

DOI: 10.11766/trxb202303200109

卢孟雅, 丁雪丽. 基于 Meta 分析的增温对土壤微生物残体积累影响[J]. 土壤学报, 2024, 61 (5): 1444–1454.

LU Mengya, DING Xueli. A Meta-Analysis of Soil Microbial Necromass Accumulation in Response to Climate Warming[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61 (5): 1444–1454.

基于 Meta 分析的增温对土壤微生物残体积累影响*

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, 南京信息工程大学应用气象学院, 南京 210044)

摘要: 增温对微生物残体积累的影响对土壤碳库收支平衡具有重要意义。目前关于增温背景下微生物残体的响应规律和主要影响因素尚未明确。为此, 以土壤氨基糖为微生物残体标识物, 筛选国内外已发表的 12 篇文献, 收集总氨基糖数据 29 组, 氨基葡萄糖 35 组, 胞壁酸 39 组, 氨基半乳糖 25 组, 利用 Meta 分析方法, 探讨了增温对土壤微生物残体积累的影响及主控因素。结果表明: 整体上, 增温背景下微生物残体积累有所增加, 但响应规律具有生态系统特异性, 其中, 农田生态系统中微生物残体对增温的响应更为敏感。增温对不同来源氨基糖的影响程度不同, 表现为增温显著增加了土壤中氨基半乳糖和胞壁酸的含量, 增幅分别为 10.3%和 5.0%。相应地, 增温显著降低了氨基葡萄糖与胞壁酸的比值, 说明增温有利于细菌残体的积累。增温背景下, 细菌残体占土壤有机碳 (SOC) 比例显著增加, 微生物残体和真菌残体对 SOC 的贡献比例无显著改变, 暗示增温后真菌残体对有机碳库的贡献有所削弱。Meta 分析发现, 增温幅度是影响微生物残体积累的主要因子, 增温幅度小于或等于 2℃时, 微生物残体的积累数量会增加, 增加比例为 2.7%~14.6%, 而增温幅度大于 2℃则会降低微生物残体在土壤中的积累, 降低比例为 8.0%~14.3%。此外, 增温的时间尺度不同 (短期、中期、长期) 也会对微生物残体产生不同的影响效应。综上, 增温会显著影响微生物残体在土壤中的积累动态及其对有机碳库的贡献比例, 影响强度和方向又与生态系统类型和土壤深度有关, 而增温幅度、增温时间和年均降水量是影响微生物残体积累的重要因素。

关键词: 气候变暖; 土壤碳库; 微生物残体; 影响因素; Meta 分析

中图分类号: S154.2 文献标志码: A

A Meta-Analysis of Soil Microbial Necromass Accumulation in Response to Climate Warming

LU Mengya, DING Xueli[†]

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

Abstract: 【Objective】The effect of warming on the accumulation dynamics of microbial necromass is of great significance to the balance of soil carbon(C)pool. However, the impact of climate warming on microbial necromass is poorly understood. Thus, the objective of this study was to evaluate the responses of microbial necromass to climate warming and the main factors

* 国家自然科学基金项目 (42077085)、南京信息工程大学人才启动基金项目 (2018r100) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 42077085) and the Startup Foundation for Introducing Talent of NUIST, China (No. 2018r100)

[†] 通讯作者 Corresponding author, E-mail: dingxueli@nuist.edu.cn

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

收稿日期: 2023-03-20; 收到修改稿日期: 2023-07-15; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2023-09-22

controlling this feedback. 【Method】 In this study, a meta-analysis was conducted to reveal general patterns of climate warming on amino sugars (microbial necromass biomarkers) in soils under grasslands, forests, and croplands. Here, 12 published publications from international and domestic journals were collected and extracted independent observations that met our criteria (29 for total amino sugars, 35 for glucosamine, 39 for muramic acid, and 25 for galactosamine). 【Result】 The results showed that the overall effects of warming could promote the accumulation of microbial necromass. However, warming effect sizes on microbial necromass were not consistent across different ecosystems, with the most sensitive responses occurring in cropland. The response of fungal and bacterial necromass differed under climate warming. Specifically, warming significantly increased the content of galactosamine and muramic acid, with an increase of 10.3% and 5.0%, respectively. Together with the significant decline in the ratio of glucosamine to muramic acid, the results suggested that warming benefited the accumulation of bacterial necromass compared to fungi. Also warming significantly increased the proportion of bacterial necromass to soil organic carbon (SOC), while the contribution of fungal and total necromass to SOC did not change significantly, suggesting that the contribution of fungal-derived C to SOC was weakened under warming scenarios. Warming magnitude was a key factor affecting the accumulation of microbial necromass. For instance, the accumulation of microbial necromass increased by 2.7%–14.6%, when the warming magnitude was less than or equal to 2°C relative to unwarmed control. However, when the warming amplitude was greater than 2°C, the accumulation of microbial necromass was decreased by 8.0%–14.3%. Interestingly, the duration of warming was an important factor affecting the accumulation of microbial necromass. 【Conclusion】 The results demonstrate that warming has significant effects on the accumulation dynamics of microbial necromass and their contribution SOC pool. The intensity and direction of the warming impact are largely dependent upon ecosystem type and soil depth, in which warming amplitude, warming duration, and mean annual precipitation are important factors controlling the sequestration of the microbial-derived C under global climate warming.

