

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.02.019

引用格式:王锡媛,李邵宇,王琪,等.中国北方温带草原土壤微生物残体碳含量及驱动因素[J].草地学报,2026,34(2):573—580

WANG Xi-yuan, LI Shao-yu, WANG-Qi, et al. The Content and Driving Factors of Soil Microbial Necromass Carbon in Temperate Grasslands of Northern China[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(2):573—580

中国北方温带草原土壤微生物残体碳含量及驱动因素

王锡媛¹, 李邵宇¹, 王琪², 邓扬臻¹, 张峰¹, 张彬¹, 赵萌莉¹,
陈信力^{1,3}, 韩国栋^{1*}

(1. 内蒙古农业大学草业学院草地资源教育部重点实验室, 内蒙古呼和浩特010019; 2. 乌兰察布市农牧业生态资源保护中心, 内蒙古乌兰察布012000; 3. 浙江农林大学森林食物资源挖掘与利用全国重点实验室, 浙江杭州311300)

摘要:微生物残体碳是土壤有机碳的重要组成部分,对维持和提升草地生态系统碳汇功能具有重要意义。中国北方温带草原是全球草地生态系统中的重要组成,目前对其微生物残体碳含量及驱动因素仍缺乏系统认知。为此,本研究在内蒙古地区沿自然降雨梯度自东向西设置样带,涵盖草甸草原、典型草原、荒漠草原三种草地类型,采用生物标志物法测定土壤氨基糖含量,结合气候和土壤特性,系统分析土壤微生物残体碳的分布及其驱动因素。结果表明,表层土壤微生物残体碳的含量平均值为 $10.65\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,细菌残体碳为 $4.79\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,真菌残体碳为 $14.80\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,真菌残体碳所占土壤有机碳比例大于细菌。结构方程模型分析表明,微生物残体碳主要受到年平均温度、可溶性有机碳和pH的调控。本研究结果深化了对中国北方温带草原中微生物残体碳分布格局及驱动机制的理解,为区域草地碳管理与土壤固碳潜力提升提供科学支撑。

关键词:中国北方温带草原;微生物残体碳;细菌残体碳;真菌残体碳;驱动因素

中图分类号:S812.2

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)02-0573-08

The Content and Driving Factors of Soil Microbial Necromass Carbon in Temperate Grasslands of Northern China

WANG Xi-yuan¹, LI Shao-yu¹, WANG-Qi², DENG Yang-zhen¹, ZHANG Feng¹, ZHANG Bin¹,
ZHAO Meng-li¹, CHEN Xin-li^{1,3}, HAN Guo-dong^{1*}

(1. College of Grassland Science, Inner Mongolia Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Resources, Ministry of Education of China, Hohhot, Inner Mongolia 010019, China; 2. Ulanqab Agricultural and Animal Husbandry Ecological Resources Conservation Center, Ulanqab, Inner Mongolia 012001, China; 3. Zhejiang A&F University, National Key Laboratory of Forest Food Resources Exploration and Utilization, Hangzhou, Zhejiang Province 311300, China)

Abstract: Microbial necromass carbon (MNC) constitutes a significant component of soil organic carbon (SOC) and plays a vital role in maintaining and enhancing carbon sequestration capacity of grassland ecosystems. The temperate grasslands of northern China represent a crucial component of global grassland ecosystems, but systematic understanding of their microbial necromass carbon content and its driving factors remains limited. To address this gap, this study established transects along a natural rainfall gradient from east to west in Inner Mongolia, covering three grassland types: meadow grassland, typical grassland, and desert grassland.

收稿日期:2025-03-17;修回日期:2025-06-24

基金项目:内蒙古自治区自然科学基金(2023MS03042);内蒙古自治区高等学校青年科技英才支持项目(NJYT24050);国家自然科学基金重大项目(32192463);国家重点研发计划(2024YFF1309000)资助

作者简介:王锡媛(2001-),女,汉族,内蒙古乌海人,硕士研究生,主要从事草地生态研究, E-mail:15694736166@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: nmghanguodong@163.com

Soil amino sugar content was measured using the biomarker method. By integrating climate and soil characteristics, the study systematically analyzed the distribution of soil microbial necromass carbon and its driving factors. Results indicate that the average microbial necromass carbon content in topsoil is $10.65 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, comprising $4.79 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ bacterial necromass carbon and $14.80 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ fungal necromass carbon. Structural equation modeling reveals that microbial necromass carbon is primarily regulated by annual mean temperature, dissolved organic carbon, and pH. These findings deepen our understanding of the distribution patterns and driving mechanisms of microbial necromass carbon in northern China's temperate grasslands, providing scientific support for regional grassland carbon management and enhancing soil carbon sequestration potential.

