

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2024.01.002

卢孟雅, 丁雪丽. 稻田土壤微生物残体积对外源秸秆输入响应研究进展. 土壤, 2024, 56(1): 10–18.

稻田土壤微生物残体积对外源秸秆输入的响应研究进展^①

卢孟雅, 丁雪丽*

(中国气象局生态系统碳源汇重点开放实验室, 南京信息工程大学生态与应用气象学院, 南京 210044)

摘要: 稻田土壤碳循环是我国陆地生态系统碳循环的重要组成部分。促进稻田生态系统碳的固定及稳定对减缓全球气候变化起着不容忽视的作用。微生物主导的有机碳转化过程是土壤碳循环研究的核心, 微生物同化代谢介导的细胞残体迭代积累在土壤有机碳长期截获和稳定过程中发挥重要作用。与旱地土壤相比, 关于稻田土壤中微生物残体积动态对外源有机物质如作物秸秆输入的影响及主要影响因子的认识还相对有限, 对微生物通过同化作用参与土壤固碳的过程和机制尚缺乏系统认识。基于此, 本文介绍了微生物残体对土壤有机碳库形成和积累的重要性及评价指标, 重点探讨了秸秆还田对稻田土壤微生物残体积动态以及外源秸秆碳形成细胞残体转化过程的影响, 分析了影响微生物残体积转化的主要气候因素和土壤因素, 最后提出了未来应借助先进的光谱和高分辨率成像技术并结合同位素示踪对微生物残体的稳定性与机理开展更为深入的研究。

关键词: 秸秆还田; 稻田生态系统; 微生物残体; 土壤固碳; 影响因素

中图分类号: S154.2 文献标志码: A

Response of Soil Microbial Residue Accumulation in Paddy Soil to Straw Amendment: A Review

LU Mengya, DING Xueli*

(Key Laboratory of Ecosystem Carbon Source and Sink, China Meteorological Administration (ECSS-CMA), School of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: Carbon cycling in paddy soil is a crucial aspect of China's terrestrial ecosystem carbon cycle. Promoting the sequestration and stabilization of soil organic carbon in paddy ecosystem plays a critical role in mitigating global climate change. Soil microorganisms are the primary drivers of carbon cycling. There is an increasing recognition of the critical role of microbial residues/necromass in long-term carbon sequestration and stabilization in soil. However, there are fewer investigations on how exogenous organic matter inputs, such as crop straw amendment, affect the accumulation dynamics of microbial necromass in paddy soils compared to those conducted on dryland soils. Additionally, there is a lack of systematic understanding of the process and mechanism by which microbes participate in soil carbon sequestration via microbial necromass production and accumulation in paddy ecosystem. Therefore, this review firstly introduces the importance of microbial residues in the formation and accumulation of soil organic carbon pools using amino sugar biomarkers. Then, it elaborates on the responsive dynamics and stocks of microbial necromass following rice straw amendment, as well as the incorporation of straw-carbon into microbial amino sugars in rice paddy soils. And it also analyzes the main climatic and edaphic factors controlling the transformation of microbial-derived carbon accumulation. Finally, it proposes that advanced spectroscopy and high-resolution imaging technology should be used in combination with isotope tracing to conduct more in-depth research on necromass stabilization mechanisms in future studies.

Key words: Straw returning; Paddy ecosystem; Microbial residue; Soil carbon sequestration; Influence factors

稻田是我国典型农田生态系统, 是具有重大经济意义的土壤资源, 在保障粮食安全方面发挥着举

足轻重的作用^[1-2]。同时, 稻田土壤碳循环是我国陆地生态系统碳循环的重要组成部分。促进稻田生

①基金项目: 国家自然科学基金项目(42077085)和南京信息工程大学人才启动基金项目(2018r100)资助。

* 通讯作者(dingxueli@nuist.edu.cn)

作者简介: 卢孟雅(2000—), 女, 河南驻马店人, 硕士研究生, 研究方向为全球变化与土壤碳循环。E-mail: izzie_210@163.com

态系统碳的固定及稳定、减少温室气体排放对减缓区域和全球气候变化起着不容忽视的作用^[3]。外源有机碳输入是影响稻田土壤有机碳库动态的重要因素之一，在提升土壤有机质水平的同时，能够为土壤生物提供大量碳源。水稻秸秆还田被认为是增加稻田土壤固碳效能的重要措施，其对维持稻田生态系统的生产力和可持续性具有重要意义^[4-5]。微生物主导的有机碳转化过程是土壤碳循环过程研究的核心，控制着土壤碳的输入-输出平衡及积累与更新^[6-8]。

微生物死亡残体是土壤有机碳巨大的、动态的和持久的组成部分，也是陆地生态系统碳库的重要组成部分，评价土壤微生物死亡残体碳储量及其对全球变化响应的研究正成为生态系统碳循环研究的热点内容^[9]。微生物对土壤有机碳库形成和积累的贡献在很大程度上是通过同化代谢介导的细胞残体连续迭代累积过程体现的^[10]。研究表明，微生物来源有机碳是土壤稳定有机碳库的重要组成部分，在不同生态系统中其对有机碳库的贡献远超过传统意义上的认知^[11-12]。同时，微生物残体可通过与土壤矿物的相互作用和促进团聚化过程逐渐稳定在土壤中^[13-14]，构成土壤稳定有机碳的重要组分，进而在土壤有机碳截获过程中发挥重要作用^[10]。因此，微生物残体在土壤中的积累转化与分配与土壤有机碳的长期截获和稳定密切相关^[15-16]。目前，对稻田生态系统中外源秸秆等有机物质输入后土壤有机碳动态的微生物残体贡献机制尚不清楚，制约了对水稻土有机碳转化调控机制的理解和水稻土肥力管理技术的进一步提升^[17-18]。