Key words: Climate warming; Soil carbon pool; Microbial necromass; Influence factors; Meta-analysis

自工业革命以来，温室气体导致地球表面温度升高并有逐年增加的趋势。据联合国政府间气候变化专门委员会（IPCC）预测，至 21 世纪末全球变暖将导致气温升高 1.0~5.7°C^[1]。土壤有机碳库是陆地生态系统中最大的碳库，其微小变化可显著影响全球碳平衡，而温度升高会影响土壤有机碳（SOC）库的稳定性，促进 SOC 分解进而加速全球变暖，引发正反馈效应^[2]。微生物作为驱动土壤元素生物地球化学循环的引擎，在 SOC 转化过程中发挥重要作用^[3]。微生物可将 SOC 同化为自身组分并在其死亡后以微生物残体的形式逐渐积累在土壤中^[4]。虽然活体微生物量占 SOC 的比例小于 5%^[5]，但微生物残体伴随着微生物生长、代谢、繁殖和死亡循环过程不断积累在土壤中，并通过与土壤矿物相互作用，逐渐稳定在土壤中，成为稳定土壤有机碳库的重要组成部分，在土壤有机碳长期截获和稳定过程中起关键作用^[4, 6]。Meta 分析结果表明，在草地和农田生态系统中微生物残体对 SOC 的贡献达到 50%以上^[7]。研究表明，增温会通过改变植物碳（地上和地下）输入和土壤理化性质而影响土壤中微生物的活性、

数量和群落结构^[8-10]，最终会影响微生物参与的 SOC 转化过程。因此，研究增温对土壤微生物残体积累的影响及驱动因素对未来全球气候变化下 SOC 固存的影响和全球碳循环过程具有重要意义。

土壤中氨基糖主要来源于死亡微生物残体，而且具有来源上的异质性，可用来评估真菌残体和细菌残体在温度升高后的积累动态，其中，氨基葡萄糖主要来源于真菌细胞壁，而胞壁酸仅存在于细菌肽聚糖中^[11]。已有研究表明，增温对微生物残体积累动态的影响不一致。例如，Ma 等^[12]研究了增温对温带农田土壤中微生物残体积累的影响，结果表明，连续 9 年增温后微生物残体显著增加了 31%，同时，增温也提高了微生物残体对 SOC 的贡献比例。Liang 等^[13]研究表明连续 9 年增温后加利福尼亚草原生态系统中土壤微生物残体显著下降，与 Ma 等^[12]的研究结果不一致。Ding 等^[14]研究发现，3 年模拟增温后沼泽草甸表层（0~20 cm）土壤中微生物残体积累量及其对有机碳库的贡献均有所增加，但高寒草原土壤微生物残体对 SOC 的贡献则显著降低了。以上结果表明不同草地生态系统中微生物

残体积动态对增温的响应规律不一致,这可能与土壤性质、养分数量和地上植被输入的差异有关。Liu 等^[15]对水稻土的增温研究表明,增温对真菌来源的氨基葡萄糖无显著影响,但使胞壁酸含量显著增加,表明增温改变了不同微生物残体在土壤碳库中的相对积累强度。上述研究结果的不一致可能是由于生态系统类型、增温持续时间、增温幅度和环境因子等的差异所导致。然而已有关于增温对微生物残体影响的研究大多基于特定的生态系统和单一的环境条件,因此,有必要综合考虑不同生态系统类型和多个环境因子来整合分析土壤微生物残体对增温的响应及其影响因素,目前关于这方面的报道尚非常有限。

基于此,本文利用 Meta 分析方法,收集了目前已发表的关于土壤氨基糖对增温响应的相关数据,进行系统性综合分析,以期深入理解未来全球变化背景下 SOC 库的动态变化,并为应对全球变暖提供重要的理论依据,重点回答以下两个问题:(1) 增温背景下土壤微生物残体积累数量及其对有机碳库贡献如何变化?(2) 影响微生物残体对增温响应的关键因素有哪些?

1 材料与方法

1.1 文献筛选

本研究在 Web of Science (<http://www.webofknowledge.com>) 数据库和中国知网 (<https://www.cnki.net>) 中以“microbial residues” or “amino sugar” or “microbial necromass” or “bacterial residues” or “bacterial necromass” or “fungal residues” or “fungal necromass” 和 “warming” or “temperature increase” or “increased temperature” or “warmer” or “elevated temperature” 为关键词进行文献搜索。并按照以下标准筛选文献:(I) 文献中试验处理必须要有不增温的对照,不同处理至少要有三个重复,且所有处理小区均在相同的非生物和生物条件下建立;(II) 文献中至少包含氨基葡萄糖或胞壁酸其中之一。若文献中无氨基糖总量,将氨基葡萄糖、胞壁酸和氨基半乳糖的浓度总和作为总氨基糖的浓度;(III) 若文献中仅给出了真菌残体的浓度和细菌残体的浓度,无氨基糖的浓度,则使用转换因子计算出氨基葡萄糖和胞壁酸的浓度;(IV) 文献中必须有数据的均值、

标准差或标准误和样本量,若无标准差 (SD), 仅有标准误 (SE), 则按照以下公式来转换:

$$SD = SE \times \sqrt{n} \quad (1)$$

式中, n 为重复次数; (V) 若多次测量氨基糖, 则使用最后的采样数据。基于以上的筛选标准, 共筛选出 12 篇符合要求的文献 (表 1), 获得总氨基糖数据 29 组, 氨基葡萄糖数据 35 组, 胞壁酸数据 39 组, 氨基半乳糖数据 25 组 (截至 2022 年 12 月)。

1.2 数据处理

本文根据文献中的图表来收集数据, 对于表格呈现出来的数据则直接获取; 对于图片呈现出来的数据则用 Engauge Digitizer 11.3 软件来提取。

本研究使用自然对数响应比 (lnRR)^[16] 来评估增温的影响大小。

$$\ln RR = \ln \left(\frac{X_e}{X_c} \right) = \ln X_e - \ln X_c \quad (2)$$

式中, lnRR 为效应值, X_e 为增温组的平均值, X_c 为对照组的平均值。lnRR 方差 (v) 计算公式为:

$$v = \frac{S_e^2}{n_e X_e^2} + \frac{S_c^2}{n_c X_c^2} \quad (3)$$

式中, S_e 和 S_c 分别为增温组和对照组的方差, n_e 和 n_c 分别为增温组和对照组的样本量。各观测值的权重因子 W_{ij} 计算公式为:

$$W_{ij} = \frac{1}{v} \quad (4)$$

加权响应比 RR_{++} 计算公式为:

$$RR_{++} = \frac{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^{n_i} W_{ij} \ln RR_{ij}}{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^{n_i} W_{ij}} \quad (5)$$

