

DOI: 10.11766/trxb201702200543

鄱阳湖南矶山湿地不同植被类型对土壤碳组分、 羧化酶及*cbbI*基因的影响*

曹煦彬¹ 林 娣¹ 蔡 璐¹ 江玉梅^{1†} 朱 筠^{1, 2†}

(1 江西师范大学生命科学学院, 江西省亚热带植物资源保护与利用重点实验室, 南昌 330022)

(2 江西科技师范大学生命科学学院, 江西省生物加工过程重点实验室, 南昌 330038)

摘 要 选取鄱阳湖南矶山湿地南荻群落 (ND)、芦苇苔草混合群落 (HH)、苔草群落 (TC)、茭白群落 (JB) 及裸滩地 (LT) 土壤为研究对象, 分析土壤中不同碳组分、固碳酶 (1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶 (RubisCO) 酶活及其大亚基编码基因 (*cbbI*) 及环境因子对它们的影响。结果表明: 土壤中全碳 (TC)、有机碳 (SOC)、微生物生物量碳 (MBC) 和可溶性有机碳 (DOC) 依次为 6 380 ~ 33 830、1 209 ~ 2 259、124.6 ~ 1 282、2.848 ~ 18.00 mg kg⁻¹, 其平均值变化表现为 ND > HH > TC > JB; 土壤中 RubisCO 酶活性在 38.08 ~ 125.1 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹ 之间, ND 土壤 RubisCO 酶活性最高 (125.1 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹), TC 最低 (38.08 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹); HH 与 JB 的 RubisCO 酶活性分别为 38.85、66.05 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹。土壤 *cbbI* 基因总拷贝数在 36.07 × 10⁴ ~ 195.6 × 10⁴ copies g⁻¹ 之间, ND 最高, JB 最低。相关性分析表明, MBC 和 DOC 与 *cbbI* 基因均呈极显著正相关 ($p < 0.01$), 而 TC、SOC 分别与 RubisCO 酶活性呈显著正相关关系 ($p < 0.05$)。本研究结果说明, 固碳酶及 *cbbI* 基因与各碳组分具有密切的关系, 这对于进一步揭示鄱阳湖湿地土壤碳素循环及其微生物机制具有重要的参考意义。

关键词 鄱阳湖; 碳库; 碳组分; 固碳酶 RubisCO; *cbbI* 基因

中图分类号 S154.36 **文献标识码** A

土壤碳库是陆地生态系统最大的碳库, 全球土壤碳库约 $2.2 \times 10^3 \sim 3 \times 10^3$ Pg, 且碳库的构成影响其累积与分解, 其细微的改变会引起大气中 CO₂ 浓度的变化, 从而对全球变暖产生正、负反馈的效应^[1-2]。湿地生态系统所存储的碳超过全球土壤碳库的 1/3, 且由于其多水、缺氧的环境特征, 积累了较多的有机碳, 因此, 湿地土壤碳库受到较多关注^[3-5]。土壤有机碳 (SOC) 库是土壤碳库的重要组成部分, 也是评价土壤质量的一个重要指标^[6], 它受到气候、植被、人为活动及土地利用方式

等^[6]多种因子的影响。土壤微生物生物量碳 (MBC) 与可溶性有机碳 (DOC) 是土壤有机碳库的重要组成部分, 虽然仅占土壤有机碳库的较小部分, 前者被认为能参与土壤中能量、物质及有机物质转化的调控, 是评价土壤肥力的重要指标之一, 后者能反映土壤全碳的微小变化, 且存在形态以及含量高低对土壤微生物的活性影响较大^[6-10]。因此, 土壤碳库的构成影响其累积与分解, 直接影响全球碳平衡。

卡尔文 (Calvin) 循环是光能自养微生物及化

* 国家自然科学基金项目 (31460147, 41461042)、江西省青年科学家基金项目 (20142BCB23010) 和江西省教育厅项目 (GJJ160314) 共同资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos.31460147, 41461042), the Program for Cultivating Youths Scientist of Jiangxi Province (No.2014BCB23010) and Jiangxi Province Education Department of China (No.GJJ160314)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: leaf91626@163.com; zhudu12@163.com

作者简介: 曹煦彬 (1989—), 男, 甘肃省西和县人, 硕士研究生, 主要从事湿地生态学及土壤微生物的研究。E-mail: 3338958786@qq.com

收稿日期: 2017-02-20; 收到修改稿日期: 2017-06-14; 优先数字出版日期 (www.cnki.net): 2017-06-27

能自养微生物固定CO₂的主要途径^[11], 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶 (RubisCO) 是控制此循环速率的关键酶, 酶的性质与大气CO₂固定速率直接相关。RubisCO酶及其编码基因*cbbl*在水生生态系统和实验室培养环境下已有了广泛的研究, 近年来, 在陆地生态系统也受到了人们的重视^[12-14]。Xu和Tabita^[13]较早发现基于*cbbl*基因的固碳微生物在不同水层种类差异较大。陈晓娟等^[14]研究发现, 在农田土壤中较高的固碳酶 (RubisCO) 活性意味着较高的自养微生物同化二氧化碳的潜力。Yuan等^[15]发现, 在稻田土壤中有机碳和pH是影响基于*cbbl*基因的固碳微生物群落结构、丰度和RubisCO酶活性的最主要因素。陆地生态系统相关研究多集中在农田土壤中^[12, 14], 湿地生态系统中CO₂的固定与排放研究对于全球气候变暖具有重要的意义, 目前, 关于湿地土壤固碳微生物在CO₂固定过程中有何作用尚不清楚。

鄱阳湖是中国最大淡水湖, 湿地面积3 130 km², 具有较高的碳储量及对气候变化的高敏感性^[16], 其固碳微生物的固碳潜力评估对于认识湿地在温室气体排放过程中的作用具有重要意义。目前, 针对鄱阳湖湿地土壤碳氮时空分布与动态变化特征及其影响因子已有较多报道。吴琴等^[16]研究了不同植被类型、不同土层土壤有机碳分布特征及影响因子, 发现有机碳含量在苔草植物群落中最高, 且自表层以下急剧下降, 而土壤水分和植物生物量是影响湿地土壤有机碳分布的主要影响因子。蔡家艳等^[17]讨论了不同围垦年限稻田、不同土层土壤碳氮变化规律, 发现土壤层次与围垦年限以及二者之间的交互作用均显著影响有机碳及全氮含量。上述研究无法确切地预测气候变化下湿地土壤碳平衡变化, 更无法全面揭示土壤碳循环及其机制。土壤微生物与碳循环过程之间复杂的耦合作用给研究带来了巨大的挑战。本文选取鄱阳湖南矶山湿地从湖心至洲滩分布的植物群落: 裸滩 (Bare shoals, LT)、茭白群落 (*Zizania latifolia* community, JB)、芦苇—苔草的混合群落 (Mixed community of *Phragmites australis*-*Carex cinerascens*, HH)、苔草群落 (*Carex cinerascens* community, TC) 和南荻群落 (*Triarrhena lutarioriparia* community, ND) 为研究对象, 分析不同植被群落土壤碳组分的分布特征与影响因子及其与土壤固碳关键酶

