

王骁,梁思维,田艺佳,等. 稳定同位素技术在土壤食物网研究中的应用. 应用生态学报, 2023, 34(10): 2861-2870

Wang X, Liang SW, Tian YJ, et al. Application of stable isotope techniques in soil food web research. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(10): 2861-2870

稳定同位素技术在土壤食物网研究中的应用

王 骁^{1,3} 梁思维² 田艺佳^{1,3} 刘笑彤^{1,3} 梁文举¹ 张晓珂^{1*}

(¹中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; ²辽宁省农业科学院耕作与栽培研究所, 沈阳 110161; ³中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要 稳定同位素技术的发展为深入揭示地下黑箱-土壤食物网的结构和功能提供了重要的方法和手段。本文回顾了稳定同位素技术在土壤食物网研究中的应用, 主要包括利用同位素确定土壤动物的食源和食性偏好; 通过土壤动物取食与固持养分过程中的同位素分馏效应, 分析土壤食物网的营养级结构; 此外, 稳定同位素技术还揭示了土壤食物网各营养级土壤生物在土壤生态系统物质能量流动中的作用, 有助于准确高效地开展土壤食物网在土壤碳氮循环过程中的贡献及作用机理研究。本文同时指出了目前稳定同位素技术的局限性, 展望了未来重点发展的方向。

关键词 稳定同位素; 土壤食物网; 捕食关系; 营养级; 碳氮循环

Application of stable isotope techniques in soil food web research. WANG Xiao^{1,3}, LIANG Siwei², TIAN Yijia^{1,3}, LIU Xiaotong^{1,3}, LIANG Wenju¹, ZHANG Xiaoke^{1*} (¹Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; ²Tillage and Cultivation Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China; ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

Abstract: Stable isotope technique is important for understanding the structure and function of soil food web, which is considered as a belowground black box. We reviewed typical application cases of stable isotope techniques in the research of soil food webs, including to determine food sources and feeding preferences of soil fauna by using isotopes, and to analyze the trophic structure of soil food webs through isotope fractionation effects during the process of feeding and nutrient sequestration by soil fauna. Additionally, stable isotope techniques could reveal the role of soil biota at different trophic levels within soil food web in ecosystem matter and energy flow, which favored to carry out accurate and efficient research on the contribution of soil food webs to soil carbon and nitrogen cycling process and the corresponding influence mechanism. We further put forward the limitations of current stable isotope techniques and the future development directions.

Key words: stable isotope; soil food web; predatory relationship; trophic level; carbon and nitrogen cycles.

地下生态系统结构复杂,包含着种类繁多的土壤生物,如土壤微生物和土壤动物,它们通过多样化的摄食行为、生存策略以及生态服务功能,形成了复杂的协同、竞争和捕食等相互作用关系,最终构成了一个复杂的土壤食物网^[1]。近年来,土壤食物网研究逐步成为土壤生态学的研究热点^[2-4]。传统的土壤食物网分析方法,如野外直接观察法、食物选择和繁殖试验、群落密度试验、胃含物与肠容物分析及形

态学鉴定等^[5-7],为了解地下消费者的摄食习惯和土壤食物网的结构提供了基础,但这些方法获得的信息有限。例如,观察法对体型较小的生物难以观察与分析,并且野外观察耗时较长、劳动强度大;胃含物与肠容物分析法的研究结果反映的是动物近期的摄食情况,而不是动物同化利用的成分,并且该方法只适用于具有咀嚼式口器的摄食者,对于刺吸式口器的摄食者并不适用^[1,8]。20世纪70年代到80年代,土壤生态学家开始采用各种新技术,如稳定同位素、放射性碳、脂肪酸、氨基酸技术等研究土壤食物网^[9]。这些方法基于对肠道内容物(即消化酶或猎物DNA)的生化或分子评估,或基于对消费者自身身体组织成分的分析^[10-12]。其中,稳定同位素技术在土壤动物食源的确定、食物网的构建与结构分

本文由国家重点研发计划子课题(2022YFD1500601)、区域创新发展联合基金项目(U22A20501)、国家自然科学基金面上项目(41977054)、沈阳市科学技术计划项目(213552)、辽宁省现代保护性耕作研发与应用高水平创新创业团队(XLYC2008015)、辽宁省应用基础研究计划项目(2022JH2/101300184)和辽宁省博士科研启动基金计划项目(2021-BS-035)资助。

2023-04-06 收稿, 2023-08-16 接受。

* 通信作者 E-mail: zxk@iae.ac.cn

析等领域中得到广泛应用。与传统方法相比,稳定同位素技术在微生物及体型较小的土壤动物的分析中更具优越性,可反映土壤生物之间长时间的取食关系,并非某一时刻的摄食结果;利用同位素在土壤生物体内的分馏作用来确定食物网营养级关系;准确分析土壤生物对标记底物的利用情况,了解各营养级土壤生物在物质循环与能量传递中的作用^[13]。

在生态学领域,稳定同位素技术最早应用于海洋和淡水系统的生物营养级关系研究^[14],在土壤食物网研究中的应用较晚。2000年,Ponsard等^[15]和Scheu等^[16]开始使用稳定同位素(¹⁵N/¹⁴N和¹³C/¹²C)来分析土壤动物食物网的营养结构。随着该技术手段的进一步发展和研究领域的不断拓展,相关的研究数量逐年递增(图1a)。在Web of Science搜索相关关键词,统计结果表明,2001—2020年相关发文量是1976—2000年的22倍。现有研究或综述论文较多集中于土壤微生物领域(>50%),涉及整个土壤食物网的研究较少,而关于中小型土壤动物的研究更少(图1b)。本文重点综述了稳定同位素技术在土壤食物网主要营养类群中的应用与研究进展,分析其在应用上的优势与局限性,为稳定同位素技术在我国土壤生态学领域的进一步应用与发展提供参考。

1 土壤食物网概述

土壤食物网中的捕食关系与营养级关系十分复杂,土壤食物网是高度结构化的。根据土壤生物类群在食物网上的捕食关系,部分学者将土壤食物网

划分为不同的营养级^[17-19],主要为:营养级0(TL0,资源基质)、营养级1(TL1,初级分解者与植食者)、营养级2(TL2,次级分解者)、营养级3(TL3,捕食者)(图2)。最先从初级分解者对资源基质的分解矿化开始,土壤有机质、地衣苔藓、植物凋落物、植物根系及其分泌物构成了土壤食物网的主要食物和能量来源。不同的资源基质影响了土壤食物网的组成与结构,反之,不同的土壤食物网结构也影响了有机物质的分解与养分矿化^[20]。土壤微生物是初级分解者,土壤中资源基质的分解及养分矿化均离不开它的参与。土壤微生物中真菌生长缓慢,C/N大于细菌,偏好利用难分解的有机质;细菌喜好氮源充足的环境,偏好利用简单、易分解的有机质^[21-22]。细菌和真菌通过分泌胞外酶把有机物质分解为简单的分子,然后再吸收利用进入土壤食物网。土壤微生物在土壤食物网的物质循环和能量传递过程中发挥重要作用^[23]。