加权平均响应 $S(RR_{++})$ 计算公式为:

$$S(RR_{++}) = \sqrt{\frac{1}{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^{n_i} W_{ij}}} \quad (6)$$

95%置信区间 95%CI 计算公式为：

$$95\%CI=RR_{++} \pm 1.96S(RR_{++}) \quad (7)$$

式中, $i=1, 2, 3, \dots, m; j=1, 2, 3, \dots, n; m$ 为组数, n 为各组的总比较对数。当 $RR_{++}>0$ 时为正效应, 当 $RR_{++}<0$ 时为负效应。95%CI 包含 0 时,

说明增温与不增温差异不显著 ($P > 0.05$), 95%CI 与 0 不相交且均大于 0 时, 说明增温有显著的正效应 ($P<0.05$), 反之则说明增温有显著的负效应 ($P<0.05$)。

此外, 本研究使用 OriginPro 2019 进行图形的绘制。

表 1 数据分析所用文献

Table 1 The list of references associated with data analysis

参考文献	地理位置	生态系统	增温幅度	增温时间	土壤深度	MAT/°C	MAP/mm
Reference	Site	Ecosystem	Warming amplitude/°C	Warming duration	Soil depth/cm		
[12]	37°53'N, 114°41'E	农田	2	9 a	0~20	12.2	481
[13]	—	草原	1	9 a	0~15	—	—
[14]	34°51'N, 92°56'E	草原	0.4~1.4	3 a	0~20	-3.8	383
[15]	31°30'N, 120°33'E	农田	2	8 a	0~15	16.0	1 150
[17]	31°38.5'N, 92°0.9'E	草原	2	6 a	—	-1.28	430
[18]	43°30'N, 124°48'E	农田	10~30	28 d	0~20	5.0	—
[19]	33°20'~33°36'N, 111°47'~112°04'E	森林	1.6	4 a	0~10	15.1	894
[20]	37°36'N, 101°19'E	草原	2~3	2 a	0~10, 30~40	-1.2	489
[21]	30°51'N, 90°05'E	草原	1~1.3	5 a	0~20	1.3	477
[22]	42°02'N, 116°17'E	草原	0.74~1.17	4 a	0~10	2.1	382
[23]	34°51'N, 92°56'E	草原	0.1~1.4	3 a	0~50	-3.8	383
[24]	26°19'N, 117°36'E	森林	5	4 a	0~20	19.1	1 749

注: MAT: 年平均气温; MAP: 年平均降水量。“/”为文献中未报道的数据。下同。Note: MAT: mean annual temperature; MAP: mean annual precipitation. Data not reported in the literature is represented by “/”. The same as below.

2 结果

2.1 土壤氨基糖对增温的响应

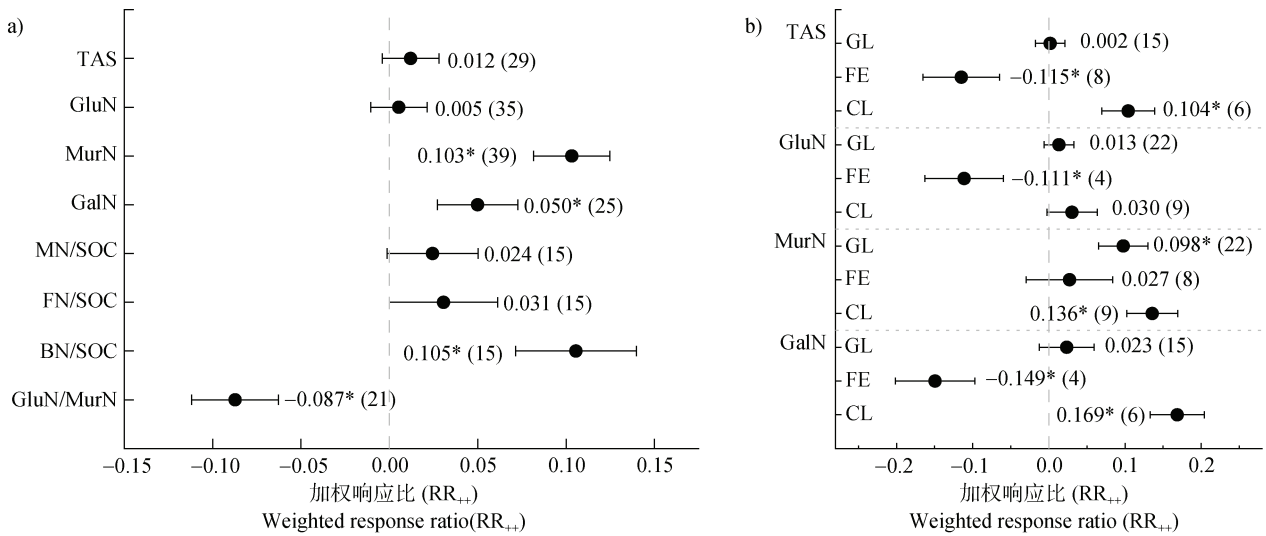
整体而言, 增温对氨基糖的积累有正效应, 但增温对不同氨基糖影响程度不同 (图 1a)。具体地, 增温对胞壁酸和氨基半乳糖有显著的正效应 ($P<0.05$), 使其分别增加了 10.3%和 5.0%。增温后氨基葡萄糖和总氨基糖含量也有所增加, 但是增幅不显著。增温显著降低了氨基葡萄糖与胞壁酸的比值, 降幅达 8.7%。增温显著增加了细菌残体占土壤有机碳的比例, 增幅达 10.5%。增温未显著增加真菌残体和微生物残体总量对 SOC 的贡献。

增温对不同生态系统土壤氨基糖的影响不同 (图 1b)。在草原生态系统中, 增温对胞壁酸有显著

的正效应, 使其增加了 9.8%, 增温对总氨基糖、氨基葡萄糖和氨基半乳糖无显著影响; 在森林生态系统中, 增温对土壤氨基糖有降低趋势, 使总氨基糖、氨基葡萄糖和氨基半乳糖分别降低了 11.5%、11.1%和 14.9%, 然而增温未显著影响胞壁酸的含量; 在农田生态系统中, 土壤氨基糖对增温的响应有增加的趋势, 增温对总氨基糖、胞壁酸和氨基半乳糖有显著的正效应, 分别增加了 10.4%、13.6%和 16.9%, 但增温未显著改变氨基葡萄糖的含量。