(RubisCO)、固碳基因*cbbl*的关系, 这对明确鄱阳湖南矶山湿地生态系统的土壤碳循环具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

鄱阳湖南矶山湿地位于江西省鄱阳湖南部 (28°52'21" ~ 29°06'46"N, 116°10'24" ~ 116°23'50"E), 属亚热带季风气候, 热量丰富, 雨量丰沛, 光照充足, 四季分明。年平均气温16.5 ~ 17.8℃, 无霜期较长, 年平均降水量1 570 mm, 降水多集中在4—6月。鄱阳湖于2008年被批准为国家级自然保护区, 其地理位置独特, 生态环境典型, 且发育了十分复杂、多样性丰富的植物群落系统。由于水位影响, 从湖心至洲滩, 植被群落分布呈典型带状特征, 其优势植物群落为茭白群落、苔草群落、芦苇—苔草的混合群落以及南荻群落^[18]。

1.2 样地设置及样品采集

本试验于2016年3月选取南矶山湿地由湖心至洲滩 (地理坐标: 28°53'01.55"N ~ 28°53'03.26"N, 116°20'32.14"E ~ 116°20'31.36"E) 不同高程优势植物群落南荻群落 (ND)、苔草群落 (TC)、茭白群落 (JB)、芦苇—苔草的混合群落 (HH) 及裸滩 (LT) 为研究对象, 按照垂直于湖岸线的地行梯度设置样带, 确定不同高程优势植物群落, 每个群落带选取3个50 cm × 50 cm样方, 共15个观测样方。用内径为5 cm、长50 cm的原状土壤取样器采集土壤样品。每个样方利用非系统布点法获得土壤并混合, 用保温箱带回实验室, 剔除可见的动植物残体。取一部分新鲜土样4℃保存用于土壤酶活及理化性质的测定, 且72 h内取一部分土壤进行预处理, 进行RubisCO酶活测定, 其余土壤放入-80℃冰箱保存, 用于DNA提取。土壤分析前保持两周的平衡期以保证在之后的干扰中土壤微生物活动稳定。

1.3 土壤理化性质及酶活性测定

土壤pH采用电位法, 即将土壤与蒸馏水以1 : 2.5 (g : ml) 的倍数充分搅拌混合后用电位法测量^[19]; 土壤含水率用烘干法测定^[19]; 土壤全碳 (TC)、全氮 (TN) 则将土壤烘干后用元素分析仪 (Elementar Vario, 德国) 测定; 土壤可溶

性有机碳用氯化钾 (0.5 mol L^{-1}) 浸提后用分光光度计法测定^[20]；土壤有机碳采用重铬酸钾外加热法测定^[19]；土壤微生物生物量碳采用氯仿熏蒸— K_2SO_4 浸提法测定^[19]：用 $0.5 \text{ mol L}^{-1} \text{ K}_2\text{SO}_4$ 溶液 (50 ml) 浸提熏蒸与未熏蒸的新鲜土壤 (25 g) 30 min，之后用重铬酸钾容量法测定浸提液中的有机碳含量；微生物呼吸采用静态气室法^[21]；过氧化氢酶 (CAT) 用 KMnO_4 滴定法测定，酶活性以每克土壤所消耗 KMnO_4 的毫升数表示；蔗糖酶 (Suc) 采用3, 5-二硝基水杨酸显色法测定，酶活性以每克土壤中含葡萄糖的毫克数表示。

土壤中RubisCO 酶活性测定采用超声波破碎的方法提取土壤中的蛋白质^[22]：将新鲜土壤进行预处理，去除杂质及各种离子无机物后，对其进行冷冻干燥得到冻干土。在冰浴下，用超声波破碎仪对冻干土进行充分破碎，之后离心收集上清液，上清液中加入硫酸铵固体达到80%饱和使得蛋白质沉淀，收集蛋白质沉淀并溶解。酶活性在 30°C 下用紫外分光光度计 (UV-1800PC, 上海美谱达仪器有限公司) ($\lambda=340 \text{ nm}$) 测得^[22]，反应需要设置不加1, 5-二磷酸核酮糖 (Rubp) 和热变性蛋白质的阴性对照。

1.4 土壤固碳基因 (*cbbI*) 定量分析

土壤DNA用Omega (OMEGA Biotek, 美国) 土壤试剂盒，依据其说明书提取。DNA的纯度及质量利用琼脂糖凝胶电泳 (BG-subMIDI, 中国) 及凝胶成像系统 (GDS-800, UVP公司, 美国) 测定。并使用“总DNA纯化回收试剂盒” (天根, 中国) 对DNA进行纯化。通过实时荧光定量PCR (ABI7900, Applied Biosystems Inc, 美国) 对细菌*cbbI*基因数量进行定量分析，采用引物 (K2f: 5'-ACCA YCAAGCCSAAGCTSGG-3', V2f: 5'-GCCTTCSAGCTTGCCSACCR-3')，扩增出492-496bp的基因片段^[23]，内参基因引物采用 (16S-F: 5'-AGAGTTTGATCMTG GCTCAG-3', 16S-R: 5'-GCTGCCTCCCGTAG GAGT-3') 扩增细菌16S rDNA 区域^[1]。反应体系及程序详见参考文献 [1-2]。

1.5 数据统计分析

数据初处理和制图利用Microsoft Excel 2010 软件进行，采用SSPS 20.0 进行方差分析 (单因素方差分析)、多重比较 (杜克的真实显著性差异法 (Tukey HSD)) 及相关性分析 (皮尔森法