次级分解者主要由小型土壤动物组成(图2),主要包括原生动物、线虫和小型节肢动物等,它们通过捕食作用调控土壤微生物群落组成以及土壤养分的释放,进而影响土壤有机质的分解和养分矿化速率。小型捕食者主要包括捕食性小型节肢动物等,它们主要以次级分解者为食。Thakur等^[24]研究表明,微生物-食微线虫-捕食性节肢动物之间存在明显的营养级联(trophic cascade)关系,小型捕食者是资源基质从低营养级向高营养级传递的桥梁^[25-26]。大型捕食者可通过捕食与非捕食作用改变土壤食物网中其他生物的群落结构。例如,蚯蚓和蚂蚁等可

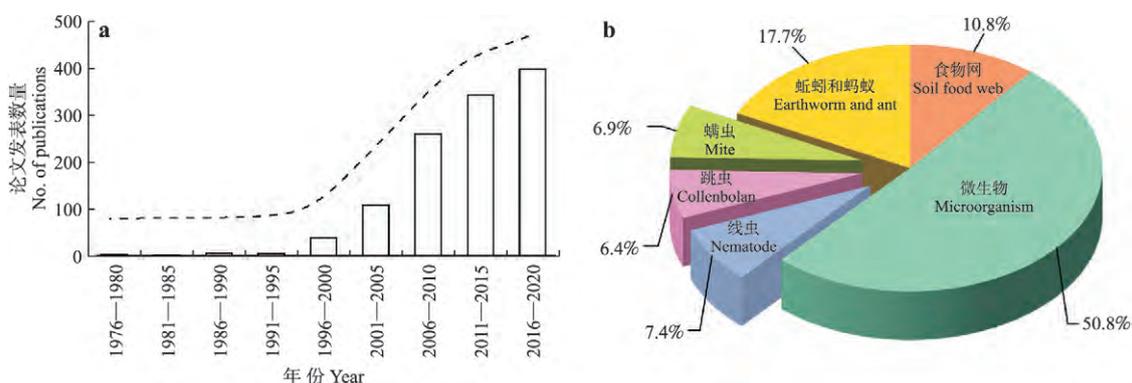


图1 1976—2020年利用稳定同位素研究土壤食物网和主要土壤生物类群的文章数量(a)及各生物类群文章占比(b)

Fig.1 Number of publications on the use of stable isotopes to study soil food webs and main soil biota groups during 1976–2020 (a) and the percentage of articles in each biota group (b).

数据来源 Data source: Web of Science. 检索式 Query: TS=((stable isotope) AND(“soil food web” OR “soil food-web” OR “soil food webs” OR “soil food-webs” OR “soil foodweb” OR “soil foodwebs”)); TS=((stable isotope) AND(“soil microbial” OR “soil bacteria” OR “soil fungi” OR “soil microbe” OR “soil microorganism”)); TS=((stable isotope) AND(“soil”) AND (nematode)); TS=((stable isotope) AND(“soil”) AND (collembolan OR springtail)); TS=((stable isotope) AND(“soil”) AND (mites)); TS=((stable isotope) AND(“soil”) AND (earthworm OR ant)).

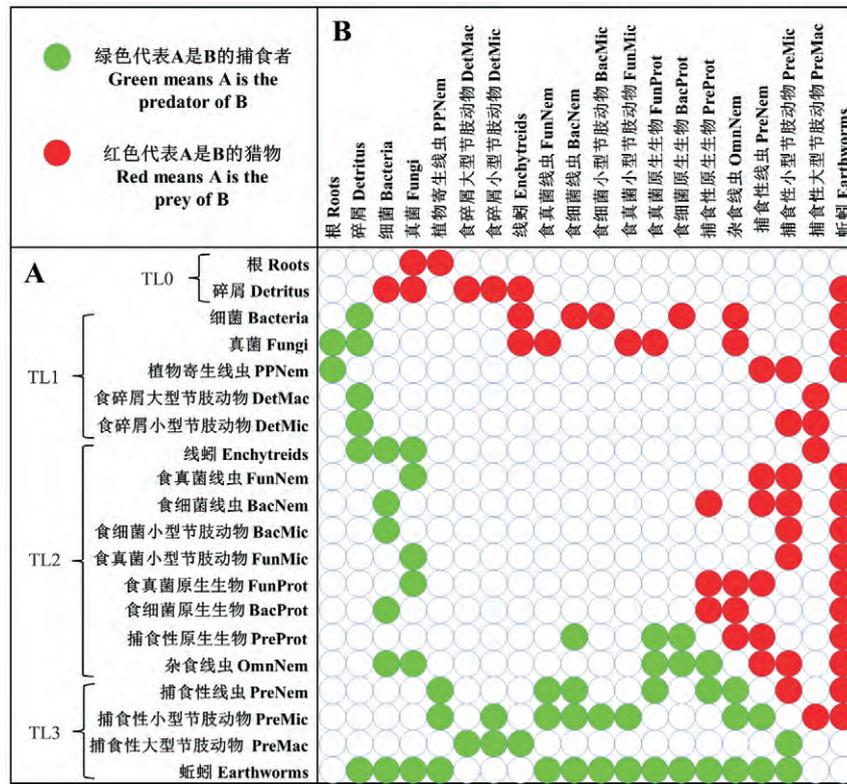


图 2 土壤食物网中各个营养级之间的取食关系(改自 de Castro 等^[31])

Fig.2 Feeding relationships among trophic groups within soil food webs (Adapted from de Castro *et al.*^[31]).

PPNem: Plant parasitic nematodes; DetMac: Detritivorous macroarthropods; DetMic: Detritivorous microarthropod; FunNem: Fungivorous nematodes; BacNem: Bacterivorous nematodes; BacMic: Bacterivorous microarthropods; FunMic: Fungivorous microarthropods; FunProt: Fungivorous protists; BacProt: Bacterivorous protists; PreProt: Predaceous protists; OmnNem: Omnivorous nematodes; PreNem: Predaceous nematodes; PreMic: Predaceous microarthropods; PreMac: Predaceous macroarthropods. TL: 营养级 Trophic level; TL0: 资源基质 Resource base; TL1: 初级分解者与植食者 Primary decomposer and phytophagus; TL2: 次级分解者 Secondary decomposer; TL3: 捕食者 Predator.

