

土壤微生物碳利用效率对农田管理措施响应的机制*

张晨阳^{1,2,3}, 孙力扬^{1,2,3}, 徐明岗^{1,3†}, 李建华^{1,3}, 蔡岸冬^{2†}

(1. 山西农业大学资源环境学院, 山西太谷 030800; 2. 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所/农业农村部耕地质量监测与评价重点实验室, 北京 100081; 3. 山西农业大学生态环境产业技术研究院/土壤环境与养分资源山西省重点实验室, 太原 030031)

摘要: 为明确农田生态系统中土壤微生物碳利用效率 (CUE) 对不同管理措施的响应及驱动因素, 深刻理解土壤有机碳周转、快速提升土壤肥力和有效减缓气候变化。收集全球已公开发表的 198 组文献数据, 通过整合分析 (Meta-analysis) 和皮尔森 (Pearson) 分析方法探究不同农田管理措施对土壤微生物 CUE 的影响和主控因素。结果表明: 添加生物质炭能够增加 ¹³C 标记底物 (CUE_{13C}) 和 ¹⁸O 标记水 (CUE_{18O}) 方法测量 (计算) 的土壤微生物 CUE, 而降低化学计量模型 (CUE_{ST}) 方法计算的土壤微生物 CUE。施用化肥降低土壤微生物 CUE_{18O} (-4.71%), 但提高土壤微生物 CUE_{ST} (28.20%)。秸秆还田导致土壤微生物 CUE_{18O} 和 CUE_{ST} 分别降低 14.08% 和 28.64%。免耕/少耕使通过三种方法评估的土壤微生物 CUE 均得到显著增加。特定气候、土壤属性和试验年限显著影响了土壤微生物 CUE 的变化趋势。干旱指数和土壤 pH 是影响土壤微生物 CUE_{13C} 效应值的关键因素。土壤微生物 CUE_{18O} 效应值随着土壤微生物生长速率和微生物生物量碳的增加而增加。土壤微生物 CUE_{ST} 效应值与土壤有机碳和微生物细胞外酶活性呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), 与土壤黏粒含量呈显著负相关关系 ($P < 0.01$)。因此, 充分考虑特地点的气候、土壤化学性质以及微生物活性和功能对农田管理措施的响应有利于调节作用于微生物群落或者细胞层面的土壤微生物 CUE, 从而更有效地促进农田生态系统中土壤有机碳的形成和积累。

关键词: 微生物碳利用效率; 农田管理; ¹³C 标记底物; ¹⁸O 标记水; 化学计量模型; 整合分析

中图分类号: S154.34 文献标志码: A

Response Mechanisms of Soil Microbial Carbon Use Efficiencies to Cropland Management Measures

ZHANG Chenyang^{1,2,3}, SUN Liyang^{1,2,3}, XU Minggang^{1,3†}, LI Jianhua^{1,3}, CAI Andong^{2†}

(1. College of Resources and Environment, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030800, China; 2. Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Agricultural Environment, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081, China; 3. Institute of Eco-Environment and Industrial Technology, Shanxi Agricultural University/Shanxi Province Key Laboratory of Soil Environment and Nutrient Resources, Taiyuan 030031, China)

*国家重点研发计划项目 (2022YFD2300500) 和山西省重大科技项目 (202201140601028) 共同资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2022YFD2300500) and the Major Science and Technology Projects of Shanxi Province, China (No. 202201140601028)

†通讯作者 Corresponding author, E-mail: xuminggang@caas.cn; caandong@caas.cn

作者简介: 张晨阳 (1999—), 男, 安徽阜阳人, 硕士研究生, 从事土壤微生物碳利用效率研究。E-mail: zhangcy0808@126.com

收稿日期: 2023-09-02; 收到修改稿日期: 2023-12-17; 网络首发日期 (www.cnki.net):