Key words: Temperate grasslands of northern China; Microbial necromass carbon; Bacterial necromass carbon; Fungal necromass carbon; Driving factors

土壤微生物作为陆地生态系统的重要组成部分,在有机碳的形成、转换与稳定等方面发挥着关键作用。微生物残体碳(Microbial necromass carbon, MNC)作为微生物死亡后遗留在土壤中的残体和部分代谢产物经转化和稳定后形成的有机碳组分^[1],主要由细菌残体碳(Bacterial necromass carbon, BNC)和真菌残体碳(Fungal necromass carbon, FNC)构成。微生物残体碳不仅是土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)的重要组成部分,在土壤碳循环中扮演关键角色,而且其动态变化是土壤碳库形成和维持的核心机制之一^[2]。基于微生物活动及其残体在土壤中的累积,Liang等^[1]提出“土壤微生物碳泵理论”,该理论认为土壤微生物通过“体内周转”途径和“续埋效应”促进了土壤稳定有机碳库的形成。一般来说,不同生态系统中土壤的微生物残体碳含量异质性较大^[3]。例如,Ding等^[4]在热带雨林的研究发现,总微生物残体碳含量的平均值为 $9.5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,真菌残体碳的浓度 $7.8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 约为细菌残体碳的4.7倍。青藏高原的高寒草地的微生物残体碳也由真菌残体碳主导,总微生物残体碳平均含量仅有 $2.74 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,而真菌残体碳含量高达 $2.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ^[5]。然而,细菌残体碳在生物结皮发育土壤微生物残体碳中占比高于真菌残体碳^[6]。另外,随着研究的不断深入和技术手段的发展,微生物残体碳对SOC的贡献也受到许多关注。有研究表明,在草原、农田和森林生态系统中,大于50%的SOC来源于微生物残体碳^[7-8]。但在不同生态系统中,由于SOC的形成和稳定机制各异,细菌、真菌残体碳与SOC的比值存在差异^[9]。例如,一项在黄土高原旱地生态系统开展的研究发现,裸露土壤中细菌残体碳与SOC的比值仅为0.06^[6],而在树龄为45年的云杉种植园中,真菌残体碳所占SOC的百分比却达22%^[10]。因此,探究源自不同微生物的残体碳与SOC之间的关联,有利于阐明在SOC的形成及转

化进程中真菌与细菌的作用。

草地是陆地生态系统的重要组成部分,其土壤有机碳库在调节气候变化过程中发挥着至关重要的作用^[11]。基于对氨基糖和胞壁酸等微生物残体标志物的定量分析,已有的大量研究表明,土壤微生物残体碳在草地生态系统中具有广泛的分布,且其对SOC的贡献显著高于其他生态系统。例如,Wang等^[12]整合分析1716项研究数据发现,全球草地土壤中微生物残体碳对SOC的贡献为47%,Liang等^[8]的研究也表明,全球草地表层土壤SOC中微生物残体碳的贡献达到61.8%。尽管已有研究在全球尺度上揭示微生物残体碳在草地土壤碳积累中的广泛作用,由于不同地区在气候条件和土壤理化性质等方面存在显著差异,微生物残体碳在区域尺度上的含量特征及影响机制仍缺乏实地观测支持。近年来,有许多研究以此为基础,在我国青藏高原高寒草甸^[13]、宁夏干旱-半干旱草地^[14]和蒙古高原温带草地^[15]等生态系统展开。结果均表明,微生物残体碳作为影响SOC固持能力的关键因子,在不同草地生态系统中,不仅分布具有差异,影响其积累的因子也不尽相同。因此,开展特定区域内微生物残体碳的研究,深入探究中国北方温带草原土壤微生物残体碳的分布、影响因素及其对SOC的贡献,不仅能揭示土壤碳库稳定性的微生物驱动机制,还可为草地生态系统保碳增汇措施的精准制定提供科学依据,是应对气候变化与实现土壤碳库长效固存的重要基础和前提。

微生物残体碳的动态变化受到多种生物和非生物因素的共同调控^[16],降水与温度等气候条件、土壤理化性质、植物多样性与凋落物输入均能对微生物残体碳产生重要影响。通常而言,温度的升高有利于微生物的生长和代谢活动,因而促进微生物残体碳的累积^[17]。但是也有一些研究指出,温度对微生物残体碳的影响受到底物有效性限制,当底物

中可利用养分匮乏时,部分残体碳可能会被胞外酶矿化分解从而降低其含量^[18]。同时,区域和全球尺度的研究表明,土壤理化性质、植物多样性和生产力等因素均能够通过调节微生物群落特征进而对微生物残体碳产生影响。值得一提的是真菌和细菌由于具有不同的生活史特征和生理特性,因而真菌残体碳和细菌残体碳可能受到不同因素的影响^[19]。例如,Wu等^[20]在最近的一项Meta分析中发现,降水量减少对总微生物残体碳与真菌残体碳具有显著的抑制作用,而对细菌残体碳却未产生显著影响。此外,还有研究表明土壤pH会通过影响微生物的群落组成,从而使微生物残体碳的含量发生变化^[21],而且土壤pH对于不同土壤类型中的微生物群落调控作用是一样的^[22]。对于生物因素而言,微生物生物量碳对微生物残体碳的影响在不同生态系统中会得到不同的结果。例如,在Guan等^[23]的一项青藏高原样带调查中发现,微生物生物量碳与微生物残体碳的积累具有极显著正相关关系。但是Liu的研究则表明,在干旱条件下微生物残体碳与微生物生物量碳之间并不存在显著的相关关系^[24]。综上所述,目前在区域尺度上对于影响微生物残体碳的因素仍存在争议。