以通过蠕动、挖掘等非捕食活动为土壤“疏通脉络”形成的土壤孔隙影响了土壤的透气性和持水性等,直接改变了土壤微生物和小型动物的生存环境^[27-28]。此外,蚯蚓在摄食过程中还可间接取食微生物及小型土壤动物,影响了食物网的能量传递与养分循环^[29-30]。

土壤食物网中的捕食与非捕食作用造成了不同营养级间的上行效应和下行效应以及密切的营养级联关系(图 2)。由于土壤生物种类繁多以及营养级结构的复杂性,土壤食物网中不同营养类群生物的食物源、食性偏好、土壤食物网的营养级结构、土壤食物网内物质循环和能量流动途径等在不同条件下具有很大的不确定性,而稳定同位素技术的应用可以有效地帮助我们对上述问题进行深入探究。

2 稳定同位素技术在土壤食物网中的应用

土壤动物取食与同化过程中存在同位素分馏效应,含有重稳定同位素的分子的化学键比含有轻同位素的分子强,所以前者比后者反应更慢,导致分

馏。土壤动物优先排泄较轻的同位素,导致较重的同位素(如¹⁵N)沿食物链富集^[32],因此,同位素的分馏过程为研究土壤食物网提供了理想工具。使用稳定同位素研究食物网时,通常测定稳定同位素的自然丰度或采用标记稳定同位素的方法进行示踪,二者具有不同的应用范围和各自的局限性(图 3a, b)。例如, Hemmerling 等^[33]利用¹³CO₂脉冲标记法分析了线虫群落对¹³C 的利用情况;同时利用¹⁵N 的自然丰度确定了土壤中杂食性线虫和捕食性线虫处于不同的营养级。在土壤食物网研究中的许多过程,如功能微生物多样性、小型土壤动物的食物源、土壤动物之间的营养级关系以及土壤食物网介导的碳氮循环过程等,很难通过原位观察法和形态学鉴定方法实现,而稳定同位素技术成为一种可以有效解决这些问题的独特工具,但各个方法也存在局限性。

2.1 稳定同位素技术在土壤微生物生理生态学中的应用

磷脂脂肪酸-稳定同位素探针技术(PLFA-SIP)不仅可用于指示活体微生物生物量和群落结构,还

能够定量检测微生物对标记底物的同化利用。自然环境中微生物群落结构复杂,弄清微生物群落生理代谢过程的分子机制难度较大,且 PLFA-SIP 技术对物种组成的分辨率较低,难以判断功能微生物,无法检测古菌^[34](图 3c)。DNA/RNA-稳定碳同位素探针技术(DNA/RNA-SIP)能极大程度降低环境微生物群落的复杂度,可以在不计其数的土壤微生物中直接鉴别同化标记底物的特定微生物及其种群的代谢状况(表 1),有助于获得更多、更准确的关于样品中功能微生物生物分类学和功能基因等方面的信息(图 3d),在微生物生理生态学研究中有巨大的应用潜力。

2.2 稳定同位素技术在土壤动物的摄食关系与食性偏好研究中的应用

早在 20 世纪 70 年代,Deniro 等^[42]就发现动物体内同位素组成和其食物同位素组成之间的碳同位素比值相差非常小,同种动物在摄取¹³C/¹²C 值相差较大的食物时,动物体内的¹³C/¹²C 值不同,不同动物在摄取同种食物时其比值却非常接近。这一原理为利用稳定同位素技术研究土壤生物的食物来源和

食性偏好提供了有力的支撑^[43-44]。从初级生产者到消费者,碳同位素的相对丰度变化很小,每一营养级之间只富集 0~1.1‰(图 4a),消费者的 $\delta^{13}\text{C}$ 特征与其食物相似,适合作为一种标记指标反映食物来源。例如, Tiunov^[45] 研究发现,根据植食性土壤动物体内的 $\delta^{13}\text{C}$ 特征可以准确辨认其食源是 C3 植物还是 C4 植物(图 4b)。

原生动动物是土壤细菌的重要捕食者之一^[47],同时它也是更高级捕食者的重要猎物。土壤食物网中的营养物质从微生物转移到高阶消费者的过程中原生动动物具有重要作用,同时捕食原生动动物的土壤动物群落也吸收了原生动动物衍生的养分^[37]。由于单细胞的原生动动物生物量太小,其摄食偏好难以准确分析。Murase 等^[48]使用¹³CH₄和 Murase 等^[47]使用¹³C 标记的甲烷氧化菌,分别采用 RNA-SIP 和 PLFA-SIP 方法,发现在湿地土壤中原生动动物会优先取食甲烷氧化菌,确认了原生动动物类群的食性偏好。

线虫作为小型土壤动物,传统的形态分类鉴定方法可以根据它们的口器和食道特征等匹配摄食类群。Melody 等^[49]与 Kudrin 等^[38]先后对土壤线虫群

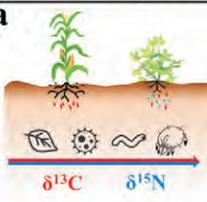
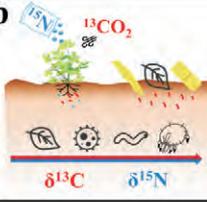
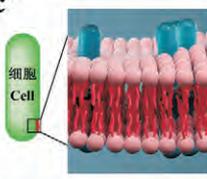
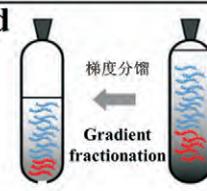
方法 Method	应用 Application	局限性 Limitations
<p>a</p>  <p>稳定同位素自然丰度 Natural stable isotope</p>	<ul style="list-style-type: none"> 通过自然界物质之间$\delta^{13}\text{C}$和$\delta^{15}\text{N}$的比值差异,分析消费者对资源的摄取和食物网的营养级结构 	<ul style="list-style-type: none"> 不适合区分许多基础资源 结果可能会受到生物体和生态系统层面的非营养因素的影响
<p>b</p>  <p>稳定同位素标记 Stable isotope labelling</p>	<ul style="list-style-type: none"> 通过生物代谢途径或体内的生化反应进行标记,标记物可以用来跟踪食物网中的摄食关系和营养级结构 它可以结合脂肪酸或DNA进行特定同位素分析 	<ul style="list-style-type: none"> 对于杂食者或者不优先利用标记食源的生物,探查难度较大 试验设计复杂且标记物昂贵 标记物淋洗掉,其他食源的意外标记
<p>c</p>  <p>磷脂脂肪酸同位素探针 PLFA-SIP</p>	<ul style="list-style-type: none"> 指示活体微生物生物量和群落结构,能够定量检测微生物对标记底物的同化利用 	<ul style="list-style-type: none"> 该技术对物种组成的分辨率较低,难以判断功能微生物,无法检测古菌 对于缺乏PLFA图谱的微生物无法获知其具体的种类
<p>d</p>  <p>稳定性同位素核酸探针 DNA/RNA-SIP</p>	<ul style="list-style-type: none"> 指示功能微生物生物分类学及其在土壤中的群落结构和功能变化等信息 揭示微生物驱动下的土壤元素循环过程及其调控机制 	<ul style="list-style-type: none"> 必需含有15%~20%的¹³C才能将标记的DNA从背景中分离 RNA易降解,微量腐殖酸或富里酸就可能导导致试验失败

图 3 稳定同位素技术在土壤食物网中的应用及其局限性

Fig.3 Application and limitations of stable isotope technology in soil food web.