(Pearson))。采用CANOCO 4.5 for Windows 对数据进行排序分析包括主成分分析 (PCA) 和冗余分析 (RDA)。

2 结 果

2.1 不同植被类型土壤基本性质

土壤含水率 (SWC) 在45.5% ~ 58.64%之间，不同植物类型间无显著差异；土壤pH在4.94 ~ 6.04之间，随着洲滩水位升高，pH逐步升高 (ND < HH < TC < JB < LT)，且ND显著低于JB和LT ($p < 0.05$)；土壤全氮 (TN) 在1 090 ~ 2 490 mg kg^{-1} 之间，其中ND群落显著大于其他群落；土壤呼吸在156.3 ~ 322.8 ml kg^{-1} 之间，除了LT土壤，其他植被群落土壤无显著差异；土壤过氧化氢酶活性在0.194 ~ 0.366 ml g^{-1} 之间，LT显著高于ND和HH ($p < 0.05$)，且与土壤pH趋势一致，这可能与土壤中氢氧根离子含量有关；土壤蔗糖酶活性在0.059 ~ 0.311 ml kg^{-1} 之间，表现为HH最高，LT最低，且HH显著大于JB和LT ($p < 0.05$) (表1)。

2.2 不同植被类型土壤碳组分

土壤中TC、SOC、MBC、DOC依次为6 380 ~ 33 830、1 209 ~ 2 259、124.6 ~ 1 282、2.848 ~ 18.00 mg kg^{-1} ，其平均值在植物群落间均大致表现为ND > HH > TC > JB > LT。ND群落的TC和DOC含量显著高于LT，ND和HH的MBC含量显著高于LT ($p < 0.05$)，见图1。PCA分析可进一步反映不同植物群落土壤样品中碳组分的差异性，以及导致其差异的主要因素。从图2可以看出，JB和其他植被群落的碳组分差异较大，TC和HH的碳组分差异不明显。MBC、DOC、SOC及TC四个指标间均呈正相关。

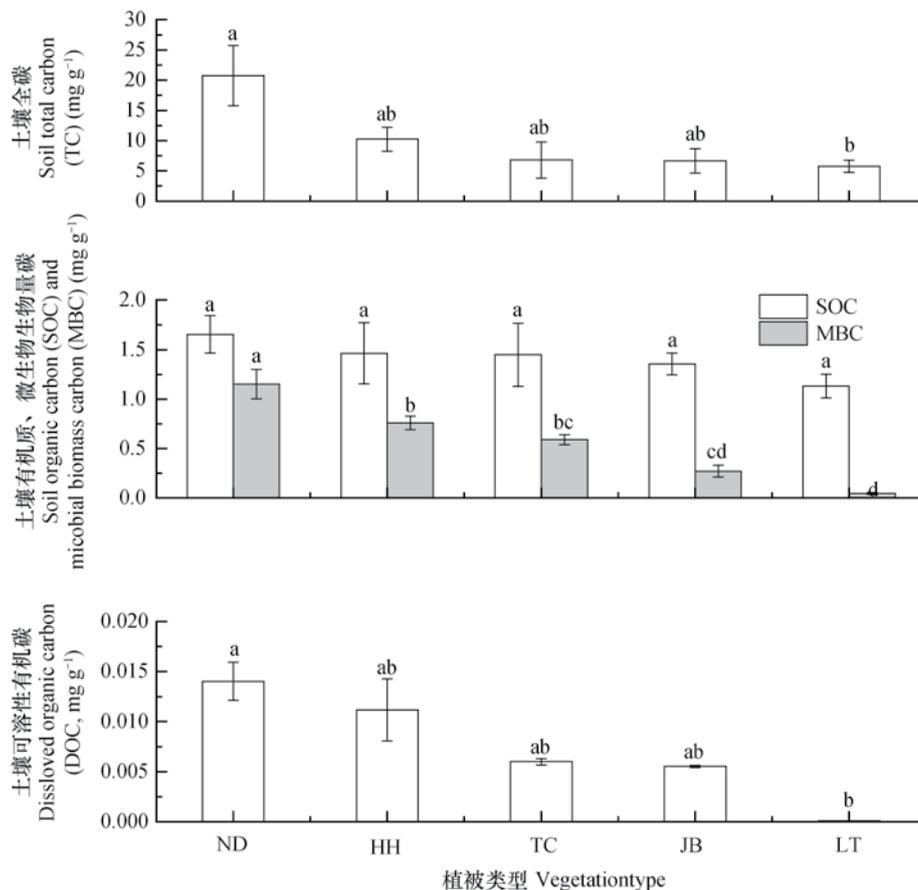
2.3 不同植被类型土壤固碳关键酶RubisCO酶及基因*cbbI*

土壤中RubisCO酶活性在38.08 ~ 125.1 $\text{nmol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ min}^{-1}$ 之间。不同植物群落中，ND土壤中RubisCO酶活性最高 (125.1 $\text{nmol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ min}^{-1}$)，TC最低 (38.08 $\text{nmol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ min}^{-1}$)；HH与JB的RubisCO酶活性分别为38.85、66.05 $\text{nmol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ min}^{-1}$ 。ND土壤中酶活分别是HH、TC的3.6、3.7倍，是JB的2倍，且ND和JB有极显著差异。JB土壤大于HH与TC，但HH与TC间无显著差异 ($p > 0.05$)。

表1 不同植被类型土壤理化性质

	Table 1 Physico-chemical properties of soils in different vegetation					
	pH	含水率 Soil water content (SWC, %)	全氮 Total nitrogen (TN, mg kg ⁻¹)	土壤呼吸 Soil respiration (Resp, ml kg ⁻¹)	过氧化氢酶 Catalase (CAT, ml g ⁻¹)	蔗糖酶 Sucrase (Suc, ml g ⁻¹)
南荻群落 <i>Triarrhena lutarioriparia</i> community (ND)	4.94c	48.4a	2 490a	207.3a	0.197b	0.184ab
混合群落 Mixed community of <i>Phragmites australis-Carex cinerascens</i> (HH)	5.13bc	52.31a	1 607b	322.8a	0.194b	0.311a
苔草群落 <i>Carex cinerascens</i> community (TC)	5.24bc	52.98a	1 270b	248.6a	0.230ab	0.205ab
茭白群落 <i>Zizania latifolia</i> community (JB)	5.76ab	58.64a	1 243b	304.9a	0.307ab	0.106b
裸滩 Bare shoals (LT)	6.04a	45.76a	1 090b	156.3b	0.366a	0.059b