与旱地土壤相比，关于稻田土壤中微生物残体积累动态对外源有机物质如作物秸秆输入的响应与主要影响因子的研究还相对有限，阐明秸秆还田后农田土壤微生物残体的积累动态、形成过程及其主要影响因素，有助于加深对外源有机物质输入后稻田土壤有机碳转化内在驱动机制的认识。基于此，本文首先介绍了微生物残体对土壤有机碳库形成和积累的贡献及评价指标，其次重点探讨了秸秆还田对稻田土壤微生物残体积累动态和形成过程的影响，阐述了影响微生物残体积累的主要作用因素，最后提出了秸秆还田对稻田土壤微生物残体积累驱动土壤有机碳稳定化过程中亟待加强的研究方向，以期为深入探究稻田土壤固碳的微生物过程和机理提供思路，并为生产实践上寻求有效调控稻田土壤有机碳截获的秸秆管理措施提供参考依据。

1 微生物残体对土壤有机碳积累的贡献及评价指标

1.1 微生物残体对土壤有机碳库的贡献

土壤有机碳是土壤储碳机制的核心要素，明确土壤有机碳的来源、组成与稳定性机制是深入认识陆地生态系统碳汇功能和应对气候变化的关键所在^[19-20]。微生物是土壤有机碳转化和养分循环的重要驱动力，认知微生物对土壤有机碳形成、转化及稳定的控制机制至关重要^[21]。外源有机物质输入后，很大一部分会经过微生物合成代谢作用进入细胞组分，并伴随微生物细胞生长、增殖和死亡等迭代过程，不断以代谢产物如胞外酶、胞外聚合物和死亡细胞残留物(即微生物残体)的形式积累在土壤中，从而促进土壤有机碳固定^[11,22]。微生物对土壤有机碳库形成和积累的贡献在很大程度上是同化代谢介导的细胞残体连续迭代累积过程的体现，构成微生物来源土壤有机质^[10]。近年来，随着生物学分析手段的不断进步，微生物残体在土壤有机碳形成和稳定过程中的作用受到越来越高的重视，越来越多的研究证据表明微生物源而非植物源有机物质是土壤稳定有机质的主要成分^[12,15,23]。

Liang 等^[10]提出的微生物碳泵机制(Microbial Carbon Pump)进一步明确了微生物同化代谢介导的细胞残体积累在土壤有机碳形成和截获过程中的作用。Liang 等^[11]基于 1996—2018 年微生物残体标识物——氨基糖数据，估算了温带农田、草地和森林生态系统表层土壤中真菌、细菌残体的数量及对土壤有机碳积累的贡献，结果表明，在农田和草地生态系统中微生物残体对土壤有机碳的贡献超过 50%，森林生态系统中占 30% 左右，说明微生物同化代谢介导的细胞残体积累在农田和草地土壤碳截获过程中占据重要比例。微生物残体对土壤有机碳的贡献及细菌/真菌残体比值因不同生态系统类型而异，农田土壤中的细菌/微生物残体比值和细菌/真菌残体比值大于草地和森林土壤，说明农田土壤中细菌残体碳的积累更多。Wang 等^[24]基于 0~150 cm 土体深度内的土壤氨基糖含量变化，在全球尺度上估计了农田、草地和森林生态系统中微生物残体的含量及其对有机碳库的贡献，结果表明，农田、草地和森林生态系统中微生物残体对表层土壤(0~20 cm)有机碳的平均贡献分别为 51%、47% 和 35%，农田和草地生态系统仍然高于森林生态系统，而且随着土层深度的变化微生物残体的积累数量具有显著差异，暗示土壤环境因子的异质性是微生物残体积累的重要影响因素。以上研究

说明,以微生物残体为代表的微生物源有机碳在陆地生态系统土壤碳截获过程中发挥重要作用,尤其是在农田生态系统中其对有机碳的贡献不容忽视。

1.2 微生物残体标识物及其同位素区分技术

具有来源指示作用的微生物来源物质称为生物标识物。近年来,以氨基糖作为标识物来评价微生物残体对土壤有机碳积累和转化的贡献逐渐得到了学术界的认可和广泛关注^[25-26]。氨基糖是微生物细胞壁的重要组成成分,是一种具有较高稳定性的微生物来源物质,通过微生物周而复始的生长-代谢-死亡循环不断地在土壤中积累,可以作为土壤微生物残留物的标识物,用以研究来源于真菌和细菌的残留碳氮的去向^[27-28]。目前关于土壤氨基糖的分离提取方法应用最广的是 Zhang 和 Amelung^[29]1996 年建立的糖腈乙酰胺衍生气相色谱法。土壤氨基糖在来源上具有异源性,在土壤中能被定量化的 4 种氨基糖中,氨基葡萄糖主要来源于真菌,胞壁酸唯一来源是细菌,氨基半乳糖主要由细菌合成,但仍具有争议,氨基甘露糖的来源尚不明确^[27,30]。同时,氨基糖具有较高的稳定性,不会随着外界环境因素的改变而迅速发生较大变化,对土壤微生物的长期作用过程具有“记忆效应”^[31]。综上,根据氨基糖的含量变化,可以评价微生物代谢残留物对土壤有机质积累的贡献;利用各氨基单糖的比值变化,可以区分真菌和细菌在土壤有机质循环过程中的相对贡献^[27-28]。关于外源有机物质输入后驱动土壤有机质积累和转化的微生物作用过程研究中,氨基糖的合成和转化特性研究有其独特的意义和价值^[32]。

进一步将氨基糖测定和稳定同位素(¹³C 或 ¹⁵N)标记技术结合起来,通过示踪标记底物进入不同微生物来源氨基糖的富集比例动态,可以有效评价外源底物转化过程中微生物群落组成的连续性变化信息^[22,33]。目前氨基糖同位素区分技术包括 He 等^[34]建立的气相色谱-质谱联机技术、气相色谱-燃烧-同位素比值质谱法^[35]以及阴离子交换高效液相色谱法^[36]。利用标记底物结合同位素区分技术,研究者发现土壤氨基糖的合成转化动态受到外加碳源数量和质量的影响,且不同微生物对外源底物输入的不同^[23,33,37]。Glaser 和 Gross^[35]研究发现,与细菌相比,真菌对早期凋落物的分解更有效,从而能够产生更多的真菌同化产物。而 Ding 等^[38]的研究结果表明,细菌在作物秸秆降解初期是发挥优势作用的微生物群体,因而能同化合成更多的细菌代谢残留物。可见,微生物群落中优势菌群的变化能够通过其代谢残留