2.2 增温背景下土壤氨基糖积累的影响因素

增温对表土 (0~20 cm) 氨基糖的影响不同, 总氨基糖含量对增温无响应, 增温对氨基葡萄糖有显著的负效应, 使之降低了 2.8%, 对胞壁酸和氨基半乳糖有显著的正效应, 分别增加了 7.5%和 3.7%;



注: 若 95%置信区间 (CI) 与横坐标 0 不重叠, 则表明在 0.05 水平上显著, 用*表示。CI 右侧 (或左侧) 数字表示加权响应比, 括号内数字表示样本量。GL: 草原; FE: 森林; CL: 农田。TAS: 总氨基糖; GluN: 氨基葡萄糖; MurN: 胞壁酸; GalN: 氨基半乳糖; MN/SOC: 微生物残体与土壤有机碳占比; FN/SOC: 真菌残体与土壤有机碳占比; BN/SOC: 细菌残体与土壤有机碳占比。下同。Note: If the 95% confidence interval (CI) did not overlap 0, it indicates that it is significant at the level of 0.05, expressed by *. The number on the right (or left) side of the CI represents the weighted response ratio, and the number in parentheses represents the sample size. GL: grassland; FE: forest; CL: cropland; TAS: Total amino sugars; GluN: Glucosamine; MurN: muramic acid; GalN: Galactosamine; MN/SOC: microbial necromass/SOC; FN/SOC: fungal necromass/SOC; BN/SOC: bacterial necromass/SOC. The same as below.

图 1 增温背景下氨基糖的综合响应 (a) 及不同生态系统中氨基糖的响应 (b)

Fig. 1 Overall effect of amino sugars (a) and the effect of amino sugars in different ecosystems (b) after warming

然而, 增温对底土 (>20 cm) 氨基葡萄糖有显著正效应, 使其增加了 22.1%, 增温对总氨基糖、胞壁酸和氨基半乳糖无显著影响 (图 2a)。

在不同的增温幅度下, 土壤氨基糖对增温的响应也不同 (图 2b)。在增温幅度小于等于 2℃ 的情况下, 增温对各氨基单糖和总氨基糖的含量均有显著的正效应, 使总氨基糖、氨基葡萄糖、胞壁酸、氨基半乳糖分别增加了 2.7%、3.1%、14.5% 和 9.8%; 增温幅度大于 2℃ 时, 总氨基糖、氨基葡萄糖和氨基半乳糖含量分别降低了 11.9%、8.0% 和 14.3%, 但胞壁酸无显著变化。

为分析增温时间对土壤氨基糖的影响, 本研究将不同的增温时间划分为短期 (≤ 3 年)、中期 (3~5 年) 和长期 (>5 年) 三组, 结果表明不同的增温持续时间对土壤氨基糖的影响不同 (图 2c)。增温时间小于等于 3 年时, 总氨基糖、氨基葡萄糖和胞壁酸均无显著变化, 氨基半乳糖显著增加了 10.6%; 增温时间 3~5 年时, 土壤氨基糖有下降趋势, 总氨基糖、氨基葡萄糖和氨基半乳糖分别降低了 8.8%、6.4% 和 14.2%, 而胞壁酸无显著变化; 增温时间大于 5 年时, 总氨基糖、氨基葡萄糖

糖、胞壁酸和氨基半乳糖含量均有显著增加, 增幅分别为 5.3%、9.0%、21.8% 和 9.7%。

土壤理化性质影响氨基糖的积累动态。表 2 显示, 总氨基糖效应值、胞壁酸效应值和氨基半乳糖效应值与 SOC 效应值呈显著正相关 ($R=0.57$, $P<0.01$; $R=0.63$, $P\leq 0.01$; $R=0.48$, $P=0.034$), 氨基葡萄糖效应值与土壤有机碳效应值不相关 ($P>0.05$)。此外, 总氨基糖效应值和各氨基单糖效应值与土壤全氮 (TN) 效应值的相关关系不显著 ($P>0.05$)。总氨基糖效应值和各氨基单糖效应值与增温幅度之间不存在线性相关关系, 同时氨基糖与增温时间的相关性不显著 ($P>0.05$) (表 2)。土壤氨基糖对增温的响应受到气候因子年平均降水量 (MAP) 的影响。氨基葡萄糖效应值、氨基半乳糖效应值与 MAP 显著负相关 ($R=-0.43$, $P=0.02$; $R=-0.52$, $P=0.013$), 总氨基糖效应值、胞壁酸效应值与年平均降水量相关性不显著 ($P>0.05$)。然而, 增温对总氨基糖、氨基葡萄糖、胞壁酸和氨基半乳糖的影响与年平均气温 (MAT) 的相关系数较小, 随着年平均气温的增加无明显的动态变化趋势 (表 2)。