DNA/RNA-SIP: DNA/RNA-Stable isotope probing; PLFA-SIP: Phospholipid fatty acid-stable isotope probing.

表 1 关于稳定同位素研究土壤食物网的文献

Table 1 Publications on the use of stable isotope to study soil food webs

同位素 Isotope	研究对象 Target	生态系统 Ecosystem	主要结论 Conclusion	文献 Reference
¹³ C	微生物	农田和草原	在外源底物供给条件下, 揭示了单个细菌类群如何影响土壤的碳循环, 活跃的微生物是土壤有机碳转化的关键驱动力	[35-36]
¹³ C、 ¹⁵ N	原生动物	草原和森林	鞭毛虫和纤毛虫是土壤食物网中许多动物的主要食物来源; 在两个栖息地, 分解者和捕食者对原生动物体内碳和氮的利用程度不同	[37]
¹³ C、 ¹⁵ N	线虫	森林	证实线虫分为食微线虫和捕食性线虫; 土壤动物的营养位置与它们身体的大小无关; 大部分土壤动物都依赖于凋落物而不是菌根	[38]
¹³ C、 ¹⁵ N	线虫	草原和森林	$\delta^{15}\text{N}$ 揭示了草原和农林土壤中杂食性线虫和捕食性线虫的不同营养水平; 地上植被和地下食物网之间的碳通量动态随种植系统而变化	[33]
¹³ C、 ¹⁵ N	甲螨	草原和森林等	包括食苔藓者、食地衣者、初级分解者、次级分解者、捕食者/食腐者和食海藻者; 部分甲螨的营养位在不同的栖息地之间变化, 有些改变了营养水平, 表明其食性的可塑性	[39]
¹³ C、 ¹⁵ N	跳虫	温室模拟农田土壤	在没有植物根系的情况下, 跳虫 <i>Protaphorura fimata</i> 主要从凋落物中获得碳和氮; 当有植物根系存在时, 它们则改变食性, 其体内合成的碳氮几乎全部来自于植物根系	[40]
¹³ C、 ¹⁵ N	蚯蚓	森林	量化了蚯蚓在土壤食物网中营养级间的相互作用、对凋落物等有机物的同化以及蚯蚓对土壤碳和氮周转的影响; 蚯蚓增加了土壤对微生物生物量的承载能力	[28-29]
¹³ C、 ¹⁵ N	土壤食物网	森林	捕食者的 ¹⁵ N 富集程度明显高于腐生动物和植食动物, 但它们的 $\delta^{13}\text{C}$ 水平与初级消费者相似	[19]
¹³ C、 ¹⁵ N	土壤食物网	温室模拟草原土壤	向土壤食物网中加入新类群跳虫 <i>Folsomia quadrioculata</i> , 原有跳虫 <i>Folsomia fimetaria</i> 切换了食源, 发现 <i>Folsomia quadrioculata</i> 比 <i>Folsomia fimetaria</i> 处于更高的营养位置	[41]

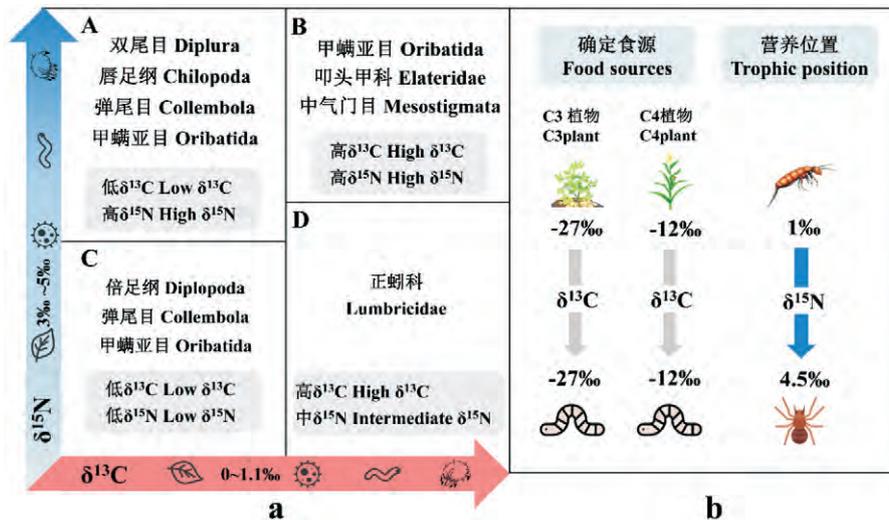


图 4 土壤动物根据 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 特征分组^[46](a) 及通过稳定同位素分析确定土壤动物食物来源和消费者的营养位置(b , 改自 Traugott 等^[43])

Fig.4 Soil fauna grouped according to $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures^[46](a) and identifying the food sources and the trophic position of consumers by stable isotope analysis (b , adapted from Traugott *et al.*^[43]).

落的同位素自然丰度进行测定, 两项研究都发现, 通过稳定同位素对线虫摄食类群的分类结果与传统形态学的分类结果基本相匹配。目前, 稳定同位素技术已经可以在物种水平上区分土壤线虫的摄食类群, 随着技术的发展, 未来对土壤线虫的属/种摄食习惯研究将会更加精准^[49-51]。稳定同位素技术证实了甲螨类为一类食性多样的摄食类群, 它们可以摄取苔藓、地衣、藻类、真菌和细菌, 还可以捕食其他

土壤动物^[39], 同时证实了甲螨和其他土壤无脊椎动物的幼体和成体之间的食性差异, 阐明了系统发育过程中物种形态上的变化与饮食的转变有关。虽然凋落物的分解主要是由于微生物的活动, 但跳虫在这方面也发挥了重要作用^[52-53]。与甲螨类似, 跳虫的摄食范围也很广泛, 稳定同位素研究结果证明, 它们摄取了细菌、真菌、藻类、植物凋落物以及其他土壤动物, 如原生动物、线虫、轮虫和线蚓等^[54-56], 它