内蒙古草地面积约79.2万km²,是欧亚草原的重要组成部分,整体与自东向西明显的气候类型地带性相对应,分别为草甸草原、典型草原和荒漠草原三个地带性二级植被亚型^[25]。目前,已有许多报道集中于单一草地类型的相关研究,但仍缺乏关于中国北方温带草原整体微生物残体碳的观测证据、也未探明其对SOC的贡献以及关键驱动因素^[14,26]。基于此,本研究在内蒙古开展1500 km的样带调查,测定沿该样带分布的57个样点的土壤微生物残体碳和微生物生物量碳含量,获取气候、土壤理化性质等指标,探究内蒙古草地生态系统中微生物残体碳的含量特征、占SOC的比例以及生物因素、非生物因素之间的关系和对微生物残体碳的影响,拟解决以下科学问题:(1)中国北方温带草原土壤微生物残体碳含量及其占SOC的比例如何?(2)明确驱动微生物残体碳变化的关键因素。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本试验以内蒙古草原为研究区(97.20~

126.07°E,37.24~53.38°N),植被和土壤特征呈现出明显的地带性分布。从东至西依次为草甸草原、典型草原和荒漠草原。草甸草原主要分布在内蒙古东北部,以中温带半干旱大陆性季风气候为主,年平均降水量449.0 mm,年平均温度2.9℃,土壤多为黑钙土,主要优势种为羊草(*Leymus chinensis*)和贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)等;典型草原以温带半干旱大陆性气候为主,年平均气温1.1℃,年平均降水343.5 mm,土壤为沙质栗钙土黑钙土或暗栗钙土,优势种主要有大针茅(*Stipa grandis*)、冰草(*Agropyron cristatum*)等;荒漠草原地处大陆内部,年平均温度在1℃~6℃,年平均降水在110~350 mm之间,该区域的主要优势种为短花针茅(*Stipa breviflora*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)等,土壤类型多为淡栗钙土。内蒙古草原约占全国草原总面积的1/4,构成中国北方温带草原的主体。

1.2 样品采集

本研究于2022年7—8月植物生长高峰期,在内蒙古区域内沿天然降水梯度自东向西开展样带调查,共设置57个样点。为减少人为干扰,样点尽量选择无放牧活动、土地利用强度低且远离道路的自然区域。每个样点随机设置3个30 m×30 m大样方,其内再划分3个1 m×1 m小样方用于土壤重复采样,使用直径7.5 cm土钻采集0~10 cm表层土壤,每个样方取3钻并混合均匀,经2 mm筛后风干用于氨基糖和理化性质的测定。共513份土壤样品,每个样点包含9个土壤样品重复。

1.3 测定方法

1.3.1 土壤氨基糖的测定 土壤氨基糖的测定参考Zhang等^[27]的方法,具体操作如下。首先,称取一定量的土壤样品,在105℃下用10 mL的6 mol·L⁻¹ HCl水解8h。将消解后的样品冷却至室温,加入100 μL肌醇(内标1)并过滤,随后真空干燥滤液。将干燥后的残留物溶解,调节溶液pH至6.6~6.8,3000 r·min⁻¹离心后取上清液冷冻干燥。无水甲醇溶解冻干的样品,再次离心并把上清液于45℃下用N₂吹干。接着,加入1 mL蒸馏水和100 μL N-甲基氨基葡萄糖(内标2),摇匀后冻干。向冻干后的样品中加入0.3 mL衍生试剂(盐酸羟胺和4-二甲氨基吡啶溶于4:1吡啶-甲醇溶液),80℃水浴加热30 min,冷却后加入乙酸酐于水浴加热(80℃)60 min,再次

冷却后加入二氯甲烷以提取氨基糖衍生物。利用 $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ HCl 和超纯水去除过量的衍生试剂。最后,将上述样品用 $\text{N}_2(45^\circ\text{C})$ 吹干,溶于正己烷-乙酸乙酯溶剂 ($V/V=1:1$)。采用气相色谱仪 (Agilent 6890A, Agilent Technologies, USA) 进行测定,使用 HP-5 色谱柱,并设置进样量为 $1 \mu\text{L}$ 。测定过程中,设定初始温度 120°C 并保持 1 min,以每分钟 10°C 升至 250°C ,保持 2.5 min;最后以 $20^\circ\text{C} \cdot \text{min}^{-1}$ 升至 270°C 保持 2 min。基于土壤样品中氨基葡萄糖 GluN 和胞壁酸 MurA 含量,通过计算获得细菌、真菌残体碳以及微生物残体碳的含量。计算公式如下:

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

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

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

式中:FNC、BNC、MNC 分别为真菌残体碳、细菌残体碳和总微生物残体碳 ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$); 179.17 和 251.23 分别是氨基葡萄糖和胞壁酸的分子量;9 是氨基葡萄糖到真菌残体碳的转换值;45 是胞壁酸到细菌残体碳的转换值。