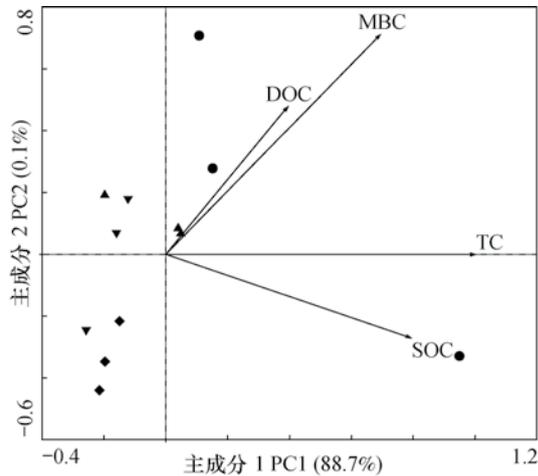
注：表中同一列不同字母表示差异达到Tukey HSD检验5%显著水平。下同 Note: Different letters in the same column mean significant difference $p < 0.05$ according to Tukey HSD (Tukey's honestly significant difference) test. The same below



注：图中不同字母表示不同植被类型间差异达到Tukey HSD检验5%显著水平，下同 Note: Different letters represent significant difference in different vegetation according to Tukey HSD, $p < 0.05$. The same below

图1 不同植被土壤各碳组分含量

Fig. 1 Soil carbon fractions in different vegetation



注：●为南荻群落土壤；▲为混合群落土壤；▼为苔草群落土壤；◆为茭白群落土壤 Note: ● stands for soil under *Triarrhena lutarioriparia* community, ▲ for soil under *Phragmites australis*-*Carex cinerascens* community, ▼ for soil under *Carex cinerascens* community, ◆ for soil under *Zizania latifolia* community

图2 土壤碳组分主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis (PCA) of soil carbon fractions in soil

土壤*cbbI*基因总拷贝数在 $36.07 \times 10^4 \sim 195.6 \times 10^4$ copies g^{-1} 之间，其中，最高值ND (195.6×10^4 copies g^{-1})是最低值LT (36.07×10^4 copies g^{-1})的5.4倍，HH与ND、TC与JB无显著差异 ($p > 0.05$) (图3)。

对15个样品进行相关性分析，结果表明，土壤中RubisCO酶活性与功能基因*cbbI*呈显著正相关 ($R^2=0.2815$, $p < 0.05$) (图4)。

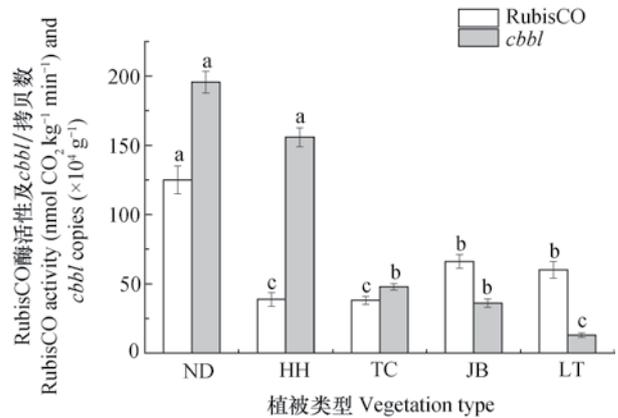


图3 不同植被群落土壤RubisCO酶活性及*cbbI*拷贝数
Fig. 3 RubisCO activity and number of *cbbI* copies in soil relative to vegetation

2.4 不同植被类型土壤碳组分、固碳酶RubisCO及*cbbI*基因间的关系

2.4.1 环境因子对土壤碳组分的影响

RDA分析结果表明，湿地土壤TN与环境第一轴呈极显著正相关 ($R^2=0.9881$, $p < 0.01$)，土壤pH、CAT与环境第二轴呈极显著负相关 ($R^2 = -0.8347$, $p < 0.01$)，土壤Suc与环境第二轴呈极显著正相关 ($R^2=0.7578$, $p < 0.01$)，说明环境第一轴与第二轴能很好地代表土壤中的这4个环境因子。TN与物种第一轴相关系数为0.9633 ($p < 0.01$)，pH、CAT、Suc与物种第二轴的相关系数分别为-0.6408，-0.6079，0.5818 ($p < 0.01$)，说明影响植被土壤碳组分分布的主要因素依次是TN、pH、CAT和Suc。TN与各碳组

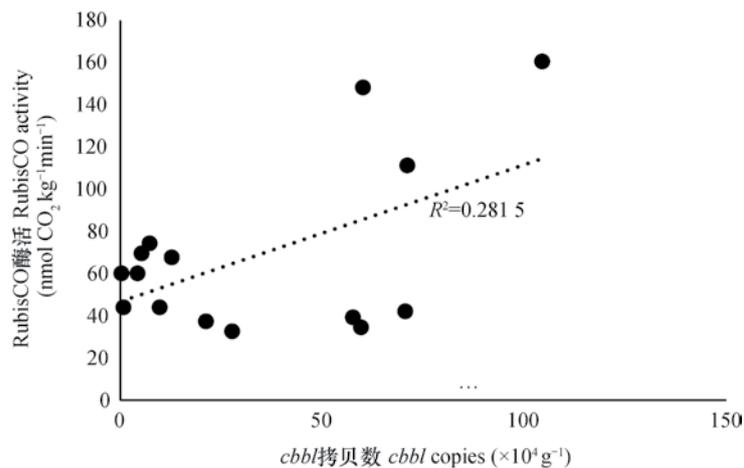


图4 土壤*cbbI*拷贝数与RubisCO酶活性的关系

Fig. 4 Relationship between soil RubisCO activity and number of *cbbI* copies

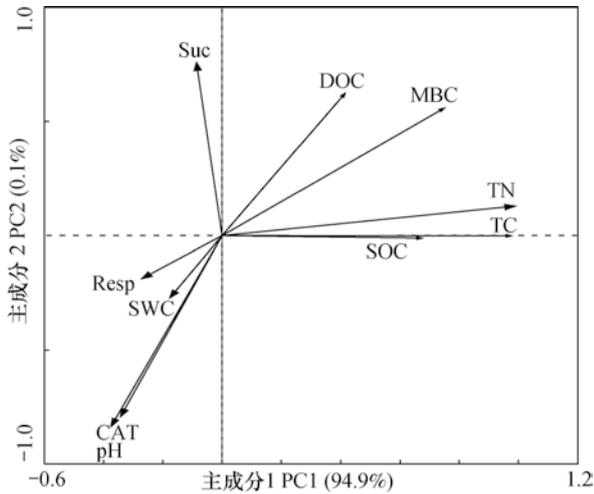


图5 土壤碳组分及环境因子冗余分析

Fig. 5 Redundancy analysis (RDA) of soil carbon fraction and soil environment factors