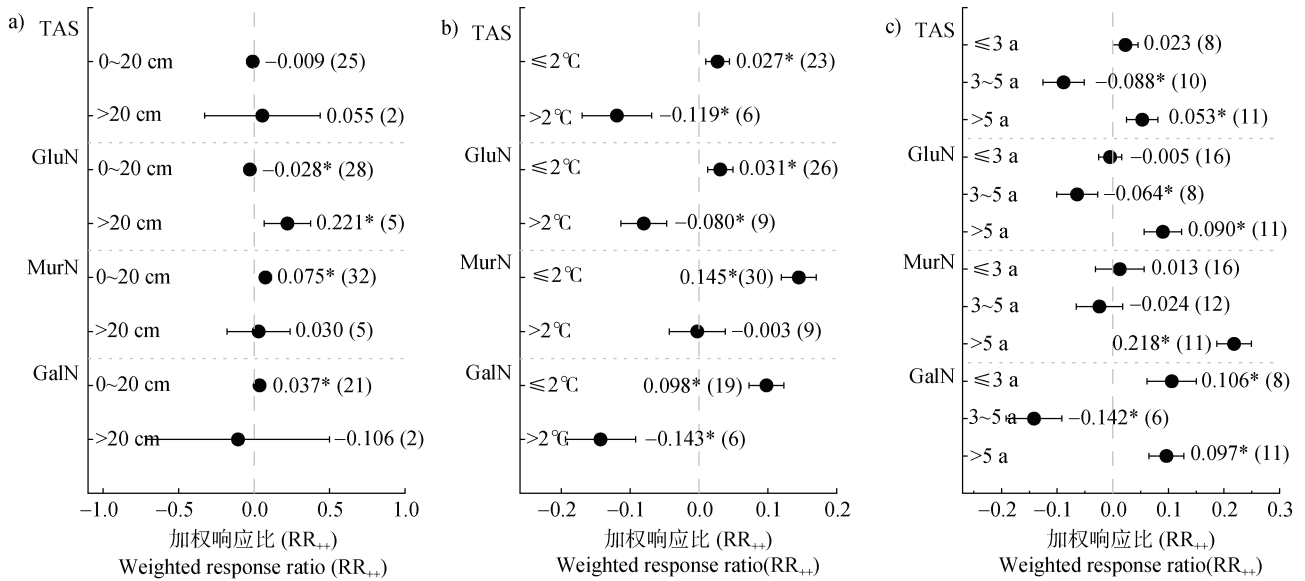


图 2 增温背景下土壤深度 (a)、增温幅度 (b) 及增温时间 (c) 对土壤氨基糖的影响

Fig. 2 Effects of soil depth (a), warming amplitude (b), and warming duration (c) on soil amino sugars after warming

3 讨论

3.1 微生物残体积累动态对增温的响应

微生物残体是土壤有机碳的一个巨大的、动态的和持久的组分，是陆地生态系统碳库的重要组成部分，探讨土壤微生物残体对增温的响应对深入认识全球气候变化背景下微生物调控土壤有机碳截获的负反馈作用机制具有重要意义^[25]。本文基于 Meta 分析方法对目前公开发表的关于试验模拟增温对土壤微生物残体（以氨基糖为标识物）影响的文章数据进行了整合分析，研究结果表明增温整体上促进了土壤中微生物残体的积累及其对有机碳库的贡献，强调了气候变暖背景下微生物残体来源有机碳组分在土壤碳截获过程中的重要性。温度升高会通过影响土壤微生物的活性、数量和群落结构^[26]，进而间接影响微生物残体在土壤中的积累动态。本研究结果表明增温对土壤氨基糖的积累整体上有正效应（图 1a）。原因可能是增温使植物地上生物量和地下根系生物量增加^[14-15, 26]，植物碳输入的增加刺激了微生物的生长和周转速率，导致微生物新陈代谢加快、生长率增加、种群倍增时间减少，在加速土壤细菌和真菌周转方面发挥了重要作用^[27]，从而间接使微生物残体增加。同时，本研究也发现氨基糖的积累效应与 SOC 的积累效应呈正相关关系（表 2），进一步证明温度升高背景下 SOC 含量增加能为微

生物提供更多的能源，促进微生物生长繁殖，进而使微生物残体积累加快。然而，各氨基糖对增温的响应动态不同，具体而言，增温对胞壁酸有显著的正效应，说明增温有利于细菌来源的微生物残体在土壤中积累，但增温未改变真菌来源的氨基葡萄糖含量（图 1a），该结果与 Guo 等^[27]的试验结果一致。研究表明，细菌和真菌对温度的响应不同，细菌较真菌更加敏感^[19]，温度升高使细菌生长繁殖加快，相应的伴随着较高的微生物代谢产物的生成和积累^[28]。此外，增温显著增加了氨基半乳糖的含量（图 1a）。He 等^[29]同位素示踪的试验结果表明，氨基半乳糖在土壤中的形成速率和周转较慢，尽管目前对氨基半乳糖来源争议较大^[11]。整合分析结果表明氨基半乳糖含量在增温背景下显著增加，说明增温对土壤中产生氨基半乳糖来源的微生物群落生长有一定的促进作用，暗示增温背景下微生物群落结构发生了变化，这也与增温后土壤中氨基葡萄糖和胞壁酸比值显著下降的结果相一致。

由于氨基糖的特异性和稳定性，在研究中利用其含量变化来区分不同微生物残体对 SOC 积累的相对贡献，通常用氨基葡萄糖与胞壁酸的比值来表示真菌与细菌残体的相对积累强度^[11]。整合分析结果显示增温使氨基葡萄糖与胞壁酸的比值显著下降（图 1a），表明增温后氨基葡萄糖在土壤中积累速度低于胞壁酸，说明温度升高显著改变了土壤中微生

表 2 土壤氨基糖效应值与 SOC 效应值、土壤全氮 (TN) 效应值、增温幅度、增温时间、MAP 和 MAT 的相关关系

Table 2 Correlation between soil amino sugars effect size and soil organic carbon (SOC) effect size, soil total nitrogen (TN) effect size, warming amplitude, warming durations, MAP and MAT

土壤氨基糖 效应值 ln (RR) of amino sugars	SOC 效应值 ln (RR) of SOC		TN 效应值 ln (RR) of TN		增温幅度 Warming amplitude/°C		增温时间 Warming duration		MAP/mm		MAT/°C	
	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
	TAS	0.57	<0.01**	0.17	0.46	0.03	0.86	-0.25	0.2	-0.38	0.062	-0.09
GluN	0.28	0.16	-0.02	0.93	-0.06	0.73	-0.27	0.12	-0.43	0.02*	-0.29	0.11
MurN	0.63	<0.01**	0.11	0.57	-0.17	0.3	0.20	0.23	-0.03	0.88	0.13	0.45
GalN	0.48	0.034*	0.17	0.51	-0.01	0.97	-0.14	0.5	-0.52	0.013*	-0.19	0.4

注：“*”为 0.05 水平上显著，“**”为 0.01 水平上显著。Note: “*” is significant at the level of 0.05, and “**” is significant at the level of 0.01.