们通过粉碎凋落物、散播微生物和捕食行为来影响土壤养分循环。Endlweber 等^[40]发现,跳虫 *Protaphorura fimata* 在凋落物与植物根系同时存在时,更偏向于取食植物根系(表1)。由此可见,利用稳定同位素技术不仅可以分析跳虫的摄食范围,还能判别其食性偏好以及每种食物在所有食物中的比例。此外,稳定同位素也被广泛用作研究大型土壤动物食源的标志物,反映土壤动物同化的食物成分,可以用来量化大型土壤动物与环境之间的物质流动;综合 C 和 N 同位素比率,比单独考虑 C 或 N 同位素能更有效地区分大型土壤动物的摄食类群^[57]。Schmidt 等^[58]利用双同位素(¹³C/¹²C 和¹⁵N/¹⁴N)分析将土壤无脊椎动物(蚯蚓和蛞蝓)划分为重碳富集较少的植食者和食凋落物者以及重碳富集较多的食土者。

2.3 稳定同位素技术在土壤食物网营养级结构研究中的应用

由土壤食物网取食关系以及前文提到的跳虫、螨虫和线虫等广泛的摄食范围可知,部分土壤动物是跨营养级的。跨营养级杂食是土壤食物网异常复杂的主要原因,也是驱动食物网多样性和稳定性的关键因素^[59-60]。氮稳定同位素通常被用来确定土壤食物网营养级关系与土壤动物的营养级位置,强烈的氮同位素分馏使摄食者的氮同位素通常都比其食物高,并随着营养级的升高而富集(每个营养级约 3‰~5‰)^[61](图 4a),即使对捕食者和被捕食者的关系知之甚少,稳定同位素技术也可以快速和标准化地评估土壤食物网的营养结构。例如,一只蜘蛛的 $\delta^{15}\text{N}$ 比其猎物跳虫高 3.5‰,生物累积的重氮反映了它的捕食性质,可以确定它在食物网中的营养位置(图 4b)。食物网中营养链的长度由 $\delta^{15}\text{N}$ 值的范围反映,而 $\delta^{13}\text{C}$ 值的范围反映基础食物资源的可变性。对于多个食源的情况,为了使土壤动物营养级划分结果更加准确,一些研究将 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 结合起来^[46,62]。Pollierer 等^[46]利用 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 把土壤动物大致划分为 4 个不同的组,即低 $\delta^{13}\text{C}$ 和高 $\delta^{15}\text{N}$ (A)、高 $\delta^{13}\text{C}$ 和高 $\delta^{15}\text{N}$ (B)、低 $\delta^{13}\text{C}$ 和低 $\delta^{15}\text{N}$ (C)、高 $\delta^{13}\text{C}$ 和中 $\delta^{15}\text{N}$ (D)(图 4a)。对 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的综合分析有助于深入了解土壤动物食物网的区室化。

使用 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 分析发现,跳虫跨越了 3~4 个营养级,包括植食者、初级分解者、次级分解者以及捕食者^[63-64]。同样方法也证明了甲螨物种之间有很强的营养生态位分化,跨越了 4 个营养级^[39,65]

(表 1)。此外,还发现许多甲螨既不是分解者也不是捕食者,而是食地衣者或食苔藓者类群。利用稳定同位素划分土壤线虫跨越的营养级,结果显示,线虫营养级的划分符合传统标准,土壤自由生活线虫可以是次级分解者或捕食者,线虫这种体型较小的土壤捕食者占据着与大型捕食性无脊椎动物相同的营养级^[38,58]。由此可见,土壤动物所处的营养级在很大程度上与其体积大小无关。在 Melody 等^[49]的研究中,植物寄生线虫和捕食性线虫之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 值有 3~4 个营养级的明显差别,这说明捕食性线虫更偏向于取食次级分解者而不是作为初级分解者的植物寄生线虫。

综上,我们可以看出,无论是单细胞的原生动物,还是大型土壤动物,稳定同位素技术都能从本质上揭示土壤食物网内的摄食关系与食性偏好,而且,随着技术的发展,它可能会完善我们对某些土壤动物摄食习惯的认知。对于跨营养级的土壤动物,利用稳定同位素技术可以准确辨认其在食物网中多样的营养级位置,细化了跨营养级土壤动物的分类。利用碳与氮双同位素技术可以将复杂的土壤食物网结构化并按营养级划分,纠正了动物营养级高低与体型大小呈正相关的传统认知。稳定同位素技术开辟了关于土壤食物网营养级关系分析的新视角,是未来土壤食物网结构研究的重要支撑。

2.4 稳定同位素技术在研究土壤食物网对土壤碳氮转化贡献中的应用

外源碳在土壤中的代谢周转是一个复杂的过程,土壤食物网参与有机碳的分解和固持,是驱动土壤碳循环转化的重要因素^[66]。采用碳稳定同位素示踪技术可以确定土壤食物网在土壤碳循环中的作用机制和贡献以及有效评估陆地生态系统碳平衡过程。稳定同位素技术利用¹³C 标记的有机物或植物残体,通过对土壤食物网中生物体体内吸收的外源碳的含量、土壤有机碳的动态变化以及碳固存的转化迁移进行分析,量化了外源碳的分解过程与土壤食物网内的碳循环过程及其对碳转化的贡献^[67-68]。Kou 等^[69]利用¹³C 标记的玉米秸秆进行还田探究土壤食物网对有机碳固存的生物调节机制,发现外源秸秆碳输入量显著影响了土壤微生物和线虫体内的¹³C 含量,并且部分秸秆碳经转化后替代土壤原有有机碳固定下来,这种碳的“更新”过程与土壤食物网的调控作用密切相关。其中,32%的外源有机碳以微生物残体的形式作为“新碳”更新了土壤有机碳库;在土壤食物网对外源有机碳周转的贡献中,

微生物的分解和代谢合成是新碳的“生产泵”,食物网间的级联效应是外源有机碳流动的“驱动泵”,微生物残体的形成和续埋作用是新碳的“累积泵”,这些过程的发生实现了外源有机碳从不稳定生物碳库到稳定生物碳库的转换,是提升土壤有机碳稳定性的重要生物调节机制。