分呈正相关，Suc与DOC、MBC呈正相关，而pH、CAT与各碳组分呈负相关（图5和表2）。

2.4.2 土壤碳组分、固碳酶RubisCO及cbbI基因的相关性 MBC和DOC与物种第一轴呈极显著正相关 ($R^2=0.8339, 0.6421, p < 0.01$)，TC与SOC与物种第二轴呈显著正相关 ($R^2=0.5463, 0.4988, p < 0.05$)，说明，不同碳组分中MBC、DOC分别与cbbI基因呈极显著正相关 ($p < 0.01$)，而TC、SOC分别与RubisCO酶活呈显著正相关 ($p < 0.05$)（图6和表3）。

3 讨论

3.1 不同植物类型土壤碳组分及其影响因素

土壤有机碳 (SOC) 更新速率快，其输入主要

表2 RDA排序轴及各土壤环境因子的相关关系

Table 2 Relationship between RDA ordination axis and soil environment factors

	SPEC AX1	SPEC AX2	ENVI AX1	ENVI AX2
SPEC AX1	1			
SPEC AX2	-0.105 5	1		
ENVI AX1	0.974 8	0	1	
ENVI AX2	0	0.767 8	0	1
pH	-0.364 5	-0.640 8**	-0.373 9	-0.834 7**
SWC	-0.171 7	-0.208 6	-0.176 1	-0.271 7
TN	0.963 3**	0.099	0.988 1**	0.129
Resp	-0.263 8	-0.144 2	-0.270 6	-0.187 8
CAT	-0.333 5	-0.607 9*	-0.342 1	-0.791 8**
Suc	-0.083 9	0.581 8*	-0.086 1	0.757 8**

注：SPEC AX1、SPEC AX2、ENVI AX1和ENVI AX2分别表示物种轴1、2和环境轴1、2；*表示显著相关 ($p < 0.05$)，**表示极显著相关 ($p < 0.01$) Note: SPEC AX1, SPEC AX2, ENVI AX1 and ENVI AX2 stand for the species axes 1, 2 and the ambient axes 1, 2, respectively; * Indicates significant correlation ($p < 0.05$)，** indicates extremely significant correlation ($p < 0.01$)

表3 RDA排序轴及土壤各碳组分的相关关系

Table 3 Correlations between RDA ordination axes and soil carbon fractions

	SPEC AX1	SPEC AX2	ENVI AX1	ENVI AX2
SPEC AX1	1			
SPEC AX2	-0.141 2	1		
ENVI AX1	0.943	0	1	
ENVI AX2	0	0.701 7	0	1
TC	0.499 2	0.546 3*	0.529 4	0.778 5**
SOC	0.046 3	0.498 8*	0.049 1	0.710 8**
MBC	0.833 9**	0.067 5	0.884 3**	0.096 3
DOC	0.642 1**	0.080 9	0.680 9**	0.115 2

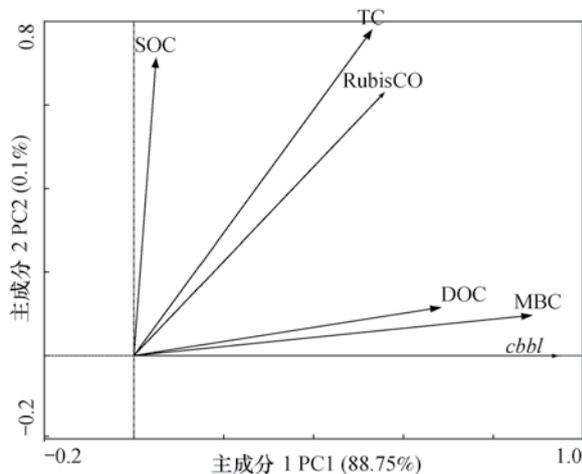


图6 土壤碳组分与固碳酶活性及*cbbI*基因冗余分析
Fig. 6 RDA analysis of relationships of soil carbon fractions with RubisCO activity and *cbbI* gene

来源于动植物残体、植物枯落物和根系的腐化，其输出则包括各种环境条件对土壤的分解和侵蚀，植被归还量大，分解速率缓慢会造成SOC的积累^[24]。本研究发现，SOC在不同植被土壤中含量大致为ND > HH > TC > JB，呈现出沿高程地向湖心方向逐渐减小的趋势，这与董磊等^[25]的研究结果类似。本文中SOC含量为1 209 ~ 2 259 mg kg⁻¹，其值高于董磊等^[25]报道的鄱阳湖湿地土壤有机质含量（14.9 ~ 35 mg kg⁻¹），而低于吴琴等^[16]报道的鄱阳湖湿地土壤有机质含量（ $1.07 \times 10^4 \sim 3.52 \times 10^4$ mg kg⁻¹），说明，即使在同一湿地，SOC也有差异，这可能与取样时间、取样地点以及取样层均有关系，也可能与不同植物群落类型有关，人为因素影响如火烧对SOC的影响也不容忽视。

土壤微生物生物量碳（MBC）是指土壤中体积在5 ~ 10 μm^3 之间的活微生物体中所含的有机碳含量，受土壤有机碳输入影响的微生物生长和繁殖的限制。本研究中MBC含量为124.6 ~ 1 282 mg kg⁻¹，这与王晓龙等^[26]报道鄱阳湖湿地MBC含量（174.9 ~ 925.4 mg kg⁻¹）相差不大，与赖建东等^[27]报道的纳帕海湿地MBC含量（ 940 ± 69.11 mg kg⁻¹）也无显著相差。MBC与SOC在不同植物类型土壤中含量的变化趋势一致，说明植物群落的不同决定了MBC和SOC含量的不同。

DOC与土壤微生物生物量碳高度相关，且可在一定时间内发生周转或转化，受植物、微生物影响强烈^[28]。本文发现，南矶山湿地土壤DOC与MBC、SOC在不同植物类型土壤中变化趋势一

致。本文中，DOC含量为2.848 ~ 18.00 mg kg⁻¹，低于杨青青等^[28]在旱季所测得森林土壤DOC含量（> 100 mg kg⁻¹），却与雨季所测得DOC含量类似（7.70 ~ 18.25 mg kg⁻¹），说明DOC受雨水淋溶强度影响较大^[23-27]。鄱阳湖因其独特的水位特征，如裸滩地基本处于水淹状态，其土壤DOC含量最低，说明，水分对裸滩地土壤DOC的淋溶作用导致其含量低。