物的群落结构以及微生物来源碳的组成。这与温度升高使细菌周转加快有关。有研究表明, 增温会导致微生物群落结构发生变化, 使细菌群落从革兰氏阴性菌向细胞壁更厚的革兰氏阳性菌转移, 从而使细菌残体增加^[30]。同时, Zhao 等^[17]研究发现增温会显著影响土壤中氮的有效性, 通常增温会增加土壤中有效氮的含量。而细菌的 C/N 较低, 对氮的需求更多, 因此增温导致微生物群落结构从真菌为主转变为细菌为主^[31], 从而显著降低了真菌残体和细菌残体的比率。此外, 温度升高未显著改变微生物残体和真菌残体占 SOC 的比例, 但细菌残体与 SOC 的比值在增温后显著增加 (图 1a), 该结果暗示 SOC 的组成和潜在稳定性发生了改变。考虑到真菌残体较细菌残体在土壤中的稳定性更高, 温度升高后真菌残体贡献比例的削弱, 不利于 SOC 的长期固持。

增温对不同生态系统中土壤氨基糖积累的影响不同。在农田和草原生态系统中, 增温对土壤氨基糖的积累有一定的正效应 (尽管有些在统计学上不显著), 然而, 增温对森林生态系统中氨基糖的积累有显著的负效应 (图 1b), 说明土壤微生物及其代谢残体对环境变暖的响应有生态系统特异性。这可能是由于森林生态系统中 SOC 组成和微生物残体的稳定性与农田和草原中不同造成的。森林的地上凋落物大多为粗糙的树叶、枝干, 其土壤中的有机碳主要由难分解的植物来源碳 (木质素) 构成, 相比于农田与草原土壤, 森林中微生物来源碳 (微生物残体) 对 SOC 贡献相对较少^[7]。土壤矿物组成和

黏粒含量是影响森林生态系统中微生物残体动态的重要因素, 森林有机质层中几乎不含土壤矿物质^[32], 微生物残体由于缺乏土壤矿物颗粒的保护, 稳定性较低^[33]。同时, 研究发现森林土壤阳离子交换容量和土壤 pH 随温度升高而降低^[34], 导致土壤颗粒与微生物残体结合能力进一步下降。温度升高时, 微生物代谢活动增加需要更多的碳源^[35], 木质素作为森林土壤中有有机碳主要组分相对难分解, 微生物转而分解稳定性更低的微生物残体以满足自身营养需求, 导致微生物残体被分解再利用, 氨基糖含量减少。

3.2 增温影响微生物残体积累的主要因素

增温对表土微生物残体的影响大于底土。增温使表土 (0~20 cm) 胞壁酸和氨基半乳糖显著增加, 氨基葡萄糖显著减少, 仅对底土 (>20 cm) 的氨基葡萄糖有正效应 (图 2a), 说明表土的微生物残体受温度的影响较大。增温对不同土壤层氨基糖的影响差异可能是由于二者的微生物残体含量及影响因子不同造成的。不同土壤深度之间微生物残体的含量显著不同^[7], He 等^[36]对西藏高山草原表土和底土进行采样, 发现表土与底土中微生物残体的主要驱动因子不同, 植物碳输入和矿物保护共同调节表层土壤中的微生物残体积累, 而底层土壤微生物残体的积累主要受到土壤矿物的保护作用。土壤有机碳组分与土壤矿物之间的相互作用是影响其稳定性的重要机制, 微生物代谢产物可通过促进与土壤矿物结合逐渐转变为稳定土壤有机碳库的重要组分^[6]。

这可能是底层土壤微生物残体对温度的响应不显著的主要原因。同时，一些被动增温方式例如开顶箱 (OTC) 会导致表层土壤温度与底层土壤温度差异过大，这也可能是造成底层土壤氨基糖对增温的响应不显著的原因^[23]。

Meta 分析表明，增温幅度是影响微生物残体积累与转化的重要因素。在一定温度范围内，土壤微生物的生长率会随温度增加而升高，而当温度超过一定限度时微生物的生长速率就会下降^[37]。本研究发现增温幅度小于等于 2℃ 时，温度升高对微生物残体积累有明显的促进作用，而在较高的增温幅度 (大于 2℃) 背景下则表现为对微生物残体的抑制作用。具体而言，在增温幅度小于等于 2℃ 时，增温对土壤氨基单糖、氨基糖总量和转换后的真细菌残体均有显著的正效应；在增温大于 2℃ 时氨基糖总量、氨基葡萄糖和氨基半乳糖均显著减少 (图 2b)。在增温幅度较低时，地上和地下生物量的增加使微生物生物量增加^[38]，微生物残体也随之积累。随着增温幅度的增加，一方面，高温会加速可用基质耗尽，微生物分配给生长同化碳的比例减少，向较低的碳源利用率转变^[39]。另一方面，土壤过高的温度使土壤湿度下降，水分条件成为限制因子，抑制了微生物的生长^[40]，最终导致微生物残体在较高的增温幅度下减少。

增温的时间尺度是导致不同试验中微生物残体积累差异的另一个主要因子。短期增温 (≤ 3 年) 对土壤总氨基糖含量无显著影响，但显著增加了氨基半乳糖的含量 (图 2c)，由于氨基糖半乳糖目前来源并不明确，其含量增加可能暗示产生氨基半乳糖的微生物群落能适应土壤增温过程。中期增温 (3~5 年) 则对总氨基糖、氨基葡萄糖和氨基半乳糖含量有显著负效应，长期增温 (>5 年) 使各氨基单糖和总氨基糖的含量显著增加 (图 2c)。由于微生物自身有一定的适应性和抵御外界变化的能力，短期增温未显著改变土壤水解酶的活性和土壤微生物生物量^[41]，微生物能够通过降低自身代谢来抵御时间较短的温度升高^[42]，最终对微生物残体积累无显著影响。随着增温持续时间的延长，土壤水分限制和氮限制增加，微生物抵御外界变化能力减弱，微生物残体被分解为微生物生长所需的有效氮^[22]。值得注意的是，长期增温导致的微生物残体积累数量的增加，说明增温背景下微生物源碳会对土壤有