Abstract: 【Objective】 Soil microbial carbon use efficiency (CUE) is an important indicator reflecting the regulation of the soil carbon cycle by microorganisms through their metabolism. However, the response and driving factors of soil microbial CUE to different management measures in cropland ecosystems are still unclear. This hinders a deep understanding of soil organic carbon turnover, rapid improvement of soil fertility, and effective mitigation of climate change. 【Method】 Published literature worldwide was collected, and 198 paired of relatively independent soil microbial CUE databases under different cropland management measures were established, including ^{13}C -labeled substrate ($\text{CUE}_{13\text{C}}$), ^{18}O -labeled water ($\text{CUE}_{18\text{O}}$) and stoichiometric model (CUE_{ST}) approaches. It was quantitatively evaluated the response of soil microbial CUE to different cropland management measures under specific climate, soil properties, and experimental conditions by meta-analysis, combining Pearson and regression analysis to study the biotic and abiotic factors that control soil microbial CUE variation. 【Result】 (1) Compared with no biochar addition, biochar addition increased soil microbial $\text{CUE}_{13\text{C}}$ and $\text{CUE}_{18\text{O}}$ by 9.40% and 18.22%, respectively, while CUE_{ST} decreased by 40.01%. Compared with no fertilization, the application of chemical fertilizers could reduce soil microbial $\text{CUE}_{18\text{O}}$ (-4.71%), but increased soil microbial CUE_{ST} (28.20%), whereas straw amendments led to a decrease in soil microbial $\text{CUE}_{18\text{O}}$ and CUE_{ST} by 14.08% and 28.64%, respectively. Relative to conventional tillage, no or reduced tillage significantly increased soil microbial $\text{CUE}_{13\text{C}}$, $\text{CUE}_{18\text{O}}$, and CUE_{ST} (-2.12%-15.45%). (2) There were significant differences in the effects of cropland management measures on soil microbial CUE under different climates, soil properties and experiment duration. Cropland management measures in semi-arid and humid areas reduced the soil microbial $\text{CUE}_{13\text{C}}$ by 8.80% and increased by 4.69%, but the soil microbial $\text{CUE}_{18\text{O}}$ decreased from 44.57% to -2.31%. When the soil organic carbon content was $> 12 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, cropland management measures increased the soil microbial $\text{CUE}_{13\text{C}}$ and CUE_{ST} by 7.79% and 12.87%, respectively. In the transition from acidic to alkaline soils, cropland management measures caused the soil microbial $\text{CUE}_{13\text{C}}$ to decrease from 12.74% to -7.51%. Also, as soil clay content increased, soil microbial $\text{CUE}_{13\text{C}}$ and CUE_{ST} decreased, while soil microbial $\text{CUE}_{18\text{O}}$ showed an increasing trend. With the increase of soil cation exchange capacity, soil microbial $\text{CUE}_{18\text{O}}$ and CUE_{ST} showed a decreasing trend. When the experiment duration was 3-10 years, cropland management measures increased soil microbial $\text{CUE}_{18\text{O}}$ by 43.49% while soil microbial CUE_{ST} decreased by 23.72%. (3) Soil microbial $\text{CUE}_{13\text{C}}$ increased with aridity index and decreased with soil pH. Furthermore, the soil microbial $\text{CUE}_{18\text{O}}$ increased with soil microbial growth rate and soil microbial biomass carbon. Soil organic carbon, β -glucosidase and N-acetyl-glucosaminidase were positively correlated with soil microbial CUE_{ST} ($P < 0.05$) whereas soil clay content was negatively correlated with soil microbial CUE_{ST} ($P < 0.01$). 【Conclusion】 Considering climatic factors and soil chemical properties, and the response of microbial activity and function to cropland management measures at a specific site is conducive to adjusting the soil microbial CUE at the microbial community or cell level, thereby effectively promoting soil carbon formation and accumulation in cropland ecosystems.

Key words: Microbial carbon use efficiency; Cropland management; ^{13}C -labeled substrate; ^{18}O -labeled water; Stoichiometric model; Meta-analysis

与自然或未开垦土壤相比, 全球范围内农田土壤有机碳已损失了约二分之一至三分之一。有效的农田管理措施(如添加生物质炭、施用化肥和有机肥、秸秆还田以及免耕/少耕等措施)能使土壤有机碳每年提升 0.44 至 0.88 Gt (以 C 计)^[1]。土壤微生物在土壤有机碳形成和积累过程中扮演着重要角色, 主要通过其自身的合成代谢(微生物碳泵)参与其中。土壤微生物碳利用效率(Carbon Use Efficiency, CUE)被定义为微生物将土壤有机碳转化为微生物生物量碳的效率, 被认为是反映微生物合成代谢影响土壤有机碳的关键指标^[2]。因此, 准确量化土壤微生物 CUE 对不同农田管理措施的响应特征和驱动因素, 对于深刻理解农田土壤有机碳周转、有效减缓气候变化和实现粮食安全均具有重要意义。

施肥通过干扰微生物活动强烈影响土壤微生物 CUE。相对于不施肥,施用化肥对土壤微生物 CUE 具有积极、中性或消极影响;长期施用有机肥能够有效缓解土壤养分限制,从而增加土壤微生物 CUE,然而, Miao 等^[3]在河南封丘的长期试验发现,施用有机肥导致土壤中快速生长的细菌(如革兰氏阴性菌)和真菌丰度升高,从而加速有机底物的分解,降低土壤微生物 CUE。秸秆还田能增加用于维持微生物呼吸的底物碳和碳获取酶的能量分配,从而降低土壤微生物 CUE。气候智能型农业,如免耕/少耕和添加生物质炭能够有效地促进土壤增汇减排,例如,与常规耕作相比,巴西利卡塔地区长期试验揭示免耕使土壤中富营养细菌丰度相对较高,导致土壤微生物 CUE 增加^[4]。王强等^[5]将果树树干、枝条生物质炭以不同用量施入壤土,结果发现随着生物质炭添加量的增加,由于微生物代谢限制土壤微生物生长,从而使土壤微生物 CUE 显著降低;反之, Liu 等^[6]指出,生物质炭施用能够通过改良土壤物理属性为微生物生长提供适宜的环境,使旱地土壤微生物 CUE 提升 23.00%,水稻土壤微生物 CUE 提升 21.20%。