物的数量和比例变化影响土壤有机质的转化和稳定性。He 等^[33]利用同位素标记底物-同位素气相色谱质谱联机技术,研究发现活性碳源持续添加(¹³C 标记葡萄糖)的情况下,微生物能够持续同化外源碳进行细胞组分的构建,并不断以细胞残体形式将外源碳富集到土壤有机碳库中。外源碳氮底物的连续添加会改变土壤微生物的群落结构,产生细菌和真菌的接替效应,并外加扰动下不断趋于新的平衡^[39]。因而,结合稳定同位素示踪技术能够有效评价外源有机物质输入后真菌和细菌残体对土壤有机碳库构建的贡献,提供土壤有机碳形成过程中的分子来源和微生物印记^[27-28,30]。

2 秸秆输入对稻田土壤微生物残体积累和形成过程的影响

在农田生态系统中,作物残体输入会对土壤-植物系统中物质和能量的输入-输出平衡产生扰动,进而对微生物的群落组成、数量及代谢活性产生影响^[40-42]。与此同时,作物残体等有机物料输入可能会改变微生物的底物利用策略和微生物来源有机组分的残留动态^[37],最终会影响土壤有机碳的积累和稳定。通常作物秸秆还田可以促进微生物数量增加和活性的提高,微生物数量的增加能够直接影响微生物同化合成的代谢产物。根据最新的一项整合研究结果,农田生态系统中微生物残体积累促进土壤有机碳库积累的贡献比例受农田长期不同管理措施(如施氮、厩肥和秸秆添加、耕作方式等)的显著影响,其中,作物秸秆还田能分别提升 19% 和 26% 的真、细菌残体积累量^[43]。这揭示了作物秸秆等有机物质输入对微生物残体积累过程的影响,对进一步明确微生物及其代谢产物在土壤有机质形成和转化过程中的作用具有重要意义。由于稻田特有的水耕熟化作用和淹水造成的独特还原厌氧环境,水稻土中外源有机物质输入后微生物代谢过程(同化合成和异化分解)会与旱地生态系统有所不同,相应的微生物代谢产物(细胞残留物)的数量和积累特征会有所差异^[44-45]。

2.1 秸秆施入对稻田土壤微生物残体积累动态的影响

长期有机物料输入会显著影响稻田土壤中氨基糖的积累数量及其占有机质的比例,且真菌和细菌来源氨基糖对有机物料添加的响应特征明显不同^[46-48]。已有研究表明,秸秆还田可以通过促进微生物残体的积累进而促进稻田土壤有机碳截获。对红壤丘陵区典型稻田的研究发现,长期(31 年)作物秸秆和有机肥输

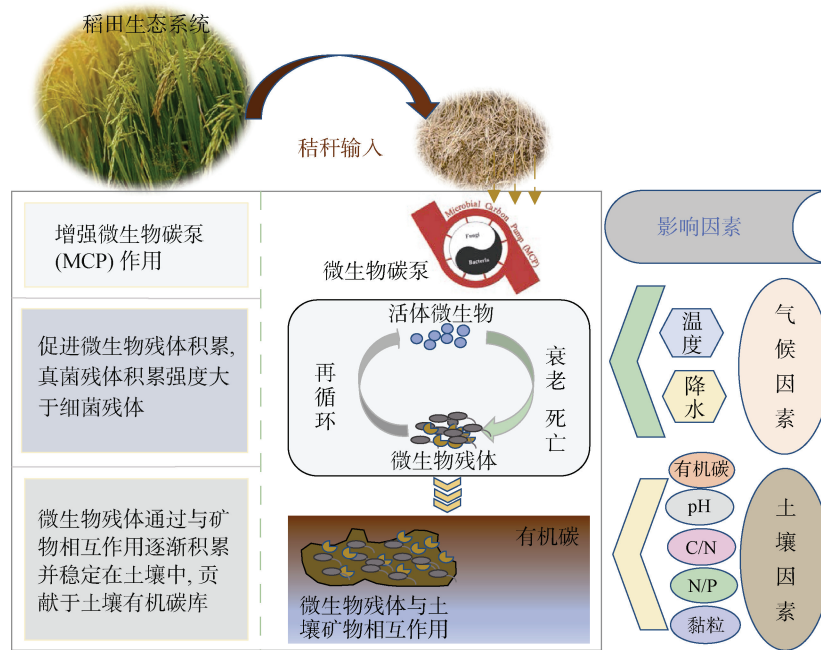
入促进水稻土根际和非根际土壤微生物生长速率, 最终促进微生物残体(以氨基糖指示)的积累, 与单施氮磷钾相比, 作物秸秆和有机肥添加后微生物残体的积累量增加达 27%~52%^[49]。与毗邻的旱作土壤相比, 水稻土在外源秸秆添加条件下土壤微生物生物量更大, 微生物周转速率更快, 但其矿化速率却明显低于旱地^[50], 这可能与微生物同化代谢介导的细胞残体积累密切相关。例如, Chen 等^[49]也发现, 稻田土壤有机碳含量与微生物残体积累之间有显著的正相关关系, 暗示作物残体输入能增强微生物通过活体或死亡残体积累进而维持稻田土壤较高的有机碳水平。Murugan 和 Kumar^[46]研究发现, 在水稻-油菜轮作或单一水稻种植体系下, 有机物料输入能显著增加稻田土壤微生物残体碳的积累量及其对土壤有机碳库的贡献比例。Chen 等^[45]通过配对采样的方法, 沿着我国东部 4 个水稻分布气候区采集了 240 对稻田和旱地表层土壤(中温带黑土、暖温带潮土、亚热带红壤和热带砖红壤), 研究结果表明, 4 个区域稻田土壤有机碳固持效率比相邻旱地土壤高 39%~127%。这主要是由于稻田淹水限制了微生物活性、抑制作物秸秆的分解过程, 促进以植物残体直接积累, 表现为土壤固持的有机碳中植物残体来源碳占 33%~54%、微生物残体碳相对比例较低(28%~36%), 而旱地土壤中积累的有机碳中微生物残体贡献为 40%~59%, 相应的植物残体贡献较低, 贡献率为 19%~42%。可见, 稻田和旱地土壤有机碳积累过程中微生物残体的贡献有所不同, 这与稻田土壤独特的淹水环境下外源有机物质的微生物转化过程与旱地生态系统有所不同有关。