机碳库的固持发挥重要作用。可能与长期增温背景下植被多样性增加、植物根系生物量增多有关^[15]，导致微生物生物量增加，相应的残体积累量增加。但是由于目前相关实验数据有限，而且缺乏更长时间尺度上的监测，关于长期增温对微生物残体积累的影响尚需进一步探究。此外，本研究发现土壤微生物残体的积累效应与增温幅度和增温时间不存在显著的线性相关关系 (表 2)。说明微生物及其代谢残留物对温度升高的响应过程较为复杂，伴随着微生物细胞残体的生成和分解矿化之间的动态平衡。

相关性分析表明，年平均降水量 (MAP) 是增温背景下影响土壤氨基糖积累的重要气候因子，MAP 与土壤中氨基葡萄糖和氨基半乳糖的响应显著负相关 (表 2)。这可能与土壤水分有效性是土壤微生物群落组成的重要决定因素有关，MAP 与土壤水分含量紧密相关，水分对土壤中养分扩散和通气至关重要，在控制微生物生长活动方面发挥着重要作用^[43]。Mou 等^[44]研究表明，雨季土壤微生物残体对 SOC 的贡献小于旱季，水分是其中的重要影响因素。此外，本研究发现，真菌来源的氨基葡萄糖的积累效应随 MAP 的升高而降低，细菌来源的胞壁酸则与 MAP 无相关性 (表 2)。可能原因是相比于细菌群落，土壤湿度对真菌群落更重要^[27]。大多数真菌为有氧呼吸，若土壤中水分含量过高会造成环境缺氧使真菌数量下降^[43]，从而抑制了真菌生长繁殖及相应的细胞残体积累。类似的，Shao 等^[22]在半干旱地区的研究发现，土壤温度上升降低了土壤真菌来源氨基糖的含量，推测可能由于变暖导致的水胁迫加剧限制了真菌生长。因此，在增温背景下，干旱和半干旱地区生态系统中真菌残体的积累程度会有所减弱。由于真菌残体相较于细菌残体对土壤有机碳的贡献更大，加之其稳定性较高^[29]，未来气候变暖背景下，会进一步削弱这些地区土壤有机碳的稳定性，导致潜在的土壤有机碳损失增大。

4 结 论

本研究整合分析结果揭示了增温会影响土壤中微生物残体的积累数量及其对有机碳库的贡献比例。整体上，增温背景下微生物残体积累有所增加，但响应规律具有生态系统特异性，表现为农田生态系统中微生物残体对增温的响应更为敏感。增温影

响微生物残体积累的效应（正或负）主要取决于增温持续的时间和增温幅度、降水量（通过土壤含水量影响）和土壤有机碳含量。增温对真菌和细菌残体的影响不同，增温显著促进了细菌残体的积累及其对土壤有机碳的贡献，并显著降低了真菌和细菌残体的相对比例，暗示增温背景下土壤有机碳库的组成（微生物来源 vs 植物来源）和潜在稳定性发生了改变。通常认为真菌残体在土壤中较细菌残体更加稳定，真菌残体占 SOC 的比例下降不利于 SOC 的长期固持，这将会对陆地生态系统碳源/汇功能演变产生深远的影响。需要指出的是，由于已有关于增温背景下微生物残体的变化规律及影响因素方面的文献数量相对较少，使得本文中引用文献数量和提取的数据有限，导致本研究的整合结果具有一定的局限性。此外，尽管本研究发现增温幅度和增温时间是影响微生物残体积累动态的因素，但并未发现其与增温时间和增温幅度间显著的线性相关关系，体现了微生物残体转化积累与增温之间的复杂性。因此，在全球气候变暖的大背景下，建议未来开展更多的研究进一步探究微生物及其代谢产物对增温的响应规律和驱动机制，在此基础上进一步整合更多的试验结果，以期在更大尺度上给出更加准确和普遍的结论。

参考文献 (References)

- [1] Allan R P, AchutaRao K M. Climate change 2021: The physical science basis// Contribution of Working Group I to the sixth assessment report of the Intergovernmental Panel on climate change[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2021.
- [2] Melillo J M, Frey S D, DeAngelis K M, et al. Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world[J]. *Science*, 2017, 358 (6359): 101—105.
- [3] Zhang B, Chen Q, Ding X L, et al. Research progress on accumulation, turnover and stabilization of microbial residues in soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(6): 1479—1491. [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.]
- [4] 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.
- [5] Dalal R C. Soil microbial biomass—What do the numbers really mean?[J]. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1998, 38 (7): 649.
- [6] 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.
- [7] 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.
- [8] Xu X, Shi Z, Li D J, et al. Plant community structure regulates responses of prairie soil respiration to decadal experimental warming[J]. *Global Change Biology*, 2015, 21 (10): 3846—3853.
- [9] Wang F, Jiang Y J, Li C M, et al. Changes of soil microbial communities in Chao soil under different climate conditions[J]. *Soils*, 2014, 46(2): 290—296. [汪峰, 蒋瑀霁, 李昌明, 等. 不同气候条件下潮土微生物群落的变化[J]. *土壤*, 2014, 46 (2): 290—296.]
- [10] Zhang J S, Tao Y, Song L, et al. Interannual ambient temperature shift caused varied responses of rice yield and its components to elevated CO₂ and temperature[J]. *Soils*, 2022, 54 (2): 262—269. [张继双, 陶冶, 宋练, 等. 年际环境温度变化驱动水稻产量及其构成对 CO₂ 浓度和温度升高的响应差异[J]. *土壤*, 2022, 54 (2): 262—269.]
- [11] 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.
- [12] Ma L X, Ju Z Q, Fang Y Y, et al. Soil warming and nitrogen addition facilitates lignin and microbial residues accrual in temperate agroecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 170: 108693.
- [13] Liang C, Gutknecht J L M, Balsler T C. Microbial lipid and amino sugar responses to long-term simulated global environmental changes in a California annual grassland[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 385.
- [14] Ding X L, Chen S Y, Zhang B, et al. Warming yields distinct accumulation patterns of microbial residues in dry and wet alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2020, 56 (7): 881—892.
- [15] Liu Z W, Liu X X, Wu X L, et al. Long-term elevated CO₂ and warming enhance microbial necromass carbon accumulation in a paddy soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2021, 57 (5): 673—684.
- [16] Hedges L V, Gurevitch J, Curtis P S. The meta-analysis