1.3.2 其他土壤指标的测定 土壤有机碳 (SOC) 含量通过元素分析仪 (Elementar Vario EL cube, 德国) 测定,检测前使用 1 M 盐酸去除无机碳。可溶性有机碳 (DOC) 用去离子水浸提 1 小时后,采用总有机碳分析仪 (Vario PYRO Cube, 德国) 定量。土壤微生物生物量碳 (MBC) 采用氯仿熏蒸 $\text{K}_2\text{SO}_4(0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1})$ 浸提法;pH 值以土水比 (1:2.5) 为标准,采用便携式 pH 计 (STARTER 300, OHAUS, 美国) 测定。

1.4 气候数据

通过 WorldClimate (<http://www.worldclim.org/>) 获取内蒙古地区 2022 年的年平均气温 (Annual mean temperature, AMT) 和年平均降水量 (Annual mean precipitation, AMP) 数据。

1.5 数据处理与分析

通过 Microsoft Excel 2010 软件对数据进行计算和整理,采用 SPSS 软件 (IBM SPSS Statistics 27) 检验数据是否满足正态分布,并进行相关分析,用 Origin2021 分别绘制内蒙古草地生态系统微生物残体碳、细菌残体碳、真菌残体碳的分布图、三者与 SOC 比值的箱线图,以及微生物残体碳与生物和非生物因子的相关性热图,最后使用 Amos Graphics (IBM SPSS Amos 24.0) 对影响中国北方温带草原微生物残体碳的因子建立结构方程模型,探究不同驱动因子对总微生物残体碳的影响机制。

2 结果与分析

2.1 土壤总微生物残体碳、细菌残体碳和真菌残体碳的含量特征

微生物残体碳、细菌残体碳和真菌残体碳含量特征均满足正态分布 (图 1)。其中,微生物残体碳含量最大值为 $18.89 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,最小值为 $4.61 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,平均值为 $10.65 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$;细菌残体碳最大值为 $5.75 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,最小值为 $1.57 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,平均值为 $4.79 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$;真菌残体碳含量最大值为 $18.03 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,最小值为 $1.81 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,平均值为 $14.80 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

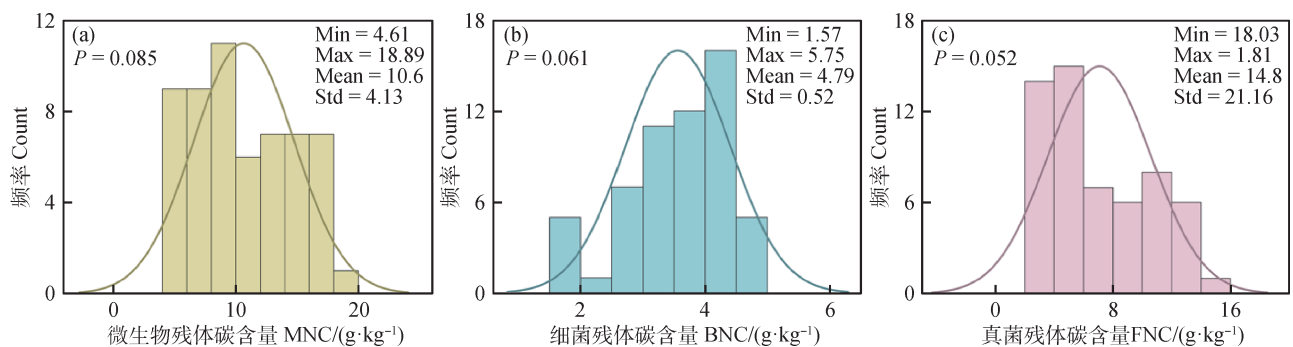


图 1 微生物残体碳、细菌残体碳和真菌残体碳的含量特征

Fig. 1 Content characteristics of microbial necromass carbon (MNC), bacterial necromass carbon (BNC) and fungal necromass carbon (FNC)

注:Min,最小值;Max,最大值;Mean,平均值;Std,标准差

Note: Min, minimum; Max, maximum; Mean, average; Std, standard deviation

2.2 土壤总微生物残体碳、真菌残体碳、细菌残体碳与土壤有机碳的比例

草地生态系统中微生物残体碳与 SOC 的平均百分比为 45.0%,真菌残体碳和细菌残体碳占 SOC 比例的平均值分别为 28.6% 和 16.4%,真菌残体碳与 SOC 的比例大于细菌残体碳。

2.3 气候及土壤因子特征

样带上 57 个样点的年平均气温 (AMT)、年平均降水 (AMP)、土壤 pH、可溶性有机碳和微生物生物量碳的最大、最小值,平均值和标准差。其中,年平均降水的平均值为 301.75 mm、最大值 447 mm、最小值 195 mm,而且标准差为 74.82;年平均气温的最大和最小值分别为 6.03℃ 和 -3.33℃。土壤 pH 值的平均值为 7.33,标准差 0.44。可溶性有机碳和微生物生物量碳的平均值分别是 72.21 mg·kg⁻¹ 和 234.39 g·kg⁻¹。