上述不一致的结果可能是农田管理措施对土壤微生物 CUE 的影响受到特定试验地点气候、土壤属性等非生物因素和微生物同化、微生物酶活性等生物因素的综合影响。例如,当干旱指数小于等于 0.65(半干旱)时,土壤微生物在水分和盐胁迫中将更多的能量分配至呼吸作用以维持生物活动,从而导致土壤微生物 CUE 降低。过低的土壤 pH 会导致土壤微生物 CUE 降低,这是由于酸化土壤中析出的 Al^{3+} 会破坏微生物细胞结构和微生物酶功能,进一步削弱土壤微生物同化能力^[7]。此外,土壤微生物 CUE 也受到土壤有机碳等底物养分有效性的影响,通常土壤微生物 CUE 随着养分有效性的增加而增加。综合利用不同地点和试验条件下前人对土壤微生物 CUE 研究的结果,有助于精确评估土壤微生物 CUE 对不同农田管理措施的响应,促进土壤有机碳固存和耕地肥力快速提升。除此之外,由于 ^{13}C 标记底物方法关注微生物群落对标记碳的吸收, ^{18}O 标记水方法侧重微生物细胞对标记氧气的利用,化学计量模型方法更倾向于微生物功能和可利用土壤养分与土壤微生物 CUE 的关系,即不同的测量(计算)方法监测微生物的不同层面对农田管理措施的响应,因此土壤微生物 CUE 响应也可能不尽相同。

不同农田管理措施对土壤微生物 CUE 的影响已在独立单点研究中进行了评估,但尚未在全球范围内进行系统总结。为了全面认识农田管理措施对土壤微生物 CUE 的影响程度和驱动因素,须利用已发表的独立研究进行整合分析。通过收集全球农田管理措施对土壤微生物 CUE 影响的已公开发表文献数据,定量分析农田管理措施对不同测量(计算)方法下土壤微生物 CUE 的影响程度,并揭示全球农田管理措施下影响土壤微生物 CUE 的关键生物和非生物因素,以期为增加农田土壤有机碳固存、提升耕地肥力和减缓气候变化提供理论依据和有效的技术方式。

1 材料与方法

1.1 微生物碳利用效率的测量(计算)方法

目前,关于测定(计算)土壤微生物 CUE 的方法基于不同的理论假设^[8],主要包括代谢通量分析、热量呼吸测定、 ^{13}C 和 ^{18}O 稳定性同位素标记以及化学计量模型法等。本研究将采用应用最为广泛的三种方法进行分析。

1.1.1 ^{13}C 标记底物方法 利用稳定性 ^{13}C 或放射性 ^{14}C 同位素标记技术测量土壤微生物 CUE (CUE_{13C}),该方法基于监测土壤微生物群落对于标记碳底物的吸收和矿化过程。 CUE_{13C} 计算公式如下:

$$CUE_{13C} = \frac{^{13}C_{MB}}{^{13}C_{MB} + ^{13}CO_2} \quad (1)$$

式中, $^{13}C_{MB}$ 代表纳入微生物生物量的 ^{13}C 含量, $\mu g \cdot g^{-1}$; $^{13}CO_2$ 为微生物群落呼吸累积释放的 ^{13}C 含量, $\mu g \cdot g^{-1}$ 。

尽管 ^{13}C 标记底物方法更具有可操作性,但也存在局限性。首先, ^{13}C 标记的底物被微生物同化并不完全代表微生物生长。例如,葡萄糖被添加至土壤后,可被快速存储而非被微生物群落利用。当葡萄糖作为示踪剂时,该技术可能会引起微生物活动的激发效应,增强微生物群落的呼吸作用,从而高估土壤微生物 CUE^[9]。此外,该技术使用的底物浓度通常远高于实际土壤条件,可能引起周转速率较快的 r 策略微生物生长,而生长缓慢的 k 策略微生物可能无足够的时间获取底物,因此观察到的 CUE 主要代表高度竞争的 r 策略微生物的 CUE^[10]。最后,为了考虑培养时间和底物类型或化学结构的差异,需要对实验培养时间和培养底物进行标准化。

1.1.2 ^{18}O 标记水方法 通过标记水中的 ^{18}O 掺入微生物细胞基因组 DNA 和因呼吸而损失的碳来确定微生物 CUE ($\text{CUE}_{18\text{O}}$)。 $\text{CUE}_{18\text{O}}$ 计算公式如下:

$$\text{DNA}_p = O_t \times \frac{\text{at}\%_e}{100} \times \frac{100}{\text{at}\%_{\text{swr}}} \times \frac{100}{31.21} \quad (2)$$

$$\text{CUE}_{18\text{O}} = \frac{\text{DNA}_p \times \text{C}/\text{DNA}}{\text{DNA}_p \times \text{C}/\text{DNA} + \text{CO}_2} \quad (3)$$