- of response ratios in experimental ecology[J]. *Ecology*, 1999, 80 (4): 1150—1156.
- [17] Zhao G, Zhang Y J, Cong N, et al. Climate warming weakens the negative effect of nitrogen addition on the microbial contribution to soil carbon pool in an alpine meadow[J]. *Catena*, 2022, 217: 106513.
- [18] Zhang W, Dong S H, Nie M, et al. Effect of temperature on microbial residue dynamics in a temperate farmland soil[J]. *Canadian Journal of Soil Science*, 2021, 101(2): 348—351.
- [19] Jing Y L, Wang Y, Liu S R, et al. Interactive effects of soil warming, throughfall reduction, and root exclusion on soil microbial community and residues in warm-temperate oak forests[J]. *Applied Soil Ecology*, 2019, 142: 52—58.
- [20] Jia J, Feng X J, He J-S, et al. Comparing microbial carbon sequestration and priming in the subsoil versus topsoil of a Qinghai-Tibetan alpine grassland[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 141—151.
- [21] Tian J, Zong N, Hartley I P, et al. Microbial metabolic response to winter warming stabilizes soil carbon[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27 (10): 2011—2028.
- [22] Shao P S, He H B, Zhang X D, et al. Responses of microbial residues to simulated climate change in a semiarid grassland[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 644: 1286—1291.
- [23] Ding X L, Chen S Y, Zhang B, et al. Warming increases microbial residue contribution to soil organic carbon in an alpine meadow[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 13—19.
- [24] Li Y. Effects of warming and nitrogen deposition on soil amino sugar and lignin of *Cunninghamia lanceolata* in mid-subtropical[D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2019. [李艳. 增温和氮沉降对中亚热带杉木林土壤氨基糖和木质素的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2019.]
- [25] Hu J X, Du M L, Chen J, et al. Microbial necromass under global change and implications for soil organic matter[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29 (12): 3503—3515.
- [26] Zhang B, Chen S Y, Zhang J F, et al. Depth-related responses of soil microbial communities to experimental warming in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau: Warming effect on soil subsurface microbes[J]. *European Journal of Soil Science*, 2015, 66 (3): 496—504.
- [27] Guo X, Feng J J, Shi Z, et al. Climate warming leads to divergent succession of grassland microbial communities[J]. *Nature Climate Change*, 2018, 8 (9): 813—818.
- [28] 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.
- [29] 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.
- [30] Wei H, Guenet B, Vicca S, et al. Thermal acclimation of organic matter decomposition in an artificial forest soil is related to shifts in microbial community structure[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 71: 1—12.
- [31] Zhang W, Cui Y H, Lu X K, et al. High nitrogen deposition decreases the contribution of fungal residues to soil carbon pools in a tropical forest ecosystem[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 97: 211—214.
- [32] Cotrufo M F, Soong J L, Horton A J, et al. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss[J]. *Nature Geoscience*, 2015, 8 (10): 776—779.
- [33] Hu Y T, Zheng Q, Noll L, et al. Direct measurement of the in situ decomposition of microbial-derived soil organic matter[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107660.
- [34] Jiao H Z, Li H, Chen H, et al. Effects of soil warming and nitrogen addition on soil dissolved organic matter of *Cunninghamia lanceolata* plantations in subtropical China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, 57 (5): 1249—1258. [焦宏哲, 李欢, 陈惠, 等. 增温、施氮对中亚热带杉木林土壤可溶性有机质的影响[J]. *土壤学报*, 2020, 57 (5): 1249—1258.]
- [35] Dijkstra P, Thomas S C, Heinrich P L, et al. Effect of temperature on metabolic activity of intact microbial communities: Evidence for altered metabolic pathway activity but not for increased maintenance respiration and reduced carbon use efficiency[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43 (10): 2023—2031.
- [36] 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.
- [37] B árcenas-Moreno G, G ómez-Brand ón M, Rousk J, et al. Adaptation of soil microbial communities to temperature: comparison of fungi and bacteria in a laboratory experiment [J]. *Global Change Biology*, 2009, 15 (12): 2950—2957.
- [38] Ziegler S E, Billings S A, Lane C S, et al. Warming alters

- routing of labile and slower-turnover carbon through distinct microbial groups in boreal forest organic soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 60: 23—32.
- [39] Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology[J]. *Nature Geoscience*, 2010, 3 (5): 336—340.
- [40] Looby C I, Treseder K K. Shifts in soil fungi and extracellular enzyme activity with simulated climate change in a tropical montane cloud forest[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 117: 87—96.
- [41] Wang X J, Zhou Y M, Wang X X, et al. Responses of soil enzymes in activity and soil microbes in biomass to warming in tundra ecosystem on Changbai Mountains[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2014, 51 (1): 166—175. [王学娟, 周玉梅, 王秀秀, 等. 长白山苔原生态系统的土壤酶活性及微生物生物量对增温的响应[J]. *土壤学报*, 2014, 51 (1): 166—175.]
- [42] Fang C, Ke W B, Campioli M, et al. Unaltered soil microbial community composition, but decreased metabolic activity in a semiarid grassland after two years of passive experimental warming[J]. *Ecology and Evolution*, 2020, 10 (21): 12327—12340.
- [43] Frey S D, Elliott E T, Paustian K. Bacterial and fungal abundance and biomass in conventional and no-tillage agroecosystems along two climatic gradients[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31 (4): 573—585.
- [44] Mou Z J, Kuang L H, He L F, et al. Climatic and edaphic controls over the elevational pattern of microbial necromass in subtropical forests[J]. *Catena*, 2021, 207: 105707.

(责任编辑: 陈荣府)