作物秸秆输入后, 微生物通过同化代谢介导的残体积累也会促进稻田土壤氮素积累。Xia 等^[51]研究发现, 化肥与水稻秸秆长期配施能有效促进稻田土壤氮素的积累, 而且积累强度高于相同施肥处理下的农田旱地土壤^[52]。微生物来源氮(微生物生物量氮和细胞残体氮)和土壤全氮之间存在显著的正相关关系, 说明土壤氮库积累与微生物同化代谢固氮密切相关。此外, 有机物料输入对真菌菌残体的积累产生不同影响, 秸秆输入会显著促进真菌残体的积累, 细菌残体积累数量相对较少, 而有机肥施入对细菌残体的积累会产生较大的促进作用, 真菌积累数量相对较少。因此秸秆施入稻田土壤后真菌和细菌残体的相对比例会发现明显变化^[51]。以上研究表明, 外源秸秆输入促进稻田土壤有机碳增加的内在机制与微生物同化代谢作用介导的细胞残体积累过程密切相关。同时,

由于不同种类微生物(真菌和细菌)对底物添加的响应不同, 真菌和细菌同化外源碳生成细胞残体的数量和积累特征有所不同。这些变化将直接影响土壤有机碳库中微生物来源碳组分的积累数量和贡献比例^[35], 进而影响土壤有机碳库的组成及其稳定性的变化^[14,53]。因此, 深入开展外源秸秆输入后微生物代谢残体的组成特征和积累动态研究, 对进一步明确微生物及其代谢产物在稻田土壤有机碳形成和转化过程中的作用具有重要意义。

2.2 秸秆输入对微生物残体转化过程的影响

外源有机物质输入后, 微生物能够同化利用外源底物持续合成细胞组分, 并不断以死亡残体的形式积累在土壤中, 即“微生物碳泵”加强(图 1)^[8]。目前, 关于农田生态系统中作物秸秆输入后土壤微生物利用新加入底物碳合成细胞残体数量方面的研究还非常有限。已有关于有机物质输入对农田土壤微生物残体积累动态的研究多侧重于数量上的变化, 无法准确评价微生物对新加入底物利用和截获程度以及不同微生物的作用过程^[54]。结合稳定同位素示踪技术, 跟踪和描述土壤氨基糖的动态变化是探究和评价微生物同化代谢作用介导的有机碳转化和截获过程的重要手段^[22,34]。Chen 等^[55]以 ¹³C-水稻秸秆为碳源, 在室内培养条件下研究了水稻土氧化层和还原层中氨基糖对氮素(硫酸铵)添加的响应过程, 发现添加无机氮能够显著增加氧化层土层内微生物利用秸秆碳合成氨基糖的数量, 在还原层中影响并不显著, 说明水稻土不同层次中微生物同化水稻秸秆的数量有显著的差异, 推测这与水稻土中不同层次含氧量不同, 造成微生物对碳氮的利用、转化与循环过程差异有关。此外, 土壤中真菌来源和细菌来源氨基糖比值的变化范围是 12.5~14.6, 而利用外源碳的真菌和细菌的残留物比值变化范围为 1.0~1.7, 说明真菌和细菌对外源有机碳分解的贡献相当, 而对原有机碳的转化则以真菌占主导。此外, Bai 等^[37]发现微生物同化利用秸秆来源碳合成氨基糖的数量与加入作物秸秆的质量(不同组织部位)密切相关。以上研究表明, 外源碳和养分施入直接影响农田土壤中微生物利用底物合成氨基糖的过程。目前, 关于稻田生态系统中秸秆输入对微生物残体形成转化过程影响的研究还非常有限, 系统开展这方面研究工作将有助于在生产实践上通过寻求有效调控外源有机物质的微生物利用过程和同化强度的方法, 以进一步提高稻田土壤有机碳截获潜力及系统生产力。



(图中微生物碳泵参考 Liang 等^[10])

图 1 秸秆输入后稻田土壤微生物残体积累响应与主要影响因素框架图

Fig. 1 Schematic diagram of crop residue addition effects on soil necromass accumulation and main controlling factors in paddy soils

3 影响土壤微生物残体积累的主要因素

土壤微生物残体的积累受诸多因素影响,主要包括气候因子和土壤因子两个方面(图 1)^[43,45,56-57]。例如, Xia 等^[56]通过采集 240 对稻田和旱地表层土壤,分析我国 4 个气候区的稻田土壤中微生物残体的积累变化特征,发现微生物残体对土壤有机碳库的贡献受到气候因子(主要是年均温)的显著影响,其中,微生物残体对水稻土有机碳积累的贡献在温暖湿润的热带亚热带地区高于寒冷干燥的温带地区,并且真菌和细菌残体对气候因子变化的响应不同,说明不同气候区稻田土壤微生物残体的积累特征和内在机制不同。Chen 等^[45]进一步通过选择 40 对旱地和稻田土壤,基于植物和微生物标识物(氨基糖和木质素)的综合分析,发现稻田土壤中微生物残体来源碳低于旱地土壤,其中温度、pH 和黏粒含量是影响微生物残体积累的关键因素;稻田土壤固持的有机碳中微生物残体来源碳占 28%~36%,而旱地土壤中积累的有机碳微生物残留物贡献 40%~59%,稻田土壤和旱地土壤有机碳形成途径和潜在稳定性明显不同。相似地, Wang 等^[24]研究发现,降水、温度和土壤 pH 是控制微生物残体的重要环境因素,较低的温度和土壤 pH 有利于微生物残体积累。在全球气候变化背景下,开展温度升高、CO₂ 浓度增加等环境因子变化对秸秆等外源碳的微生物同化代谢过程的影响研究,将对进一