影响土壤碳组分的因素很多，TN被认为是湿地生态系统碳循环中的限制因素^[29]，这与本研究得到的结果是一致的。TN是影响碳组分的最重要因素，且TN与碳组分呈显著正相关，说明氮素的增加有利于土壤有机碳的累积^[30]。但也有研究认为，氮素增加使土壤有机碳负累积，亦或对土壤有机碳零累积^[31-32]。也有研究表明，氮素添加会改变土壤pH^[33]，进而改变土壤碳组分。

土壤酶是由植物根系、动植物残骸及微生物所分泌的生物活性物质，任何引起微生物数量变化的因素均会导致土壤酶活的变化^[34]。本研究发现，土壤蔗糖酶（Suc）与DOC、MBC呈极显著正相关，而过氧化氢酶（CAT）与DOC和MBC呈极显著负相关，这与朱媛君等^[34]报道的沙丘低地在雨季Suc活性与DOC、MBC呈极显著正相关的结论是一致的；但戴伟和白红英^[35]的研究认为，CAT与有机质及氮素呈显著正相关，与本研究的结论不一致，这可能与南矶山土壤的水位变化有关，在取样期间雨水较多，水位的上升隔绝了土壤与大气的接触，从而使得土壤中对植物有害的过氧化氢含量降低。

3.2 不同植物类型土壤固碳酶活性及其表达基因变化

RubisCO酶是催化自养微生物利用卡尔文循环进行CO₂固定的限速酶，*cbbI*基因是编码RubisCO酶的。较高的RubisCO酶活性意味着较高的自养微生物碳同化潜力。相比碳同化功能基因，RubisCO酶活性可更好地反映土壤微生物固碳潜力^[29]。

本研究发现，鄱阳湖南矶山湿地土壤中RubisCO酶活性在38.08 ~ 125.1 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹之间，低于陈晓娟等^[14]报道的农田土壤RubisCO酶活性34.06 ~ 71.61 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹。不同植物群落中，ND土壤中RubisCO酶活性（125.1 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹）和*cbbI*基因总拷贝数（ 195.6×10^4 copies g⁻¹）最高，JB和TC土壤RubisCO酶活性分

别为66.08、38.08 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹，说明ND群落的微生物固碳潜力高于其他植物群落，TC和JB群落土壤微生物固碳潜力最小。这与ND土壤中有较高的碳、氮积累有关（TC、TN与RubisCO活性极显著正相关（ $p < 0.01$ ）），土壤较为肥沃，使得土壤微生物群落数量及活性较高。土壤中RubisCO酶活性与功能基因*cbbI*呈显著正相关（ $R^2=0.2815$ ， $p < 0.05$ ）（图4），与吴小红等^[36]及Xiao等^[37]在农田土壤报道的结果类似，他们认为两者均与碳同化速率显著正相关，为了更好地说明CO₂固定的分子生态学机制，今后需借助于CO₂同位素标记技术且在RNA水平上对固碳基因进行进一步研究^[38]。

在鄱阳湖湿地土壤中，MBC、DOC分别与*cbbI*基因呈极显著正相关（ $p < 0.01$ ），TC、SOC分别与RubisCO酶活性呈显著正相关，与陈晓娟等^[13]在农田土壤结论一致，说明，MBC、DOC是土壤微生物的重要碳源，是固碳微生物固定CO₂的结果，Liang等^[39]的研究也认为，土壤中DOC及MBC是土壤中同化CO₂成为新碳的主要去向。因此，土壤RubisCO酶活可以在一定程度上指示土壤MBC、DOC的含量，RubisCO酶活性可以很好地反映土壤微生物固碳潜力。

4 结 论

鄱阳湖南矶山湿地土壤各碳组分含量大小关系为：全碳（TC）> 有机碳（SOC）> 微生物生物量碳（MBC）> 可溶性碳（DOC），且它们在各植物群落中的分布趋势均大致表现为：南荻群落 > 芦苇—苔草群落 > 苔草群落 > 茭白群落 > 裸滩。造成不同植物群落碳组分差异的主要因素有土壤TN、pH、土壤蔗糖酶活性及过氧化氢酶活性，其中TN是最主要的影响因素。MBC、DOC分别与*cbbI*基因呈极显著正相关（ $p < 0.01$ ），而TC、SOC分别与RubisCO酶活性呈显著正相关，这说明了土壤微生物参与了固碳过程，而且微生物固碳潜力与土壤碳组分有显著的正相关关系。土壤微生物固碳是一个非常复杂的过程，今后的研究将深入分析湿地土壤中有哪些微生物具有重要的CO₂固定能力，以及优势微生物的固碳潜能。

参 考 文 献

- [1] Yousuf B, Keshri J, Mishra A, et al. Application of targeted metagenomics to explore abundance and diversity of CO₂-fixing bacterial community using *cbbI* gene from the rhizosphere of *Arachis hypogaea*. *Gene*, 2012, 506 (1): 18—24
- [2] Kirschbaum M U F. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Bio-geochemistry*, 2000, 48 (1): 21—51
- [3] Ferrati R, Canziani G A, Moreno D R. Estero del Ibera: Hydrometeorological and hydrological characterization. *Ecological Modelling*, 2005, 186 (1): 3—15
- [4] Bellamy P H, Loveland P J, Bradley R I, et al. Carbon losses from all soils across England and Wales 1978—2003. *Nature*, 2005, 437 (7056): 245—248
- [5] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440 (7081): 165—173
- [6] Wu T Y, Schoenau J J, Li F M, et al. Effect of tillage and rotation on organic carbon forms of chernozemic soils in Saskatchewan. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2003, 166 (3): 328—335
- [7] Butterly C R, McNeill A M, Baldock J A, et al. Rapid changes in carbon and phosphorus after rewetting of dry soil. *Biology and Fertility of Soils*, 2011, 47 (1): 41—50
- [8] 邱虎森, 苏以荣, 陈香碧, 等. 喀斯特高原典型小流域土壤有机碳及其组分的分布特征. *农业环境科学学报*, 2012, 31 (10): 1956—1964
Qiu H S, Su Y R, Chen X B, et al. Characteristics of the distributions of soil organic carbon and main components in a typical catchment in the Karst Plateau (In Chinese). *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31 (10): 1956—1964
- [9] Dempster D N, Gleeson D B, Solaiman Z M, et al. Decreased soil microbial biomass and nitrogen mineralisation with Eucalyptus biochar addition to a coarse textured soil. *Plant and Soil*, 2012, 354 (1/2): 311—324
- [10] Lissner L, Bengtsson C, Lapidus L, et al. Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in three forest types in tropical China. *Soil Biology & Biochemistry*, 2012, 44 (1): 31—38
- [11] Ragsdales S W, Wood H G. *Enzymology of the acetyl-*