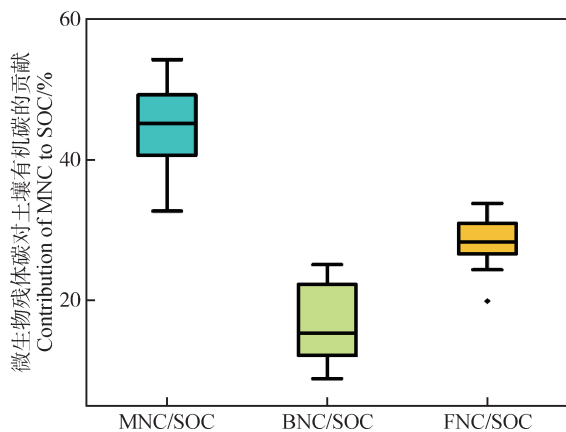


图 2 总微生物残体碳、细菌残体碳、真菌残体碳占土壤有机碳来源的比例

Fig. 2 Proportion of MNC, BNC and FNC in the sources of SOC

表 1 草地生态系统气候及土壤因子的含量特征

Table 1 Content characteristics of climate and soil factors in the grassland ecosystem

指标 Index	最大值 Maximum	最小值 Minimum	平均值 Mean	标准差 Standard deviation
年平均气温 Annual mean temperature/℃	6.03	-3.33	1.35	2.37
年平均降水 Annual mean precipitation/mm	447	195	301.75	74.82
土壤 pH Soil pH	8.09	6.69	7.33	0.44
可溶性有机碳 Dissolved organic carbon/(mg·kg ⁻¹)	110.82	33.19	72.21	17.78
微生物生物量碳 Microbial biomass carbon/(g·kg ⁻¹)	354.41	121.75	234.39	54.62

2.4 生物和非生物因子对微生物残体碳含量的影响

微生物残体碳含量与 AMP 和可溶性有机碳呈显著正相关关系,微生物残体碳与 AMT 和土壤 pH 值为显著负相关关系,与微生物生物量碳含量间无显著相关关系(图 3)。

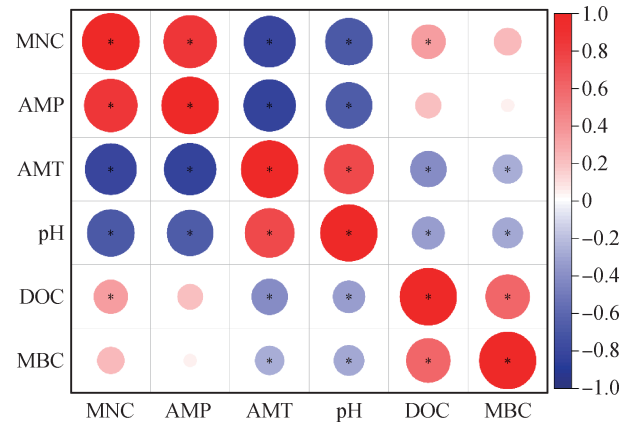


图 3 总微生物残体碳、气候及各土壤因子之间的相关性

Fig. 3 The correlation between microbial necromass carbon, climate, and various soil factors in the grassland ecosystem of Inner Mongolia

注: AMT, 年均温; AMP, 年降水量; DOC, 可溶性有机碳; MBC, 微生物生物量碳; pH, 土壤 pH。*, $P < 0.05$

Note: AMT, annual mean temperature; AMP, annual mean precipitation; DOC, dissolved organic carbon; MBC, microbial biomass carbon; pH, soil pH. *, $P < 0.05$

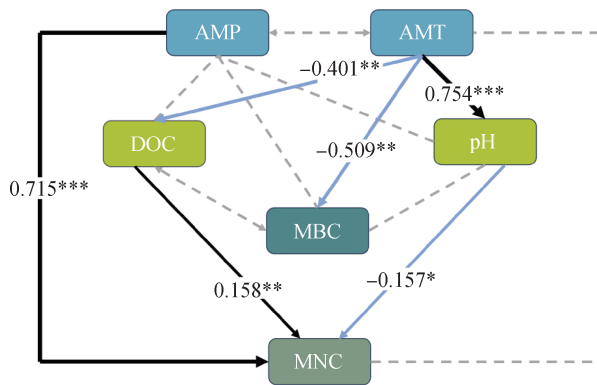
2.5 微生物残体碳的驱动机制

采用结构方程模型分析微生物残体碳 (MNC) 与气候、土壤性质及微生物之间的直接与间接关系 (图 4)。结果显示,微生物残体碳 (MNC) 直接受到年降水 (AMP)、pH 值和可溶性有机碳 (DOC) 的共同影响,效应系数分别为 0.715, -0.157 和 0.158。年均温 (AMT) 通过影响可溶性有机碳 (DOC) 和土壤 pH, 间接导致微生物残体碳变化, 并且对微生物生物量碳 (MBC) 呈现出显著负效应 ($P < 0.01$), 效应系数分别为 -0.509。

3 讨论

3.1 微生物残体碳含量及其占土壤有机碳的比例

细菌残体碳与真菌残体碳是构成微生物残体碳的关键成分,其动态变化揭示了土壤微生物群落结构及碳循环过程的变化^[28]。在本研究中,中国北方温带草原土壤中总微生物残体碳的平均含量是 10.65 g·kg⁻¹ (图 1), 显著低于在温带森林的观测结