步推进对微生物介导的土壤碳循环过程及陆地生态碳循环机制的认识具有重要意义,目前关于这方面的研究亟待加强。

土壤中氮磷的可利用性及输入水平对稻田土壤碳循环起着关键的调控作用^[17,58]。氮磷元素的可利用性及其耦合效应可通过影响微生物群落结构、活性和底物利用策略等,控制外源有机碳同化和土壤原有有机质矿化的碳素周转和平衡特征^[59-60]。研究表明,稻田土壤有机碳的转化受氮磷供应水平的影响^[58,61]。Deng 和 Liang^[62]研究发现,微生物残体对有机碳库的潜在贡献受微生物和土壤的化学计量特征(C/N)控制。为了满足微生物生长对养分的需求,氮磷养分与高 C/N 植物残体配施会促进植物残体碳的分解转化,进而提高微生物碳源利用率及微生物来源碳进入土壤稳定有机碳库的数量^[63]。Ding 等^[64]的研究结果表明,无机氮素的供应水平直接影响土壤微生物残体的积累,表现为在一定氮素添加范围内,随着添加量的增加微生物残体的积累数量明显增加。Zhou 等^[65]最新的研究发现,通过长期的化肥滞后施入(Fertilizer Postponing, 生长前期少施,后期生长旺盛期多施)可以保证水稻生长后期土壤有较高的无机氮素水平来促进微生物的生长,进而增加微生物残体碳的积累。表层和底层土壤中与矿物结合的有机组分本质有很大不同,植物来源的化合物主要在表层土壤,而微生物来源物质则在底层土壤中占优势,说明土壤矿物

组成也是影响微生物残体积累的主要土壤因子^[66]。根据 Ni 等^[67]基于大尺度数据整合分析, 在较大尺度上微生物残体在土壤中的长期固持主要受土壤生物地球化学特性的调控, 其中土壤有机碳含量、微生物生物量、pH 和 C/N 是影响微生物残体积累的主要土壤因子。综上, 可以看出微生物残体是土壤有机碳形成的重要来源, 其对有机碳的贡献主要受到气候和土壤因子的影响, 但是在不同系统和不同研究尺度上, 影响微生物残体积累的主要驱动因子有所不同。

4 微生物残体稳定性与矿物保护机制

有机质与土壤矿物之间的相互作用是决定有机质稳定性的决定性因子^[68]。土壤矿物可以通过吸附、包藏、聚集、氧化还原反应和聚合等过程将植物或微生物衍生的不稳定有机碳组分转化为更稳定的形式(图 1)^[22-23]。明确微生物源碳在土壤矿物粒径中的分布及矿物保护机制是深入理解微生物参与土壤碳循环和长期固碳过程的关键问题所在。研究表明, 植物凋落物和根系碳输入可直接稳定在土壤矿物上, 但这种植物碳的大部分将被土壤微生物通过产生微生物生物量或其他微生物代谢物固定或释放^[9]。根据 Cotrufo 等^[13]提出的微生物效率-基质稳定性(Microbial efficiency-Matrix Stabilization, MEMS)概念模型, 来自植物残体的活性组分能被微生物高效同化利用, 伴随着植物残体降解过程的进行, 微生物代谢产物如细胞残体可通过促进团聚化过程及其与土壤矿物的化学结合变成稳定土壤有机质的主要前体物质。这个过程主要是粉粒级矿物颗粒涉及, 因为粉粒级矿物颗粒中有大量活性氧化物和层状硅酸盐表面。例如, Griepentrog 等^[69]的研究发现, 微生物残体在重组有机质中的分布比例最高, 说明微生物残体的稳定化过程主要是通过黏土矿物相结合。同时, 由于真菌和细菌残体的化学组成特性不同, 二者与土壤矿物相互作用的过程及稳定性不同, 最终使二者具有不同的转化速率^[23]。Cai 等^[70]在室内模拟培养条件下研究发现, 较高的黏粒含量促进了真菌的生长, 有利于微生物对底物的分解, 与此同时, 较高黏粒含量的土壤有着更高的氨基糖积累效率, 会促进微生物残体碳的固持, 而铁氧化物表现出与黏粒相反的特性。这些研究表明, 微生物残体的稳定性很大程度上取决于土壤矿物的保护作用, 其与土壤矿物的相互作用(矿物学保护机制)是影响微生物残体稳定性的重要作用机制^[13,70]。目前关于土壤中微生物残体的稳定性及其稳定机理研究相对有限, 尤其对矿物学保护机制

