019, **27** (10): 1463-1471]
- 41 贺云龙, 齐玉春, 彭琴, 董云社, 郭树芳, 闫钟清, 王丽芹, 李兆林. 外源碳输入对陆地生态系统碳循环关键过程的影响及其微生物学驱动机制[J]. 生态学报, 2017, **37** (2): 358-366 [He YL, Qi YC, Peng Q, Dong YS, Guo SF, Min ZQ, Wang LQ, Li ZL. Effects of exogenous carbon input on key processes of carbon cycle in terrestrial ecosystem and its microbiological driving mechanism [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2017, **37** (2): 358-366]
- 42 Soong JL, Dam M, Wall DH, Cotrufo MF. Below-ground biological responses to pyrogenic organic matter and litter inputs in grasslands [J]. *Funct Ecol*, 2017, **31** (1): 87-90
- 43 刘聪, 李守中, 王从容, 陈涵睿, 吴语嫣, 杨贤宇, 宁秋蕊. 凋落物添加对亚热带水土流失区人工林土壤氮矿化的影响[J]. 福建师范大学学报(自然科学版), 2018, **34** (4): 103-110. [Liu C, Li SZ, Wang CR, Chen HR, Wu YY, Yang XN, Ning QR. Effects of litter addition on soil nitrogen mineralization of soil erosion plantations in the subtropical zone [J]. *J Fujian Norm Univ*, 2018, **34** (4): 103-110]
- 44 薛飞, 龙翠玲, 廖全兰, 熊玲. 喀斯特森林凋落物对土壤养分及土壤酶的影响[J]. 森林与环境学报, 2020, **40** (5): 449-458 [Xue F, Long CL, Liao QL, Xiong L. Effects of karst forest litter on soil nutrients and soil enzymes [J]. *J For Envir*, 2020, **40** (5): 449-458]
- 45 Deng MF, Liu LL, Jiang L, Liu WX, Wang X, Li SP, Yang S, Wang B. Ecosystem scale trade-off in nitrogen acquisition pathways [J]. *Nat Ecol Evol*, 2018, **2** (11): 1724-1734
- 46 王利彦, 周国娜, 朱新玉, 高宝嘉, 许会道. 凋落物对土壤有机碳与微生物功能多样性的影响[J]. 生态学报, 2021, **41** (7): 2709-2718 [Wang LY, Zhou GN, Zhu XY, Gao BJ, Xu HD. Effects of litter on soil organic carbon and microbial functional diversity [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2021, **41** (7): 2709-2718]
- 47 Schmidt J, Schulz E, Michalzik B, Buscot F, Gutknecht JL. Carbon input and crop-related changes in microbial biomarker levels strongly affect the turnover and composition of soil organic carbon [J]. *Soil Biol Biochem*, 2015, **85**: 39-50
- 48 Shao PS, Liang C, Lynch L, Xie HT, Bao XL. Reforestation accelerates soil organic carbon accumulation: Evidence from microbial biomarkers [J]. *SBB*, 2019, **131**: 182-190
- 49 王宝荣. 辽东栎枯落叶分解过程中叶际氨基糖及微生物量动态变化特征研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2018 [Wang BR. Study on the dynamic characteristics of amino sugar and microbial biomass in leaves during the decomposition of *Quercus wutaishanica* litter [D]. Xianyang: Northwest A&F University, 2018]
- 50 Cotrufo MF, Wallenstein MD, Boot CM, 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? [J]. *Glob Chang Biol*, 2013, **19** (4): 988-995
- 51 Wang QK, Wang SL, He TX, Liu L, Wu JB. Response of organic carbon mineralization and microbial community to leaf litter and nutrient additions in subtropical forest soils [J]. *Soil Biol Biochem* 2014, **71**: 13-20
- 52 阮超越, 刘小飞, 吕茂奎, 李晓杰, 付作琴, 任寅榜, 黄俊, 谢锦升. 杉木人工林凋落物添加与去除对土壤碳氮及酶活性的影响[J]. 土壤学报, 2020, **57** (4): 954-962 [Ruan CY, Liu XF, Lü MK, Li XJ, Fu ZQ, Ren YB, Huang J, Xie JS. Effects of litter addition and removal on soil carbon, nitrogen and enzyme activities in *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. *Acta Ped Sin*, 2020, **57** (4): 954-962]