氮稳定同位素能够较真实地反映陆地生态系统中氮素的固持、矿化、硝化和反硝化作用等过程,提高了我们对土壤氮循环转化的认识。然而,有关评价和量化土壤食物网对土壤氮循环转化的贡献的研究相对较少。Eissfeller 等^[70]跟踪了土壤矿质氮在森林土壤食物网中的流动,发现¹⁵NH₄⁺和¹⁵NO₃⁻中的氮主要被植物和菌根真菌吸收;初级分解者的 $\delta^{15}\text{N}$ 较低,与凋落物和土壤相似;次级分解者的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 高于初级分解者,但低于根部和菌根真菌,表明它们不完全以菌根真菌为食;捕食者的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 最高,表明它们大量捕食次级分解者。此外,土壤食物网中捕食者的氮主要通过跳虫、线虫等被输送到更高的营养级。Lummer 等^[71]研究也发现,¹⁵N 主要被菌根真菌同化并运输到植物根部,而不是被食腐微生物固定并纳入凋落物中。胡锋等^[72]利用同位素示踪技术初步研究了接种线虫后肥料¹⁵N 在植物-线虫-微生物系统中的分布及去向,结果发现,接种线虫后线虫和微生物对肥料氮素的固持量增加,线虫和微生物间的相互作用加快了氮素的内循环,并且控制了养分的持续平缓释放,促进了植物的生长和吸收。骆静梅^[73]利用同位素¹⁵N 研究发现,在秸秆还田条件下接种土壤微生物和土壤线虫后,二者之间的营养级联效应发挥了比单一微生物和单一线虫更大的作用,土壤线虫的存在可以促进微生物固持更多的肥料氮素,减少了肥料氮素的损失。

3 稳定同位素技术的发展与展望

随着研究的拓展,部分学者开始尝试将稳定同位素和一些特定技术结合起来,从而构建更加准确、灵敏以及多方位的同位素示踪技术体系,解决以往一些难以解决的科学问题。主要包括以下两个方面:1) 纳米二次离子质谱技术(NanoSIP): 近些年,虽然微生物生态学从使用 DNA/RNA-SIP 中获益良多,但无法解决单个细胞或微生物对特定过程的贡献^[74]。纳米级二次离子质谱仪将高分辨率的显微镜与同位素技术分析联系起来,在生态系统微观机制研究领域显示出巨大的潜力。NanoSIP 的超高空间分辨率(50 nm)可以追踪稳定同位素在特定微

生物细胞中的同化,了解复杂群落中单个微生物的功能作用,在探究微生物细胞的相关代谢和转运过程方面发挥巨大作用^[75-76]。在一项研究中,白蚁被喂食¹³C 标记的纤维素,NanoSIP 图像直观地显示出¹³C 已经进入了白蚁肠道内的原生动物的共生细菌体内^[77]。2) 同位素质谱仪的改进: Crotty 等^[78]对同位素质谱仪进行改进,安装了一个只含有氧化铬和镀银的氧化钴燃烧管,在燃烧过程不使用外部 O₂ 脉冲,O₂ 由燃烧管中的氧化铬催化剂提供。改进后的仪器分辨率超高并且可重复,测试材料精确到 8 $\mu\text{g C}$ 和 2 $\mu\text{g N}$ 的重量,可以准确地检测跳虫个体之间的同位素差异,这项改进在未来土壤食物网的研究中将发挥重要的作用。Langel 等^[79]研究发现,只需要更换反应器和排水器,就可提高元素分析仪-同位素质谱仪(EA-IRMS)的精确性,进行同位素分析的样品量可以低至 0.6 $\mu\text{g N}$ 和 1 $\mu\text{g C}$ 。

然而,像任何其他方法一样,稳定同位素技术在土壤食物网的研究中也存在局限性:1) 对于并非以标记底物为单一食源或者不优先利用该底物的功能微生物,探查难度较大;2) 被捕食者可能是处于不同营养级但稳定同位素特征相似,因此,很难准确辨认杂食性动物的取食范围。例如,捕食者增加 3 个单位 $\delta^{15}\text{N}$,可能是只取食了比它低一个营养级的某一资源,也可能是取食了比捕食者低 3 个单位 $\delta^{15}\text{N}$ 的混合食物资源;3) 在利用同位素分析线虫、跳虫这些比较小的无脊椎动物时,需要大量的样品^[80-81],传统的元素分析仪-同位素质谱仪(EA-IRMS)通常需要大于 100 μg 的样品(线虫 500~1000 条;跳虫 ≥ 500 只)。虽然上述一些新技术可大大缩小所需的样品用量,提高同位素方法的可利用性,但普及度并不高,大部分研究仍在使用传统质谱仪,而且在小型土壤动物中的应用还有待进一步加强。

综合以往的研究以及文中提到的局限性,今后利用稳定同位素技术开展土壤食物网研究还需在以下方面加强:1) 稳定同位素技术在小型土壤动物研究中的应用还没有发展起来,应用稳定同位素技术对土壤动物在土壤养分转化循环中的生态功能研究尤为重要。如何将同位素与其他技术完美结合,准确高效地研究各营养级土壤生物在养分传递与物质循环中的生态功能是今后研究的重点,需要进一步加快多种同位素联合探测技术在土壤动物生态功能研究中的应用与普及;2) 陆地生态系统碳循环与氮循环紧密相连,但目前土壤动物对碳氮循环耦合关系的影响机制仍不清楚^[82],尤其是在土壤生态化学

计量关系的束缚下土壤动物对氮素释放和有机碳固持的调控机制仍不明确。能否利用同位素碳氮共同标记来验证土壤动物在碳氮循环耦合过程中的生态功能,并加强多种同位素联合探测技术在土壤动物生态学领域的试验及应用,是未来需要探索的一个研究方向。