了解甚少^[19]。

同位素示踪技术结合土壤物理和化学分析方法, 是研究土壤有机碳组分在土壤基质空间分异特征及其稳定性的重要手段^[53,68]。近年来发展起来的土壤有机质波谱和光谱分析, 如核磁共振、近边 X 射线吸收精细结构光谱, 以及超高分辨率显微镜成像技术与同位素示踪技术相结合的纳米二次离子质谱技术, 为在微观尺度上揭示土壤有机组分在土壤矿物基质中的分配与稳定机理方面开展研究提供了有力的工具^[71]。Kopittke 等^[71]利用纳米二次离子质谱与同位素示踪法直接观察有机物质-黏土矿物的作用情况, 发现微生物源有机质如氨基酸和氨基糖等富氮组分更倾向于吸附在矿物表面, 进一步说明微生物代谢组分可通过与矿物相结合而稳定在土壤中; 同时研究发现, 微生物代谢组分的吸附数量因矿物组成不同(蒙脱石和高岭石)而有显著差异, 说明矿物结合有机质的稳定机制和土壤矿物学组成特性密切相关。Remusat 等^[72]利用扫描射线显微镜观察到同位素聚集的微观位点, 同时利用高分辨二次离子质谱成像观察到小规模“矿物-有机质”复合体中有机质的异质性, 且发现外源有机物质输入后, 经微生物利用转化后的有机物质可通过与矿物相结合而保持在土壤中。这与微生物代谢组分在稳定土壤有机碳形成过程中发挥重要作用的观点相吻合。此外, 矿物结合态有机质中促进微生物残体富集的另一原因可能是微生物群落偏好定殖于黏土表面间的微孔隙, 进而减小微生物与底物, 以及微生物残体和吸附位点之间的距离^[19]。黏土矿物(高岭石、蒙脱石)和金属氧化物(氧化铁、钠长石)可以驱动聚合作用, 产生更难降解的矿物结合有机碳。稻田土壤富含铁矿物, 碳铁耦合对土壤有机碳长期储存和稳定具有重要意义。目前还没有相关研究系统地定量结合到矿物表面的微生物残体含量。在当前和未来一段时间内, 可以进一步研究微生物源残体与矿物微界面的作用过程与稳定机理, 以深入认识土壤外源有机物质输入后微生物参与的固碳过程和稳定机制, 为“双碳背景下”进一步提升稻田土壤碳固定和稳定提供理论参考。

5 小结与展望

微生物残体是土壤有机碳库的重要组成部分, 外源有机物质如作物秸秆输入后, 微生物同化代谢驱动的细胞残体积累和稳定化过程在稻田土壤有机碳的长期截获和稳定过程中发挥重要作用。从微生物同化代谢驱动细胞残体积累进而促进外源碳截获和稳定的视

角,探讨秸秆输入后微生物残体的积累动态、形成过程和稳定机理,是深入认识微生物参与稻田土壤固碳过程、反馈机制与调控机制的重要内容,也是碳中和背景下探讨如何通过有效调控秸秆资源的微生物利用效率来进一步提升稻田土壤固碳潜力的理论基础。针对稻田土壤微生物残体固碳过程及其机制,当前仍亟待加强以下 3 方面研究。

5.1 量化微生物同化秸秆来源碳形成细胞残体的数量

关于稻田土壤中外源有机物质能在多大程度上被微生物同化利用,并最终以死亡残体形式贡献于水稻土有机碳的积累还知之甚少,尤其缺乏田间原位条件下微生物残体碳的同化过程研究。可利用微生物残体标识物与稳定同位素示踪技术相结合的手段,通过示踪标记秸秆碳(^{13}C)进入目标组分——氨基糖的合成转化过程,定量评价微生物通过同化代谢介导稻田土壤碳截获的潜力与贡献。同时结合其他活体微生物标识物,如细胞膜组分磷脂脂肪酸稳定同位素探针技术和稳定同位素核酸探针技术,系统研究秸秆碳同化过程中的关键微生物过程及其死亡残体积累与土壤有机碳动态变化之间的关联,从而阐明外源秸秆输入促进稻田土壤有机碳截获的微生物驱动机理。

5.2 阐明新生成的微生物残体在土壤中的去向与稳定性机理

阐明外源秸秆输入后新合成的微生物残体在土壤中的分布及其稳定性是深入理解土壤碳循环和有机碳形成的关键问题。同位素示踪技术结合土壤物理和化学分析方法是研究有机碳在土壤基质空间分异特征及其稳定性的重要手段。未来研究中可以考虑结合先进的光谱分析和高分辨率成像等技术手段来深入研究微生物残体新碳在土壤微域空间的分异特征及其与矿物结合形成稳定土壤有机碳的情况,以助于进一步丰富稻田土壤有机碳稳定机制的理论研究。目前关于这方面问题的探究还很匮乏,在当前和未来一段时间内需要进一步加强研究。

5.3 加强全球气候变化背景下微生物碳泵效率与机制研究

全球气候变化已成为一个不争的事实,温度升高、 CO_2 浓度增加、氮沉降等均会对秸秆等外源碳的微生物同化代谢过程产生深刻的影响,这将对微生物介导的陆地生态系统碳源-汇平衡产生深远影响。目前关于气候变化对微生物残体形成过程、积累效率的影响及驱动机制还缺乏系统的认识。因此,深入研究全球变化背景下微生物同化代谢介导的碳截获过程

是未来工作的重要内容,这方面研究将有助于进一步推进对微生物介导的土壤碳循环过程及陆地生态碳循环机制的认识,提升预测稻田生态系统固碳潜力,为实现“碳中和”战略目标提供理论依据。

参考文献:

- [1] 潘根兴,李恋卿,郑聚锋,等. 土壤碳循环研究及中国稻田土壤固碳研究的进展与问题[J]. 土壤学报, 2008, 45(5): 901-914.
- [2] Wu J. Carbon accumulation in paddy ecosystems in subtropical China: Evidence from landscape studies[J]. *European Journal of Soil Science*, 2011, 62(1): 29-34.
- [3] 于贵瑞. 全球变化与陆地生态系统碳循环和碳蓄积[M]. 北京: 气象出版社, 2003.
- [4] 李忠佩, 吴大付. 红壤水稻土有机碳库的平衡值确定及固碳潜力分析[J]. 土壤学报, 2006, 43(1): 46-52.
- [5] Yan X, Zhou H, Zhu Q H, et al. Carbon sequestration efficiency in paddy soil and upland soil under long-term fertilization in Southern China[J]. *Soil and Tillage Research*, 2013, 130: 42-51.
- [6] Lal R. Societal value of soil carbon[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2014, 69(6): 186A-192A.
- [7] 贺云龙, 齐玉春, 彭琴, 等. 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.
- [8] Kästner M, Miltner A. SOM and microbes—What is left from microbial life[M]// Garcia C, Nannipieri P, Hernandez T. *The Future of Soil Carbon*. San Diego, USA: Academic Press, 2018: 125-163.
- [9] Buckeridge K M, Creamer C, Whitaker J. Deconstructing the microbial necromass continuum to inform soil carbon sequestration[J]. *Functional Ecology*, 2022, 36(6): 1396-1410.
- [10] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage[J]. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.
- [11] Liang C, Amelung W, Lehmann J, et al. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter[J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(11): 3578-3590.
- [12] Ludwig M, Achtenhagen J, Miltner A, et al. Microbial contribution to SOM quantity and quality in density fractions of temperate arable soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 311-322.
- [13] Cotrufo M F, Wallenstein M D, Boot C M, et al. 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]. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 988-995.
- [14] Kögel-Knabner I, Amelung W. Dynamics, chemistry, and preservation of organic matter in soils[M]// *Treatise on Geochemistry*. Amsterdam: Elsevier, 2014: 157-215.