- CoA pathway of CO₂ fixation. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 1991, 26 (3/4): 261—300
- [12] Selesi D, Schmid M, Hartmann A. Diversity of green-like and red-like ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large-subunit genes (*cbbI*) in differently managed agricultural soils. *Applied & Environmental Microbiology*, 2005, 71 (1): 175—184
- [13] Xu H H, Tabita F R. Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase gene expression and diversity of Lake Erie planktonic microorganisms. *Applied & Environmental Microbiology*, 1996, 62 (6): 1913—1921
- [14] 陈晓娟, 吴小红, 简燕, 等. 农田土壤自养微生物碳同化潜力及其功能基因数量、关键酶活性分析. *环境科学*, 2014, 35 (3): 1144—1150
Chen X J, Wu X H, Jian Y, et al. Carbon dioxide assimilation potential, functional gene amount and RubisCO activity of autotrophic microorganisms in Agricultural soils (In Chinese). *Environmental Science*, 2014, 35 (3): 1144—1150
- [15] Yuan H C, Ge T D, Wu X H, et al. Long-term field fertilization alters the diversity of autotrophic bacteria based on the ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO) large-subunit genes in paddy soil. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2012, 95 (4): 1061—1071
- [16] 吴琴, 尧波, 幸瑞新, 等. 鄱阳湖典型湿地土壤有机碳分布及影响因子. *生态学杂志*, 2012, 31 (2): 313—318
Wu Q, Yao B, Xing R X, et al. Distribution pattern of soil organic carbon in Poyang Lake wetland and related affecting factors (In Chinese). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31 (2): 313—318
- [17] 蔡家艳, 吴琴, 钟欣孜, 等. 鄱阳湖区不同围垦年限稻田土壤碳氮变化. *生态学杂志*, 2016, 35 (8): 2009—2013
Cai J Y, Wu Q, Zhong X Z, et al. Soil organic carbon and total nitrogen in reclaimed paddy fields vary with reclamation duration in Poyang Lake region (In Chinese). *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35 (8): 2009—2013
- [18] 许军, 王召滢, 唐山, 等. 鄱阳湖湿地植物多样性资源调查与分析. *西北林学院学报*, 2013, 28 (3): 93—97
Xu J, Wang Z Y, Tang S, et al. Investigation and analysis of the resources of wetland plant diversity in Poyang Lake (In Chinese). *Journal of Northwest Forestry University*, 2013, 28 (3): 93—97
- [19] 中国土壤学会农业化学专业委员会. 土壤农业化学常规分析方法. 北京: 科学出版社, 1983
Specialized Committee for Agricultural Chemistry, Soil Sciences Society of China. *General analytical methods for soil and agro-chemistry (In Chinese)*. Beijing: Science Press, 1983
- [20] 罗小三, 仓龙, 郝秀珍, 等. 原位土壤溶液采样及可溶性有机碳 (DOC) 的紫外吸收光谱直接测定探讨. *土壤*, 2007, 39 (6): 943—947
Luo X S, Cang L, Hao X Z, et al. In-Situ sampling of soil solution and determination of dissolved organic carbon (DOC) with UV absorption method (UVA₂₅₄) (In Chinese). *Soils*, 2007, 39 (6): 943—947
- [21] 杨晶, 李凌浩. 土壤呼吸及其测定法. *植物杂志*, 2003, 12 (5): 36—37
Yang J, Li L H. Soil respiration and it's analysis method (In Chinese). *Plants*, 2003, 12 (5): 36—37
- [22] Wu X, Ge T, Yuan H, et al. Evaluation of an optimal extraction method for measuring d-ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO) in agricultural soils and its association with soil microbial CO₂ assimilation. *Pedobiologia*, 2014, 57 (4/6): 277—284
- [23] Tolli J, King G M. Diversity and structure of bacterial chemoautotrophic communities in pine forest and agroecosystem Soils. *Applied & Environmental Microbiology*, 2005, 71 (12): 8411—8418
- [24] 余健, 房莉, 卞正富, 等. 土壤碳库构成研究进展. *生态学报*, 2014, 34 (17): 4829—4838
Yu J, Fang L, Bian Z F, et al. A review of the composition of soil carbon pool (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34 (17): 4829—4838
- [25] 董磊, 徐力刚, 许加星, 等. 鄱阳湖典型洲滩湿地土壤环境因子对植被分布影响研究. *土壤学报*, 2014, 51 (3): 618—626
Dong L, Xu L G, Xu J X, et al. Effects of soil environmental factors on vegetation distribution in shoaly wetlands typical to Poyang Lake (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2014, 51 (3): 618—626
- [26] 王晓龙, 徐立刚, 姚鑫, 等. 鄱阳湖典型湿地植物群落土壤微生物量特征. *生态学报*, 2010, 30 (18): 5033—5042
Wang X L, Xu L G, Yao X, et al. Analysis on the soil microbial biomass in typical hygrophilous vegetation of Poyang Lake (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30 (18): 5033—5042
- [27] 赖建东, 田昆, 郭雪莲, 等. 纳帕海湿地土壤有机碳和微生物量碳研究. *湿地科学*, 2014, 12 (1): 49—54
Lai J D, Tian K, Guo X L, et al. Organic carbon and microbial biomass carbon in soil in Napahai wetlands