式中, DNA_p 表示微生物 DNA 产量, $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$; O_t 为干燥 DNA 提取物中的总氧含量, $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$; $\text{at}\%_e$ 为标记样品的 ^{18}O at% (^{18}O 丰度) 与非标记样品的 ^{18}O at% (^{18}O 天然丰度) 之间的差异; $\text{at}\%_{\text{swr}}$ 为土壤水的 ^{18}O 丰度; 31.21 为 DNA 中氧气的平均百分比; C/DNA 为微生物生物量碳含量 ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) 与 DNA 含量 ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) 的比值; CO_2 为微生物呼吸的碳通量, $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

相较于 ^{13}C 标记底物方法, ^{18}O 标记水方法通过底物特异性克服了底物挑战,此方法基于微生物能够吸收水分中的氧气合成 DNA。但是, ^{18}O 标记水方法需要对 DNA 合成的氧源进行精确的假设^[11]。同时需要假设完整微生物群落中部分活跃生长的微生物与更广泛的微生物群落中的 C/DNA 相同。如果新生微生物细胞中的 DNA 浓度相对较低,可能导致土壤微生物 CUE 被高估。最后, ^{18}O 标记液态水添加方法不适合应用于水分含量较低的土壤,因为在干燥的土壤样品中添加水会产生“Birch”效应,引起微生物活动爆发^[12], Canarini 等^[13]利用 ^{18}O 蒸汽方法降低了这种实验偏差。

1.1.3 化学计量模型方法 将微生物细胞外酶活性、微生物生物量以及可供微生物利用的碳、氮、磷等化学元素与微生物营养同化和生长联系起来,计算满足土壤微生物生长营养需求所需的 CUE (CUE_{ST})。 CUE_{ST} 计算公式如下:

$$\text{CUE}_{\text{ST}} = \text{CUE}_{\text{max}} \times \{(S_{\text{C:N}} \times S_{\text{C:P}}) \div [(K_{\text{C:N}} \times S_{\text{C:N}}) \times (K_{\text{C:P}} \times S_{\text{C:P}})]\}^{0.5} \quad (4)$$

$$S_{\text{C:N}} = \text{B}_{\text{C:N}}/\text{L}_{\text{C:N}} \times 1/\text{EEA}_{\text{C:N}} \quad (5)$$

$$S_{\text{C:P}} = \text{B}_{\text{C:P}}/\text{L}_{\text{C:P}} \times 1/\text{EEA}_{\text{C:P}} \quad (6)$$

式中, CUE_{max} 为基于热力学约束的土壤微生物生长效率的上限 (0.6); $S_{\text{C:X}}$ 表示土壤微生物生物量比、可利用养分比和细胞外酶活性比的比值; $\text{B}_{\text{C:N}}$ 和 $\text{B}_{\text{C:P}}$ 为土壤微生物生物量比 (即分别为微生物生物量碳 MBC 与微生物生物量氮 MBN 和微生物量生物碳 MBC 与微生物生物量磷 MBP 的摩尔比); $\text{L}_{\text{C:N}}$ 和 $\text{L}_{\text{C:P}}$ 为土壤可利用养分比 (即分别为有机碳 SOC 与全氮 TN 和有机碳 SOC 与全磷 TP 的摩尔比); $\text{EEA}_{\text{C:N}}$ 和 $\text{EEA}_{\text{C:P}}$ 分别为 (β -葡萄糖苷酶 BG+纤维素酶 CBH) / (N -乙酰氨基葡萄糖苷酶 NAG+亮氨酸氨基多肽酶 LAP) 和 (β -葡萄糖苷酶 BG+纤维素酶 CBH) / 磷酸酶 AP; $K_{\text{C:N}}$ 和 $K_{\text{C:P}}$ 为基于底物碳、氮和磷养分有效性的半饱和常数 0.5。

化学计量模型方法与实验测量相比更适合于跨系统比较,也有助于评估底物利用的化学计量概念如何与微生物功能的大规模一般驱动因素相关联。然而化学计量模型方法虽然易于应用,但是无法直接捕获调节特定碳分配因素的短期相互作用,而碳分配定义了生化意义的土壤微生物 CUE。在使用该方法时,必须认识到 CUE_{ST} 是一种与传统 CUE 根本不同的监测土壤微生物资源利用效率的方式^[14]。

1.2 数据来源

本研究通过检索全球截至 2023 年 5 月在中国知网 (CNKI, <http://www.cnki.net/>)、Web of Science (<http://apps.webofknowledge.com>) 和谷歌学术 (<https://scholar.google.com>) 上已发表的同行评审文献, 构建综合数据库。检索中英文关键词包括“微生物碳利用效率”和各种农田管理措施, 例如“生物质炭”、“化肥(氮、磷、钾)”、“有机肥”、“秸秆还田”、“免耕”、“少耕”和“作物覆盖”等组合搜索。为尽量减少发表偏倚, 采用以下标准筛选文献:

(1) 试验必须报告 0~30 cm 土层的土壤微生物 CUE。(2) 同一试验必须使用配对设计, 同时包括对照组和至少一种农田管理处理。(3) 对照组和处理组必须在相同的非生物和生物条件下建立。(4) 采用 ^{13}C 或 ^{14}C 标记底物、 ^{18}O 标记水和化学计量模型三种方法之一评估土壤微生物 CUE。最终, 根据获取数据的有效性, 纳入的农田管理措施包括添加生物质炭、施用化肥和有机肥、秸秆还田以及免耕/少耕。

共收集了 198 组土壤微生物 CUE 数据, 其中包括 93 组 $\text{CUE}_{13\text{C}}$ 、62 组 $\text{CUE}_{18\text{O}}$ 和 43 组 CUE_{ST} 。采用 Microsoft Excel 2019 构建的综合数据库还包括文献名称、试验地点、气候、土壤属性、微生物特性和试验条件等。气候数据包括年平均气温、年平均降水量和干旱指数。土壤属性包括土壤 pH、容重、阳离子交换量、质地(沙粒、粉粒和黏粒含量)、有机碳、全氮等试验前后土壤理化参数。微生物特性包括微生物生物量碳、微生物生长速率、呼吸速率、磷脂脂肪酸含量、微生物群落丰富度和多样性、微生物酶活性等。试验条件包括养分添加率、试验年限、培养时间及温度、底物类型和质量等。

1.3 数据准备

文献中图表数据采用 Getdata Graph Digitizer 2.26 (<http://getdata-graph-digitizer.com>) 提取。文献中缺失的年平均气温、年平均降水量和干旱指数数据从 WorldClim (<https://worldclim.org/>) 及全球干旱指数和潜在蒸散量数据库-第 3 版 (Global-AI_PET_v3) [15] 中补充。研究涵盖试验地点位于纬度 34.02°S 至 56.48°N 、经度 104.80°W 至 150.66°E 范围内。年平均气温、年平均降水量和干旱指数的范围分别为 5.80°C 至 23.20°C 、185 mm 至 1553 mm 和 0.12 至 1.18。表 1 展示了对照组下的土壤微生物 CUE 初始值。

表 1 土壤微生物碳利用效率初始值

Table 1 Initial value of soil microbial carbon use efficiency (CUE)

农田管理 Cropland management	$\text{CUE}_{13\text{C}}$	$\text{CUE}_{18\text{O}}$	CUE_{ST}	平均值 Mean
生物质 Biochar	0.31 ± 0.26	0.58 ± 0.07	0.42 ± 0.00	0.35 ± 0.25
化肥 Chemical fertilizer	0.34 ± 0.27	0.27 ± 0.13	0.35 ± 0.14	0.32 ± 0.20
有机肥 Manure	0.69 ± 0.19	0.35 ± 0.16	—	0.63 ± 0.23
秸秆 Straw	—	0.30 ± 0.15	0.39 ± 0.00	0.29 ± 0.15
免耕/少耕 NT/RT	0.62 ± 0.04	0.32 ± 0.15	0.43 ± 0.14	0.39 ± 0.17

注: $\text{CUE}_{13\text{C}}$ 、 $\text{CUE}_{18\text{O}}$ 和 CUE_{ST} 分别代表通过 ^{13}C 标记底物方法、 ^{18}O 标记水方法和化学计量模型方法测定(计算)的土壤微生物碳利用效率。NT/RT 代表免耕或少耕。下同。Note: $\text{CUE}_{13\text{C}}$ 、 $\text{CUE}_{18\text{O}}$ and CUE_{ST} represent soil microbial carbon use efficiency (CUE) estimated by the ^{13}C -labeled substrate approach, ^{18}O -labeled water approach and stoichiometric model approach, respectively. NT/RT represent on-tillage or reduced-tillage. The same as below.

文献中缺失的初始土壤属性从世界土壤协调数据库 v1.2 (Harmonized World Soil Database v1.2, HWSD) 中获取。校正土壤容重后, 将养分添加率(在实验室中培养以 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 表示)转换为 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。为了全面考察气候、土壤属性和试验条件对农田管理措施下土壤微生物 CUE 的影响, 本研究根据不同的标准对数据进行分类。首先, 将干旱指数分为半干旱 (≤ 0.65 , 包括半干旱和半湿润干旱) 和湿润 (> 0.65)。初始土壤有机碳分为贫瘠 ($\leq 12 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 和富余 ($> 12 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$), 初始土壤 pH 分为酸性 (≤ 6)、中性 (6~8) 和碱性 (> 8) [16]。土壤黏粒含量和阳离子交换量参照 HWSD 数据库标准进行分类。农田管理试验年限分为短期 (≤ 3 年)、中期 (3~10 年) 和长期 (> 10 年)。