参考文献

- [1] 奚永静,常亮,吴东辉. 土壤动物食物网研究方法. 生态学杂志, 2015, **34**(1): 247-255
- [2] Oliverio AM, Geisen S, Delgado-Baquerizo M, et al. The global-scale distributions of soil protists and their contributions to belowground systems. *Science Advances*, 2020, **6**: eaax8787
- [3] Phillips HRP, Guerra CA, Bartz MLC, et al. Global distribution of earthworm diversity. *Science*, 2019, **366**: 480-485
- [4] van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 2019, **572**: 194-198
- [5] Scheu S, Folger M. Single and mixed diets in Collembola: Effects on reproduction and stable isotope fractionation. *Functional Ecology*, 2004, **18**: 94-102
- [6] Schneider K, Maraun M. Top-down control of soil microarthropods: Evidence from a laboratory experiment. *Soil Biology & Biochemistry*, 2009, **41**: 170-175
- [7] Ponge JF. Vertical distribution of Collembola (*Hexapoda*) and their food resources in organic horizons of beech forests. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, **32**: 508-522
- [8] 高红秀,韩岚岚,赵奎军. 应用分子方法进行捕食者中肠分析的研究进展. 东北农业大学学报, 2007, **38**(2): 253-257
- [9] Potapov AM, Beaulieu F, Birkhofer K, et al. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates. *Biological Reviews*, 2022, **97**: 1057-1117
- [10] Jiang Y, Wang ZH, Wu Y, et al. The effect of auxin status driven by bacterivorous nematodes on root growth of *Arabidopsis thaliana*. *Applied Soil Ecology*, 2023, **182**: 104730
- [11] Song AL, Zhang JY, Xu DY, et al. Keystone microbial taxa drive the accelerated decompositions of cellulose and lignin by long-term resource enrichments. *Science of the Total Environment*, 2022, **842**: 156814
- [12] 赵伟春,王光华,程家安,等. 弹尾虫单克隆抗体的制备及其在捕食研究中的应用. 生态学报, 2007, **27**(9): 3694-3700
- [13] 林光辉. 稳定同位素生态学. 北京: 高等教育出版社, 2013: 161-162
- [14] Fry B. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 1988, **33**: 1182-1190
- [15] Ponsard S, Arditì R. What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? *Ecology*, 2000, **81**: 852-864
- [16] Scheu S, Falca M. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: Stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. *Oecologia*, 2000, **123**: 285-296
- [17] Brussaard L, Behan-Pelletier VM, Bignell DE, et al. Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio*, 1997, **26**: 563-570
- [18] Krantz GW, Walter DE. A Manual of A Carology. Corvallis, OR, USA: Oregon State University Book Stores Inc., 2009
- [19] Halaj J, Peck RW, Niwa CG. Trophic structure of a macroarthropod litter food web in managed coniferous forest stands: A stable isotope analysis with $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$. *Pedobiologia*, 2005, **49**: 109-118
- [20] 杜晓芳,李英滨,刘芳,等. 土壤微食物网结构与生态功能. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 403-411
- [21] van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, **11**: 296-310
- [22] 陈永亮,陈保冬,刘蕾,等. 丛枝菌根真菌在土壤氮素循环中的作用. 生态学报, 2014, **34**(17): 4807-4815
- [23] Liu YY, Dong LZ, Zhang HJ, et al. Distinct roles of bacteria and fungi in mediating soil extracellular enzymes under long-term nitrogen deposition in temperate plantations. *Forest Ecology and Management*, 2023, **529**: 120658
- [24] Thakur MP, Geisen S. Trophic regulations of the soil microbiome. *Trends in Microbiology*, 2019, **27**: 771-780
- [25] 张薇,宋玉芳,孙铁珩,等. 土壤线虫对环境污染的指示作用. 应用生态学报, 2004, **15**(10): 1973-1978
- [26] 吴纪华,宋慈玉,陈家宽. 食微线虫对植物生长及土壤养分循环的影响. 生物多样性, 2007, **15**(2): 124-133
- [27] Frouz J, Jilkova V, Cajthaml T, et al. Soil biota in post-mining sites along a climatic gradient in the USA: Simple communities in shortgrass prairie recover faster than complex communities in tallgrass prairie and forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, **67**: 212-225
- [28] Kim G, Jo H, Kim H, et al. Earthworm effects on soil biogeochemistry in temperate forests focusing on stable isotope tracing: A review. *Applied Biological Chemistry*, 2022, **65**: 88
- [29] Groffman PM, Fahey TJ, Fisk MC, et al. Earthworms increase soil microbial biomass carrying capacity and nitrogen retention in northern hardwood forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, **87**: 51-58
- [30] 卢明珠,吕宪国,管强,等. 蚯蚓对土壤温室气体排放的影响及机制研究进展. 土壤学报, 2015, **52**(6): 1209-1225
- [31] de Castro F, Adl SM, Allesina S, et al. Local stability properties of complex, species-rich soil food webs with functional block structure. *Ecology and Evolution*,

- 2021, **11**: 16070–16081
- [32] Unkovich MJ, Pate JS, McNeill A. Stable Isotope Techniques in the Study of Biological Processes and Functioning of Ecosystems. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Press, 2001: 1–18
- [33] Hemmerling C, Li ZP, Shi LL, *et al.* Flux of root-derived carbon into the nematode micro-food web: A comparison of grassland and agroforest. *Agronomy*, 2022, **12**: 976
- [34] 葛体达, 王东东, 祝贞科, 等. 碳同位素示踪技术及其在陆地生态系统碳循环研究中的应用与展望. *植物生态学报*, 2020, **44**(4): 360–372
- [35] 王辛辛, 刘岩, 张威, 等. 基于稳定性同位素核酸探针技术的红壤微生物底物利用策略研究. *土壤学报*, 2022, **59**(1): 274–284
- [36] Morrissey EM, Mau RL, Schwartz E, *et al.* Bacterial carbon use plasticity, phylogenetic diversity and the priming of soil organic matter. *ISME Journal*, 2017, **11**: 1890–1899
- [37] Crotty FV, Adl SM, Blackshaw RP, *et al.* Protozoan pulses unveil their pivotal position within the soil food web. *Microbial Ecology*, 2012, **63**: 905–918
- [38] Kudrin AA, Tsurikov SM, Tiunov AV. Trophic position of microbivorous and predatory soil nematodes in a boreal forest as indicated by stable isotope analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, **86**: 193–200
- [39] Maraun M, Thomas T, Fast E, *et al.* New perspectives on soil animal trophic ecology through the lens of C and N stable isotope ratios of oribatid mites. *Soil Biology & Biochemistry*, 2023, **177**: 108890
- [40] Endlweber K, Ruess L, Scheu S. Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores. *Soil Biology & Biochemistry*, 2009, **41**: 1151–1154
- [41] Ladygina N, Caruso T, Hedlund K. Dietary switching of Collembola in grassland soil food webs. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, **40**: 2898–2903
- [42] Deniro MJ, Epstein S. Influence of diet on distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1978, **42**: 495–506
- [43] Traugott M, Kamenova S, Ruess L, *et al.* Empirically characterising trophic networks: What emerging DNA-based methods, stable isotope and fatty acid analyses can offer. *Advances in Ecological Research*, 2013, **49**: 177–224
- [44] Potapov AM, Tiunov AV, Scheu S. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition. *Biological Reviews*, 2019, **94**: 37–59
- [45] Tiunov AV. Stable isotopes of carbon and nitrogen in soil ecological studies. *Biology Bulletin*, 2007, **34**: 395–407
- [46] Pollierer MM, Langel R, Scheu S, *et al.* Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$). *Soil Biology & Biochemistry*, 2009, **41**: 1221–1226
- [47] Murase J, Hordijk K, Tayasu I, *et al.* Strain-specific incorporation of methanotrophic biomass into eukaryotic grazers in a rice field soil revealed by PLFA-SIP. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, **75**: 284–290
- [48] Murase J, Frenzel P. A methane-driven microbial food web in a wetland rice soil. *Environmental Microbiology*, 2007, **9**: 3025–3034
- [49] Melody C, Griffiths B, Dyckmans J, *et al.* Stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of soil nematodes from four feeding groups. *PeerJ*, 2016, **4**: e2372
- [50] Estifanos TK, Traunspurger W, Peters L. Selective feeding in nematodes: A stable isotope analysis of bacteria and algae as food sources for free-living nematodes. *Nematology*, 2013, **15**: 1–13
- [51] Vafeiadou AM, Materatski P, Adao H, *et al.* Resource utilization and trophic position of nematodes and harpacticoid copepods in and adjacent to *Zostera noltii* beds. *Biogeosciences*, 2014, **11**: 4001–4014
- [52] Anslan S, Bahram M, Tedersoo L. Seasonal and annual variation in fungal communities associated with epigeic springtails (Collembola spp.) in boreal forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, **116**: 245–252
- [53] Coulibaly SFM, Winck BR, Akpa-Vinceslas M, *et al.* Functional assemblages of Collembola determine soil microbial communities and associated functions. *Frontiers in Environmental Science*, 2019, **7**: 52
- [54] Ferlian O, Klamer B, Langeneckert AE, *et al.* Trophic niche differentiation and utilisation of food resources in Collembolans based on complementary analyses of fatty acids and stable isotopes. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, **82**: 28–35
- [55] Hao C, de Jonge N, Zhu D, *et al.* Food origin influences microbiota and stable isotope enrichment profiles of cold-adapted Collembola (*Desoria ruseki*). *Frontiers in Microbiology*, 2022, **13**: 1030429
- [56] 徐国良, 王敏, 张卫信, 等. 土壤跳虫在碳循环中的作用—— ^{13}C 示踪研究. *生态环境学报*, 2015, **24**(7): 1103–1107
- [57] Grabmaier A, Heigl F, Eisenhauer N, *et al.* Stable isotope labelling of earthworms can help deciphering below-ground-aboveground interactions involving earthworms, mycorrhizal fungi, plants and aphids. *Pedobiologia*, 2014, **57**: 197–203
- [58] Schmidt O, Curry JP, Dyckmans J, *et al.* Dual stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of soil invertebrates and their food sources. *Pedobiologia*, 2004, **48**: 171–180
- [59] Neutel AM, Heesterbeek J, Koppel J, *et al.* Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature*, 2007, **449**: 599–602
- [60] Gellner G, McCann K. Reconciling the omnivory-stability debate. *American Naturalist*, 2012, **179**: 22–37
- [61] Post DM. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 2002, **83**: 703–718
- [62] Minagawa M, Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food-chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*,