Probability level = 0.40 RMSEA = 0.03 AIC = 37.18

图4 气候和土壤因子对总微生物残体碳的效应

Fig. 4 The effects of climate and soil factors on microbial necromass carbon

注:图中实线表示显著影响路径($P < 0.05$),虚线表示不显著路径,黑色表示正效应,蓝色表示负效应。***表示极显著($P < 0.001$),**表示显著($P < 0.01$),*表示显著($P < 0.05$)

Note: In the figure, the solid line indicates a significant influence path ($P < 0.05$), the dotted line indicates an insignificant path, the black indicates a positive effect, and the blue indicates a negative effect. *** means extremely significant ($P < 0.001$), ** means significant ($P < 0.01$), * means significant ($P < 0.05$)

果($24.14 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[29],这是由于森林生态系统中植物物种多样性大于草原,较高的植物物种多样性会对土壤矿物组分产生直接或间接影响,有助于微生物残体碳与土壤矿物结合,提高矿物保护能力,从而促进残体碳在土壤中的稳定积累^[30]。此外,本研究的结果高于Zhao等^[31]在内蒙古半干旱草原放牧草地上的观测数据($5.84 \sim 6.95 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),因为连续放牧会改变土壤理化性质以及微生物群落特征。一方面,牲畜践踏会导致土壤压实、增加容重,降低水分和氧气供应,进而抑制微生物活性,减少微生物残体碳形成^[32]。同时,放牧通过选择性破坏真菌菌丝,降低了真菌群落的优势度。由于真菌在复杂有机质分解和微生物残体碳周转中的重要作用,其功能削弱将降低微生物残体碳的稳定积累^[33]。综上,不同的生态系统与土地利用方式都会影响区域尺度总微生物残体碳的积累。另外,与大多数研究结果一致^[5-6],中国北方温带草原土壤真菌残体碳的含量高于细菌残体碳。究其原因,首先,真菌具有较大的生物量,细胞死亡后形成的残体更容易积累^[34];其次,真菌细胞壁中含有几丁质等难分解的物质,使得真菌残体更难被分解利用^[35]。

土壤微生物残体碳是有机碳的稳定组成,可以体现出生态系统的长期变化。但土地利用方式的不同,即不同生态系统之间SOC储量及其各组分碳

含量不尽相同。Wang等^[12]通过meta分析发现,草地土壤中微生物残体碳占总SOC的47%,但在森林土壤中微生物残体碳只占总SOC的35%,此结果支持了本研究中微生物残体碳与SOC的比值达到45%。原因在于,草地比森林具有更多的根系生物量(草地67%,森林22%)^[36]和根系分泌物^[37],富含养分的根系分泌物能刺激土壤微生物的活性,其残体会随着微生物生物量的增加而增加^[22-23],使得在草地SOC的积累中微生物残体碳占据的比例更大。此外,本研究中真菌残体碳的比值为细菌的1.74倍(图2),说明在内蒙古天然草地上真菌残体碳主导了微生物残体碳的积累。Yang等人^[33]发现,恢复草地上细菌残体碳与SOC的比值大于真菌残体碳。造成此差异的原因可能是,细菌残体可能更易通过与土壤微团聚体和黏土矿物的相互作用,受到物理保护而难以分解,增加细菌残体碳积累,最终导致细菌残体碳对SOC的作用占据主导地位^[38]。

3.2 土壤微生物残体碳的驱动因素

微生物量碳作为土壤中最活跃的部分,是微生物残体碳最重要的影响因素之一。但与多数研究结果不同^[39-41],我们的研究发现,微生物生物量碳与微生物残体碳含量无显著相关关系(图3)。造成这一差异的原因是,微生物周转速率、土壤碳氮底物供给能力等因素也会影响微生物残体碳的积累^[24],当多种因素共同调控,致使残体碳的生产和分解之间可能达到动态平衡,总微生物残体碳对微生物生物量碳变化也不发生响应。这一结果可以说明微生物残体碳的积累具有较强的生态适应性和环境缓冲能力。

AMP与总微生物残体碳呈现极显著正相关关系(图4)。一项黄土高原的研究与本研究也有相似的结果^[42],原因可能是降水变化通过改变土壤水分从而调控陆地微生物活动(如生长、代谢、分解效率等),影响微生物残体碳的积累^[10]。而且,本研究发现,土壤pH值与残体碳含量的增加呈显著负相关。这主要是因为土壤pH值降低有利于真菌微生物的生长,使真菌残体增多^[43]。又因为真菌残体比细菌残体更难分解,因此其比例的增加会促进微生物残体碳含量的增加。相似地,一项于典型温带草原上进行的研究发现,微生物残体碳的矿物保护作用会随土壤pH的降低而增强,从而促进土壤碳根际的沉积,其通过提高微生物碳利用效率,使得微生物残体碳的积累^[33],进一步证实了我们的发现。此