1.4 Meta 分析

采用自然对数响应比 $\ln(\text{RR})$ 和逆方差权重评估农田管理措施对土壤微生物 CUE 的影响。
 $\text{Ln}(\text{RR})$ 计算公式如下:

$$\text{RR} = Y_t/Y_c \quad (7)$$

$$\text{Ln}(\text{RR}) = \text{Ln}(Y_t) - \text{Ln}(Y_c) \quad (8)$$

式中, Y_t 和 Y_c 分别代表农田管理措施处理组和对照组的微生物 CUE 的平均值。

若处理之间存在异质性 ($P \leq 0.05$ 且 $I^2 > 50\%$), 则采用随机效应模型进行数据分析; 否则, 采用固定效应模型。如果收集的文献中仅提供平均值的标准误差 (SE), 则使用以下等式将其转换为标准差 (SD):

$$\text{SD} = \text{SE} \times \sqrt{n} \quad (9)$$

式中, n 为土壤微生物 CUE 的样本数。在数据中, 缺失的 SD (35%) 数据通过所有数据集的方差系数由平均值计算得出。

Y 的方差 (V) 计算如下:

$$V = \frac{\text{SD}_t^2}{n_t Y_t^2} + \frac{\text{SD}_c^2}{n_c Y_c^2} \quad (10)$$

式中, SD_t 和 SD_c 分别代表农田管理措施处理组和对照组土壤微生物 CUE 的 SD, n_t 和 n_c 分别代表农田管理措施处理组和对照组土壤微生物 CUE 的样本数。

为了赋予方差较小条目更大的权重, 根据对照和处理之间的个体比较计算加权因子 (W_{ij})。 W_{ij} ($i = 1, 2, \dots, m; j = 1, 2, \dots, k_i$), 其中 m 是组数 (例如, 农田管理措施), k_i 是组 i 中的比较次数, W_{ij} 使用以下公式计算:

$$W_{ij} = \frac{1}{V_{ij}} \quad (11)$$

为了确定效应值的显著差异, RR_{++} 的 SE 和 95% 置信区间 (CI) 计算公式如下:

$$\text{RR}_{++} = \frac{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^{k_i} W_{ij} \text{RR}_{ij}}{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^{k_i} W_{ij}} \quad (12)$$

$$S(\text{RR}_{++}) = \sqrt{\frac{1}{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^{k_i} W_{ij}}} \quad (13)$$

$$95\% \text{CI} = \text{RR}_{++} \pm 1.96S \pm (\text{RR}_{++}) \quad (14)$$

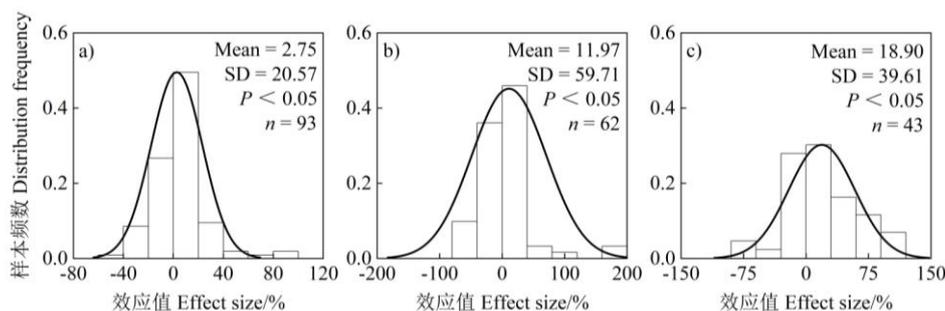
如果 95% CI 不与 0 刻度重叠, 则认为农田管理措施对土壤微生物 CUE 的影响显著。

土壤微生物 CUE 效应值的百分比变化通过以下公式进行计算:

$$\text{Effect size} = (e^{\text{RR}_{++}} - 1) \times 100\% \quad (15)$$

1.5 统计分析

为确保数据质量, 数据处理前采用高斯分布检验农田管理措施对土壤微生物 CUE 效应值的正态性 (图 1)。MetaWin 2.1 软件用于计算土壤微生物 CUE 效应值 (<https://www.metawinsoft.com/>)。利用 Origin Pro 2021 软件的 Correlation plot 插件来分析影响因素与土壤微生物 CUE 效应值之间的联系。在分析之前, 为避免数据的自相关性, 部分影响因素未被考虑。具体而言, 采用干旱指数代替年平均气温、年平均降水量代表气候。采用土壤有机碳而不是土壤全氮作为土壤肥力的指标。生物和非生物因素分为四组 (气候、试验条件、土壤化学性质和土壤微生物指数)。使用 R 4.22 版本中的 “fastDummies” 包 1.6.3 版本进行逐步回归以选择每组中的显著影响因素。最后保留了 10 个变量 (干旱指数、土壤有机碳、土壤 pH、土壤阳离子交换量、微生物生物量碳、微生物生长速率、微生物呼吸速率、 β -葡萄糖苷酶和 N-乙酰氨基葡萄糖苷酶) 用于皮尔森 (Pearson) 热图分析。



注: Mean 代表平均值, n 代表样本量, SD 代表标准差; 曲线代表数据的高斯分布, P 为显著性检验。下同。Note: The mean represents the average value. n represents the sample size. SD represents standard deviation. The curve is a Gaussian distribution fitted to frequency data and $P < 0.05$ suits the distribution. The same as below.