- (In Chinese). *Wetland Science*, 2014, 12 (1) : 49—54
- [28] 杨青青, 陈小花, 余雪标, 等. 滨海台地典型森林类型土壤可溶性有机碳季节变化. *热带作物学报*, 2016, 37 (1) : 30—35
Yang Q Q, Chen X H, Yu X B, et al. Seasonal dynamic pattern of soil soluble organic carbon in typical vegetation types in Coastal Platform (In Chinese). *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2016, 37 (1) : 30—35
- [29] 李娟, 赵秉强, 李秀英, 等. 长期不同施肥制度下几种土壤微生物学特征变化. *植物生态学报*, 2008, 32 (4) : 891—899
Li J, Zhao B Q, Li X Y, et al. Changes of soil microbial properties affected by different long-term fertilization regimes (In Chinese). *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32 (4) : 891—899
- [30] Mack M C, Schuur E A, Bret-Harte M S, et al. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature*, 2004, 431 (7007) : 440—443
- [31] Gunnarsson U, Bronge L B, Rydin H, et al. Near-zero recent carbon accumulation in a bog with high nitrogen deposition in SW Sweden. *Global Change Biology*, 2008, 14 (9) : 2152—2165
- [32] Huang Z, Clinton P W, Baisden W T, et al. Long-term nitrogen additions increased surface soil carbon concentration in a forest plantation despite elevated decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, 2011, 43 (2) : 302—307
- [33] 胡雷, 王长庭, 王根绪, 等. 三江源区不同退化演替阶段高寒草甸土壤酶活性和微生物群落结构的变化. *草业学报*, 2014, 23 (3) : 8—19
Hu L, Wang C T, Wang G X, et al. Changes in the activities of soil enzyme and microbial community structure at different degradation successional stages of alpine meadows in the headwater region of Three Rivers, China (In Chinese). *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23 (3) : 8—19
- [34] 朱媛君, 张璞进, 牛明丽, 等. 毛乌素沙地丘间低地主要植物群落土壤酶活性. *生态学杂志*, 2016, 35 (8) : 2014—2021
Zhu Y J, Zhang P J, Niu M L, et al. Soil enzyme activities of the main plant communities in inter-dune lowland of Mu Us Sandy Land (In Chinese). *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35 (8) : 2014—2021
- [35] 戴伟, 白红英. 土壤过氧化氢酶活性及其动力学特征与土壤性质的关系. *北京林业大学学报*, 1995, 17 (1) : 37—41
Dai W, Bai H Y. Correlations of soil catalase activity and it's kinetic characteristic with some soil properties (In Chinese). *Journal of Beijing Forestry University*, 1995, 17 (1) : 37—41
- [36] 吴小红, 简燕, 陈晓娟, 等. 自养微生物同化CO₂的分子生态研究及同化碳在土壤中的转化. *生态学报*, 2014, 34 (3) : 701—709
Wu X H, Jian Y, Chen X J, et al. Molecular mechanism on carbon dioxide assimilation of autotrophic microorganism and carbon translocation in agricultural soils (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34 (3) : 701—709
- [37] Xiao K Q, Bao P, Bao Q L, et al. Quantitative analyses of ribulose -1, 5 - bisphosphate carboxylase / oxygenase (rubisco) large-subunit genes (*cbbI*) in typical paddy soils. *FEMS Microbiol Ecology*, 2014, 87 (1) : 89—101
- [38] Jia Z, Conrad R. Bacteria, rather than Archaea, dominate microbial ammonia oxidation in an agricultural soil. *Environmental Microbiology*, 2009, 11 (7) : 1658—1671
- [39] Liang B C, Wang X L, Ma B L. Maize root-induced change in soil organic carbon pools. *Soil Science Society of America Journal*, 2002, 66 (3) : 845—847

Effects of Different Vegetation Communities on Soil Carbon Fraction, RubisCO Activity and *cbbI* Genes in Nanjishan Wetland of Poyang Lake

CAO Xubin¹ LIN Di¹ CAI Lu¹ JIANG Yumei^{1†} ZHU Du^{1, 2†}

(1 Key Laboratory of Protection and Utilization of Subtropical Plant Resources of Jiangxi Province, College of Life Science, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China)

(2 Jiangxi Province Key Laboratory of Bioprocess Engineering, College of Life Science, Jiangxi Science & Technology Normal University, Nanchang 330038, China)

Abstract 【Objective】 Soils are an essential section of the terrestrial carbon cycle and act as either

source or sink for carbon, depending on what fraction the carbon is in and its stability. However, few studies have been reported on relationship between soil carbon fractions and carbon fixing process (Calvin-Benson-Bassham cycle) in wetland soil systems. Ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO) is a key CO₂ assimilation enzyme in the Calvin cycle, and its relationship with its large-subunit I gene and soil carbon fractions may provide some information about their relative importance to the genetic potential of CO₂ fixation. Meanwhile, RubisCO enzyme activity and soil physicochemical properties were determined, and statistical analyses were performed to identify key factors driving microbial CO₂ sequestration in wetland soils. **【Method】** In this study, soil samples were collected separately from wetlands under *Triarrhena lutarioriparia* community (ND), *Phragmites australis-Carex cinerascens* community (HH), *Carex cinerascens* community (TC) and *Zizania latifolia* community (JB) and a bare shoal (LT) at Nanjishan of the Poyang Lake in China, for fractionation of soil carbon and analysis of soil organic carbon (SOC), soil microbial biomass C (MBC), and dissolved organic C (DOC), activity of RubisCO and its large-subunit I gene (*cbbI*). **【Result】** Results show that content of total carbon, SOC, MBC and DOC in the soils varied in the range of 6 380 ~ 33 830, 1 209 ~ 2 259, 124.6 ~ 1 282 and 2.848 ~ 18.00 mg kg⁻¹, respectively, and the four patches of wetlands displayed an order of ND > HH > TC > JB in terms of variation of their means. RubisCO activity in the soils varied in the range of 38.08 ~ 125.1 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹ and was the highest in ND reaching 125.1 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹ and the lowest in TC falling down to 38.08 nmol CO₂ kg⁻¹ min⁻¹. Total number of copies of *cbbI* genes in the soils varied in the range of 36.07 × 10⁴ ~ 195.6 × 10⁴ copies g⁻¹, being the highest in ND (195.6 × 10⁴ copies g⁻¹) and the lowest in JB (36.07 × 10⁴ copies g⁻¹). RDA analysis indicates that the main factors affecting distribution of soil carbon fractions are Total N, pH, catalase activity and sucrase activity; and soil total N is the most important factor affecting soil carbon fractionation, followed by pH. Correlation analysis indicates that Total N and sucrase activity are positively related ($p < 0.01$), while pH and catalase activity negatively related to carbon fractionation ($p < 0.01$). The contact of the soil with the atmosphere might lead to a significant negative relationship between soil catalase and carbon. The correlation between MBC and carbon *cbbI* gene is the strongest, followed by DOC, which shows a significant positive correlation with *cbbI* gene ($p < 0.01$), while total C and SOC are significantly and positively related to RubisCO activity ($p < 0.05$). **【Conclusion】** All the findings in this study suggest that soil carbon fixation enzyme and *cbbI* gene are positively correlated with soil carbon fractionation, which improves our knowledge of their roles in carbon sequestration and nutrient turnover. Obviously the study is of great significance to further researches on soil carbon cycle and its microbial mechanism in Poyang Lake wetlands.

Key words Poyang Lake; Carbon pool; Carbon fractionation; RubisCO; *cbbI* gene

(责任编辑: 陈荣府)