外, Jia等^[44]的研究证明可溶性有机碳的增加会对微生物残体碳含量产生正效应, 与本研究结果一致。原因是可溶性有机碳作为土壤中可直接被微生物利用的养分, 其含量升高能促进微生物增殖、加速微生物周转, 提高微生物残体在土壤中的积累, 进而增高总残体碳含量^[45]。

4 结论

本研究基于中国北方温带草原的大尺度样带调查, 系统揭示土壤微生物残体碳的组成特征及其主要驱动因子, 明确了真菌残体碳在草原土壤碳库中的主导地位, 证实了“真菌途径”是维持和提升该区域草地土壤有机碳稳定性的关键生态过程, 揭示了非生物因子对微生物残体碳的关键调控作用, 发现年均降水与可溶性有机碳是驱动微生物残体碳积累的直接因素, 因此在评估和预测中国北方温带草原土壤碳汇功能时, 需重点关注真菌介导的碳循环途径, 并考虑降水格局变化及土壤环境的协同影响。

参考文献

- [1] LIANG C, SCHIMEL J P, JASTROW J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage[J]. *Nature Microbiology*, 2017, 2(8): 17105
- [2] MA T, ZHU S S, WANG Z H, et al. Divergent accumulation of microbial necromass and plant lignin components in grassland soils[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3480
- [3] CAO Y F, DING J Z, LI J, et al. Necromass-derived soil organic carbon and its drivers at the global scale[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 181: 109025
- [4] DING Z Q, MOU Z J, LI Y P, et al. Spatial variation and controls of soil microbial necromass carbon in a tropical montane rain-forest[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 921: 170986
- [5] 贺美, 秦书琪, 冯雪徽, 等. 青藏高原多年冻土微生物残体碳的分布特征及其驱动因素[J]. *科学通报*, 2024, 69(7): 925-938
- [6] HE M, QIN S Q, FENG X H, et al. Spatial distributions and key drivers of microbial necromass carbon in permafrost deposits across the Tibetan Plateau[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2024, 69(7): 925-938
- [7] SHI J, LU L J, ZANG J X, et al. Multitrophic interactions support belowground carbon sequestration through microbial necromass accumulation in dryland biocrusts[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2025, 202: 109708
- [8] KHAN K S, MACK R, CASTILLO X, et al. Microbial biomass, fungal and bacterial residues, and their relationships to the soil organic matter C/N/P/S ratios[J]. *Geoderma*, 2016, 271: 115-123
- [9] 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
- [10] HUANG Y, LIANG C, DUAN X W, et al. Variation of microbial residue contribution to soil organic carbon sequestration following land use change in a subtropical karst region[J]. *Geoderma*, 2019, 353: 340-346
- [11] WANG Q T, WANG J P, ZHANG Z L, et al. Microbial metabolic traits drive the differential contribution of microbial necromass to soil organic carbon between the rhizosphere of absorptive roots and transport roots[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 197: 109529
- [12] 杨建强, 曹梦琪, 王裕, 等. 内蒙古不同类型草地土壤氨氧化细菌和古菌的比较研究[J]. *草地学报*, 2021, 29(12): 2664-2669
- [13] YANG J Q, CAO M Q, WANG G, et al. The characteristics of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing Archaea in different grassland types of Inner Mongolia[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(12): 2664-2669
- [14] 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
- [15] ZHANG X Y, JIA J, CHEN L T, et al. Aridity and NPP constrain contribution of microbial necromass to soil organic carbon in the Qinghai-Tibet alpine grasslands[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108213
- [16] 马进鹏, 吴梦瑶, 张雅琪, 等. 宁夏不同草地类型土壤微生物残体碳积累特征及其影响因素[J]. *生态学报*, 2024, 44(20): 9300-9313
- [17] MA J P, WU M Y, ZHANG Y Q, et al. Accumulation and influencing factors of soil microbial necromass carbon in different grassland types of Ningxia, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(20): 9300-9313
- [18] 韩瀛. 蒙古高原草原土壤微生物残体碳空间分布格局及其驱动因素研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2024: 49-51
- [19] HAN Y. Study on the spatial distribution pattern and driving factors of soil microbial necromass carbon in grasslands of the Mongolian plateau[D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2024: 49-51
- [20] 蔡明明, 陈慧敏, 王小铁, 等. 生草覆盖对有机猕猴桃园土壤有机碳组分和微生物群落特征的影响[J]. *草地学报*, 2025, 33(7): 2162-2171
- [21] CAI M M, CHEN H M, WANG X T, et al. Effects of cover crops on soil organic carbon and microbial community characteristics of organic kiwifruit orchards in Guanzhong Region[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(7): 2162-2171
- [22] 杨阳, 王宝荣, 窦艳星, 等. 植物源和微生物源土壤有机碳转化与稳定研究进展[J]. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 111-123
- [23] YANG Y, WANG B R, DOU Y X, et al. Advances in the research of transformation and stabilization of soil organic carbon from plant and microbe[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(1): 111-123
- [24] LIU X F, TIAN Y, HEINZLE J, et al. Long-term soil warming decreases soil microbial necromass carbon by adversely affecting its production and decomposition[J]. *Global Change Biology*, 2024, 30(6): e17379
- [25] LIU X K, WANG Y, ZHAO Y K, et al. Bacterial necromass carbon of inland wetlands is regulated by bacterial diversity and