- [15] Schimel J P, Schaeffer S M. Microbial control over carbon cycling in soil[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 348.
- [16] Bore E K, Kuzyakov Y, Dippold M A. Glucose and ribose stabilization in soil: Convergence and divergence of carbon pathways assessed by position-specific labeling[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 54–61.
- [17] 吴金水, 葛体达, 胡亚军. 稻田土壤关键元素的生物地球化学耦合过程及其微生物调控机制[J]. *生态学报*, 2015, 35(20): 6626–6634.
- [18] 祝贞科, 肖谋良, 魏亮, 等. 稻田土壤固碳关键过程的生物地球化学机制及其碳中和对策[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2022, 30(4): 592–602.
- [19] Angst G, Mueller K E, Nierop K G J, et al. Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108189.
- [20] 梁超, 朱雪峰. 土壤微生物碳泵储碳机制概论[J]. *中国科学: 地球科学*, 2021, 51(5): 680–695.
- [21] Kallenbach C M, Grandy A S, Frey S D, et al. Microbial physiology and necromass regulate agricultural soil carbon accumulation[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 91: 279–290.
- [22] Gunina A, Dippold M, Glaser B, et al. Turnover of microbial groups and cell components in soil: ^{13}C analysis of cellular biomarkers[J]. *Biogeosciences*, 2017, 14(2): 271–283.
- [23] Wang C, Wang X, Pei G T, et al. Stabilization of microbial residues in soil organic matter after two years of decomposition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107687.
- [24] Wang B R, An S S, Liang C, et al. Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 162: 108422.
- [25] Geyer K, Schneckner J, Grandy A S, et al. Assessing microbial residues in soil as a potential carbon sink and moderator of carbon use efficiency[J]. *Biogeochemistry*, 2020, 151(2): 237–249.
- [26] Zhu X F, Jackson R D, DeLucia E H, et al. The soil microbial carbon pump: From conceptual insights to empirical assessments[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(11): 6032–6039.
- [27] Amelung W, Brodowski S, Sandhage-Hofmann A, et al. Chapter 6 combining biomarker with stable isotope analyses for assessing the transformation and turnover of soil organic matter[M]//*Advances in Agronomy*. Amsterdam: Elsevier, 2008: 155–250.
- [28] Joergensen R G. Amino sugars as specific indices for fungal and bacterial residues in soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(5): 559–568.
- [29] Zhang X D, Amelung W. Gas chromatographic determination of muramic acid, glucosamine, mannosamine, and galactosamine in soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(9): 1201–1206.
- [30] Guggenberger G, Frey S D, Six J, et al. Bacterial and fungal cell-wall residues in conventional and No-tillage agroecosystems[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63(5): 1188–1198.
- [31] Liang C, Balser T C. Preferential sequestration of microbial carbon in subsoils of a glacial-landscape toposequence, Dane County, WI, USA[J]. *Geoderma*, 2008, 148(1): 113–119.
- [32] 邵帅, 何红波, 张威, 等. 土壤有机质形成与来源研究进展[J]. *吉林师范大学学报(自然科学版)*, 2017, 38(1): 126–130.
- [33] He H B, Li X B, Zhang W, et al. Differentiating the dynamics of native and newly immobilized amino sugars in soil frequently amended with inorganic nitrogen and glucose[J]. *European Journal of Soil Science*, 2011, 62(1): 144–151.
- [34] He H B, Xie H T, Zhang X D. A novel GC/MS technique to assess ^{15}N and ^{13}C incorporation into soil amino sugars[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(5): 1083–1091.
- [35] Glaser B, Gross S. Compound-specific $\delta^{13}\text{C}$ analysis of individual amino sugars—a tool to quantify timing and amount of soil microbial residue stabilization[J]. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2005, 19(11): 1409–1416.
- [36] Bodé S, Deneff K, Boeckx P. Development and evaluation of a high-performance liquid chromatography/isotope ratio mass spectrometry methodology for $\delta^{13}\text{C}$ analyses of amino sugars in soil[J]. *Rapid Communications in Mass Spectrometry: RCM*, 2009, 23(16): 2519–2526.
- [37] Bai Z, Bodé S, Huygens D, et al. Kinetics of amino sugar formation from organic residues of different quality[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 814–821.
- [38] Ding X L, He H B, Zhang B, et al. Plant-N incorporation into microbial amino sugars as affected by inorganic N addition: A microcosm study of ^{15}N -labeled maize residue decomposition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(9): 1968–1974.
- [39] He H B, Zhang W, Zhang X D, et al. Temporal responses of soil microorganisms to substrate addition as indicated by amino sugar differentiation[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(6): 1155–1161.
- [40] Blagodatskaya E, Khomyakov N, Myachina O, et al. Microbial interactions affect sources of priming induced by cellulose[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 74: 39–49.
- [41] 栾璐, 郑洁, 程梦华, 等. 不同秸秆还田方式对旱地红壤细菌多样性及群落结构的影响[J]. *土壤*, 2021, 53(5): 991–997.
- [42] 高学振, 张丛志, 张佳宝, 等. 生物炭、秸秆和有机肥对砂姜黑土改性效果的对比研究[J]. *土壤*, 2016, 48(3): 468–474.
- [43] Zhou R R, Liu Y, Dungait J A J, et al. Microbial necromass in cropland soils: A global meta-analysis of management effects[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(7): 1998–2014.
- [44] Hatton P J, Bodé S, Angeli N, et al. Assimilation and accumulation of C by fungi and bacteria attached to soil density fractions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 79: 132–139.