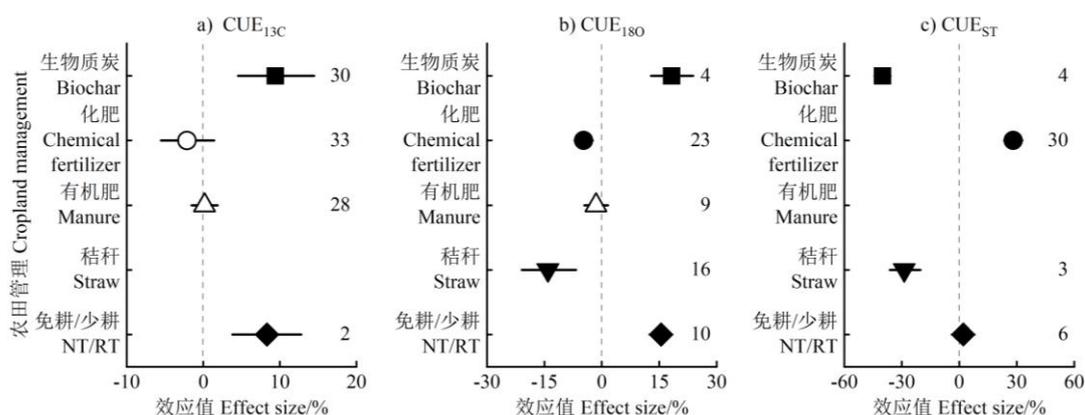
图 1 农田管理措施对土壤微生物碳利用效率影响的分布频率

Fig. 1 Distribution frequency of effects of cropland management on soil microbial carbon use efficiency (CUE)

2 结果

2.1 农田管理措施对土壤微生物碳利用效率的影响

与未添加生物质炭相比, 添加生物质炭使土壤微生物 CUE_{13C} 和 CUE_{18O} 分别增加 9.40% 和 18.22%, 但添加生物质炭导致土壤微生物 CUE_{ST} 降低 40.01% (图 2)。与不施肥相比, 施用化肥对土壤微生物 CUE_{13C} 无显著影响 (-2.12%, 95% CI: -3.55%~3.43%), 但是有效降低土壤微生物 CUE_{18O} (-4.71%) 和提高土壤微生物 CUE_{ST} (28.20%)。施用有机肥对土壤微生物 CUE_{13C} (0.17%, 95% CI: -1.73%~1.70%) 和 CUE_{18O} (-1.50%, 95% CI: -3.18%~3.09%) 均未产生显著影响。秸秆还田导致土壤微生物 CUE_{18O} 和 CUE_{ST} 分别降低 14.08% 和 28.64%。与常规耕作相比, 免耕/少耕能够使土壤微生物 CUE_{13C} 、 CUE_{18O} 和 CUE_{ST} 均得到显著增加 (-2.12%~15.45%) (图 2)。



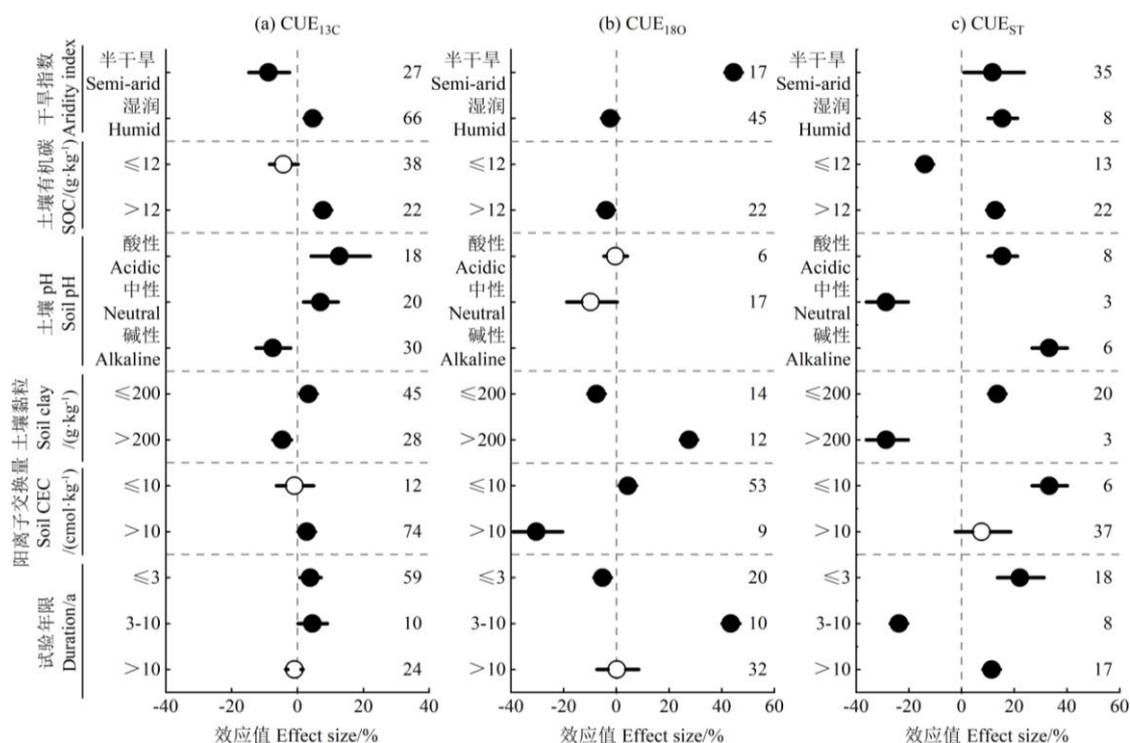
注: 符号和误差线分别代表效应值及其 95% 的置信区间, 实心符号和空心符号分别代表农田管理措施对土壤微生物碳利用效率的显著和不显著影响; 右侧数值代表样本量。下同。Note: The symbols with error bars denote the overall effect size and 95% confidence intervals. Filled and open symbols have significant and no significant effects of cropland management on soil microbial carbon use efficiency (CUE). Sample sizes are represented on the right side. The same as below.