- community composition while fungal necromass carbon is mainly affected by community composition[J]. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 2025, 13(2):115860
- [20] WU W A, FENG J G, WANG X D, et al. The response of soil microbial necromass carbon to global change: A global meta-analysis[J]. *Catena*, 2025, 249:108693
- [21] ROUSK J, BÅÅTH E, BROOKES P C, et al. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil[J]. *The ISME Journal*, 2010, 4(10):1340-1351
- [22] BÅÅTH E, ANDERSON T H. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(7):955-963
- [23] GUAN Z H, JIA B, NIU Z Q, et al. Humidity controls soil organic carbon accrual in grassland on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2025, 201:109655
- [24] LIU Y W, ZOU X M, CHEN H Y H, et al. Fungal necromass is reduced by intensive drought in subsoil but not in topsoil[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(24):7159-7172
- [25] 张峰, 李邵宇, 杨立山, 等. 内蒙古不同草地类型植物群落地上净初级生产力的影响因素[J]. *草地学报*, 2025, 33(3):902-909
- ZHANG F, LI S Y, YANG L S, et al. Influencing factors of above-ground net primary productivity of plant communities under different grassland types in Inner Mongolia[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(3):902-909
- [26] HE M, FANG K, CHEN L Y, et al. Depth-dependent drivers of soil microbial necromass carbon across Tibetan alpine grasslands[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(3):936-949
- [27] 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
- [28] ZHENG T T, XIE H T, THOMPSON G L, et al. Shifts in microbial metabolic pathway for soil carbon accumulation along subtropical forest succession[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160:108335
- [29] XU S, SONG X Y, ZENG H, et al. Soil microbial necromass carbon in forests: A global synthesis of patterns and controlling factors[J]. *Soil Ecology Letters*, 2024, 6(4):240237
- [30] QIAN Z Y, LI Y N, DU H, et al. Increasing plant species diversity enhances microbial necromass carbon content but does not alter its contribution to soil organic carbon pool in a subtropical forest[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 187:109183
- [31] ZHAO T Q, SUO R Z, ALEMU A W, et al. High stocking rates effects in continuous season long grazing reduces the contribution of microbial necromass to soil organic carbon in a semi-arid grassland in Inner Mongolia[J]. *Journal of Environmental Management*, 2024, 357:120765
- [32] HEWINS D B, LYSENG M P, SCHODERBEK D F, et al. Grazing and climate effects on soil organic carbon concentration and particle-size association in northern grasslands[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1):1336
- [33] YANG Y, DOU Y X, WANG B R, et al. Increasing contribution of microbial residues to soil organic carbon in grassland restoration chronosequence[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 170:108688
- [34] DONHAUSER J, QI W H, BERGK-PINTO B, et al. High temperatures enhance the microbial genetic potential to recycle C and N from necromass in high-mountain soils[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(7):1365-1386
- [35] ZHU X M, ZHANG Z L, WANG Q T, et al. More soil organic carbon is sequestered through the Mycelium pathway than through the root pathway under nitrogen enrichment in an alpine forest[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(16):4947-4961
- [36] MA H Z, MO L D, CROWTHER T W, et al. The global distribution and environmental drivers of aboveground versus belowground plant biomass[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, 5(8):1110-1122
- [37] HAO H J, WANG R, LI S C, et al. Different contributions of microbial and plant residues to soil organic carbon accumulation during planted forest and abandoned farmland restoration, Loess Plateau, China[J]. *Plant and Soil*, 2025, 507(1):845-862
- [38] 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
- [39] ZHANG X Y, DAI G H, MA T, et al. Links between microbial biomass and necromass components in the top- and subsoils of temperate grasslands along an aridity gradient[J]. *Geoderma*, 2020, 379:114623
- [40] CHEN J G, JI C J, FANG J Y, et al. Dynamics of microbial residues control the responses of mineral-associated soil organic carbon to N addition in two temperate forests[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 748:141318
- [41] BHOPLE P, KEIBLINGER K, DJUKIC I, et al. Microbial necromass formation, enzyme activities and community structure in two alpine elevation gradients with different bedrock types[J]. *Geoderma*, 2021, 386:114922
- [42] WANG X, CHEN F, ZENG J, et al. Divergent responses of soil glomalin and microbial necromass to precipitation reduction: new perspectives from soil aggregates and multi-trophic networks[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2025, 200:109638
- [43] LIU Y, LI W J, MENG H F, et al. Contributions of microbial necromass and plant lignin to soil organic carbon stock in a paddy field under simulated conditions of long-term elevated CO₂ and warming[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2025, 201:109649
- [44] JIA S X, LIU X F, LIN W S, et al. Tree roots exert greater influence on soil microbial necromass carbon than above-ground litter in subtropical natural and plantation forests[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 173:108811
- [45] SHAO P S, LYNCH L, XIE H T, et al. Tradeoffs among microbial life history strategies influence the fate of microbial residues in subtropical forest soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 153:108112