- [45] Chen X B, Hu Y J, Xia Y H, et al. Contrasting pathways of carbon sequestration in paddy and upland soils[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(11): 2478–2490.
- [46] Murugan R, Kumar S. Influence of long-term fertilisation and crop rotation on changes in fungal and bacterial residues in a tropical rice-field soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(7): 847–856.
- [47] Peltre C, Gregorich E G, Bruun S, et al. Repeated application of organic waste affects soil organic matter composition: Evidence from thermal analysis, FTIR-PAS, amino sugars and lignin biomarkers[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 117–127.
- [48] Liu X, Zhou F, Hu G Q, et al. Dynamic contribution of microbial residues to soil organic matter accumulation influenced by maize straw mulching[J]. *Geoderma*, 2019, 333: 35–42.
- [49] Chen X B, Xia Y H, Rui Y C, et al. Microbial carbon use efficiency, biomass turnover, and necromass accumulation in paddy soil depending on fertilization[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 292: 106816.
- [50] 王玉竹, 周萍, 王娟, 等. 亚热带几种典型稻田与旱作土壤中外源输入秸秆的分解与转化差异[J]. *生态学报*, 2017, 37(19): 6457–6465.
- [51] Xia Y H, Chen X B, Zheng S M, et al. Manure application accumulates more nitrogen in paddy soils than rice straw but less from fungal necromass[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 319: 107575.
- [52] Ye G P, Lin Y X, Kuzyakov Y, et al. Manure over crop residues increases soil organic matter but decreases microbial necromass relative contribution in upland Ultisols: Results of a 27-year field experiment[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 134: 15–24.
- [53] Sokol N W, Sanderman J, Bradford M A. Pathways of mineral-associated soil organic matter formation: Integrating the role of plant carbon source, chemistry, and point of entry[J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(1): 12–24.
- [54] Dippold M A, Gunina A, Apostel C, et al. Metabolic tracing unravels pathways of fungal and bacterial amino sugar formation in soil[J]. *European Journal of Soil Science*, 2019, 70(2): 421–430.
- [55] Chen X B, Xia Y H, Hu Y J, et al. Effect of nitrogen fertilization on the fate of rice residue-C in paddy soil depending on depth: ^{13}C amino sugar analysis[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(4): 523–531.
- [56] Xia Y H, Chen X B, Hu Y J, et al. Contrasting contribution of fungal and bacterial residues to organic carbon accumulation in paddy soils across Eastern China[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55(8): 767–776.
- [57] 张彬, 陈奇, 丁雪丽, 等. 微生物残体在土壤中的积累转化过程与稳定机理研究进展[J]. *土壤学报*, 2022, 59(6): 1479–1491.
- [58] Ge T D, Li B Z, Zhu Z K, et al. Rice rhizodeposition and its utilization by microbial groups depends on N fertilization[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53(1): 37–48.
- [59] Griepentrog M, Eglinton T I, Hagedorn F, et al. Interactive effects of elevated CO_2 and nitrogen deposition on fatty acid molecular and isotope composition of above- and belowground tree biomass and forest soil fractions[J]. *Global Change Biology*, 2015, 21(1): 473–486.
- [60] Khan K S, Joergensen R G. Stoichiometry of the soil microbial biomass in response to amendments with varying C/N/P/S ratios[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55(3): 265–274.
- [61] 汤珍珠, 祝贞科, 沈冰洁, 等. 养分化学计量比对稻田土壤葡萄糖矿化及其激发效应的影响[J]. *土壤学报*, 2017, 54(1): 246–254.
- [62] Deng F B, Liang C. Revisiting the quantitative contribution of microbial necromass to soil carbon pool: Stoichiometric control by microbes and soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 165: 108486.
- [63] Fang Y Y, Singh B P, Cowie A, et al. Balancing nutrient stoichiometry facilitates the fate of wheat residue-carbon in physically defined soil organic matter fractions[J]. *Geoderma*, 2019, 354: 113883.
- [64] Ding X L, Zhang X D, He H B, et al. Dynamics of soil amino sugar pools during decomposition processes of corn residues as affected by inorganic N addition[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2010, 10(4): 758–766.
- [65] Zhou Y, Zhang J W, Xu L, et al. Long-term fertilizer postponing promotes soil organic carbon sequestration in paddy soils by accelerating lignin degradation and increasing microbial necromass[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 175: 108839.
- [66] Rumpel C, Rodríguez-Rodríguez A, González-Pérez J A, et al. Contrasting composition of free and mineral-bound organic matter in top- and subsoil horizons of Andosols[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2012, 48(4): 401–411.
- [67] Ni X Y, Liao S, Tan S Y, et al. A quantitative assessment of amino sugars in soil profiles[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 143: 107762.
- [68] Kögel-Knabner I, Guggenberger G, Kleber M, et al. Organo-mineral associations in temperate soils: Integrating biology, mineralogy, and organic matter chemistry[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171(1): 61–82.
- [69] Griepentrog M, Bodé S, Boeckx P, et al. Nitrogen deposition promotes the production of new fungal residues but retards the decomposition of old residues in forest soil fractions[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(1): 327–340.
- [70] Cai Y, Ma T, Wang Y Y, et al. Assessing the accumulation efficiency of various microbial carbon components in soils of different minerals[J]. *Geoderma*, 2022, 407: 115562.
- [71] Kopittke P M, Hernandez-Soriano M C, Dalal R C, et al. Nitrogen-rich microbial products provide new organo-mineral associations for the stabilization of soil organic matter[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(4): 1762–1770.
- [72] Remusat L, Hatton P J, Nico P S, et al. NanoSIMS study of organic matter associated with soil aggregates: Advantages, limitations, and combination with STXM[J]. *Environmental Science & Technology*, 2012, 46(7): 3943–3949.