- 1984, **48**: 1135–1140
- [63] Chahartaghi M, Langel R, Scheu S, *et al.* Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, **37**: 1718–1725
- [64] 王敏, 徐国良. 稳定同位素技术在土壤跳虫研究上的应用. *应用生态学报*, 2013, **24**(6): 1754–1760
- [65] Krause A, Sandmann D, Bluhm SL, *et al.* Shift in trophic niches of soil microarthropods with conversion of tropical rainforest into plantations as indicated by stable isotopes (^{15}N , ^{13}C). *PLoS One*, 2019, **14**: e224520
- [66] Kou XC, Ma NN, Zhang XK, *et al.* Frequency of stover mulching but not amount regulates the decomposition pathways of soil micro-food webs in a no-tillage system. *Soil Biology & Biochemistry*, 2020, **144**: 107789
- [67] Cui SY, Liang SW, Zhang XK, *et al.* Long-term fertilization management affects the C utilization from crop residues by the soil micro-food web. *Plant and Soil*, 2018, **429**: 335–348
- [68] Pausch J, Kramer S, Scharroba A, *et al.* Small but active-pool size does not matter for carbon incorporation in below-ground food webs. *Functional Ecology*, 2016, **30**: 479–489
- [69] Kou XC, Morriën E, Tian YJ, *et al.* Exogenous carbon turnover within the soil food web strengthens soil carbon sequestration through microbial necromass accumulation. *Global Change Biology*, 2023, **29**: 4069–4080
- [70] Eissfeller V, Beyer F, Valtanen K, *et al.* Incorporation of plant carbon and microbial nitrogen into the rhizosphere food web of beech and ash. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, **62**: 76–81
- [71] Lummer D, Scheu S, Butenschoen O. Connecting litter quality, microbial community and nitrogen transfer mechanisms in decomposing litter mixtures. *Oikos*, 2012, **121**: 1649–1655
- [72] 胡锋, 李辉信, 武心齐, 等. 接种线虫对土壤-作物系统中肥料 ^{15}N 去向的影响. *南京农业大学学报*, 1998, **21**(4): 128–130
- [73] 骆静梅. 秸秆还田对土壤线虫群落及其介导的氮转化过程的影响. 博士论文. 北京: 中国科学院大学, 2022
- [74] Jiang H, Favaro E, Goulbourne CN, *et al.* Stable isotope imaging of biological samples with high resolution secondary ion mass spectrometry and complementary techniques. *Methods*, 2014, **68**: 317–324
- [75] Finzi-Hart JA, Pett-Ridge J, Weber PK, *et al.* Fixation and fate of C and N in the cyanobacterium *Trichodesmium* using nanometer-scale secondary ion mass spectrometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, **106**: 6345–6350
- [76] Pett-Ridge J, Weber PK. NanoSIP: NanoSIMS applications for microbial biology. *Methods in Molecular Biology*, 2012, **881**: 375–408
- [77] Carpenter KJ, Weber PK, Davisson ML, *et al.* Correlated SEM, FIB-SEM, TEM, and NanoSIMS imaging of microbes from the hindgut of a lower termite: Methods for *in situ* functional and ecological studies of uncultivable microbes. *Microscopy and Microanalysis*, 2013, **19**: 1490–1501
- [78] Crotty FV, Stocki M, Knight JD, *et al.* Improving accuracy and sensitivity of isotope ratio mass spectrometry for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in very low mass samples for ecological studies. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, **65**: 75–77
- [79] Langel R, Dyckmans J. Combined ^{13}C and ^{15}N isotope analysis on small samples using a near-conventional elemental analyzer/isotope ratio mass spectrometer setup. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2014, **28**: 1019–1022
- [80] Klarner B, Maraun M, Scheu S. Trophic diversity and niche partitioning in a species rich predator guild: Natural variations in stable isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of mesostigmatid mites (Acari, Mesostigmata) from Central European beech forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, **57**: 327–333
- [81] Chamberlain PM, Bull ID, Black H, *et al.* Lipid content and carbon assimilation in Collembola: Implications for the use of compound-specific carbon isotope analysis in animal dietary studies. *Oecologia*, 2004, **139**: 325–335
- [82] Rocci KS, Lavalley JM, Stewart CE, *et al.* Soil organic carbon response to global environmental change depends on its distribution between mineral-associated and particulate organic matter: A meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 2021, **793**: 148569

作者简介 王 骁, 男, 1997 年生, 博士研究生。主要从事土壤生态学研究。E-mail: wangxiao021@163.com

责任编辑 蒋瑞霁

责任编辑 张凤丽