图 2 农田管理措施对土壤微生物碳利用效率的影响

Fig. 2 Effects of cropland management on soil microbial CUE

2.2 不同环境因素下农田管理措施对土壤微生物碳利用效率的影响

半干旱和湿润地区农田管理措施使土壤微生物 CUE_{13C} 分别降低 8.80%和增加 4.69%，使土壤微生物 CUE_{18O} 由增加 44.57%转为降低 2.31%，使土壤微生物 CUE_{ST} 增加 11.78%~15.50% (图 3)。当土壤有机碳含量增加至高于 12 g·kg⁻¹时，农田管理措施导致土壤微生物 CUE_{13C} 和 CUE_{ST} 分别提高 7.79%和 12.87%。土壤酸性至碱性的转变，农田管理措施使土壤微生物 CUE_{13C} 由增加 12.74%转化为降低 7.51%，而土壤微生物 CUE_{ST} 则在酸性和碱性土壤中受到有效提升 (15.50%和 33.32%)，在中性土壤中受到抑制 (-28.64%)。随着土壤黏粒含量增加，土壤微生物 CUE_{13C} 和 CUE_{ST} 效应值呈现降低趋势 (-4.67%和-28.64%)，而土壤微生物 CUE_{18O} 效应值呈现增加趋势 (27.56%)。随着土壤阳离子交换量的增加，土壤微生物 CUE_{18O} 和 CUE_{ST} 效应值呈现降低趋势。农田管理试验年限为 3~10 年时，农田管理措施使土壤微生物 CUE_{18O} 增加 43.49%、土壤微生物 CUE_{ST} 降低 23.72%。土壤微生物 CUE_{13C} 未随着土壤阳离子交换量和农田管理试验年限的增加发生显著变化。



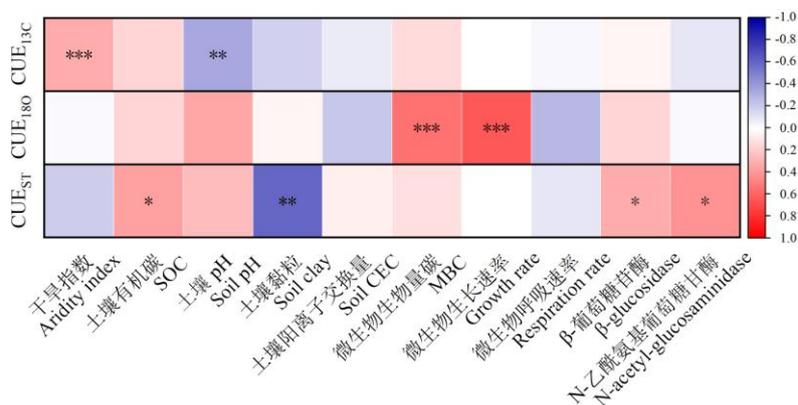
注：气候包括干旱指数；土壤化学性质包括土壤有机碳、土壤 pH、土壤黏粒含量和土壤阳离子交换量。干旱指数分为半干旱 (≤ 0.65) 和湿润 (> 0.65)；土壤 pH 分为酸性 (≤ 6)、中性 (6-8) 和碱性 (> 8)。下同。Note: Climate includes aridity index. Soil chemical properties include soil organic carbon (SOC), soil pH, soil clay, and soil cation exchange capacity (CEC). The aridity index was classified as semi-arid (≤ 0.65) and humid (> 0.65). The soil pH was classified as acidic (≤ 6), neutral (6-8), and alkaline (> 8). The same as below.

图 3 气候、土壤化学性质和试验年限对土壤微生物碳利用效率的影响

Fig. 3 Effects of climate, soil chemical properties, and experiment duration on soil microbial CUE

2.3 土壤微生物碳利用效率对农田管理措施响应的驱动因素

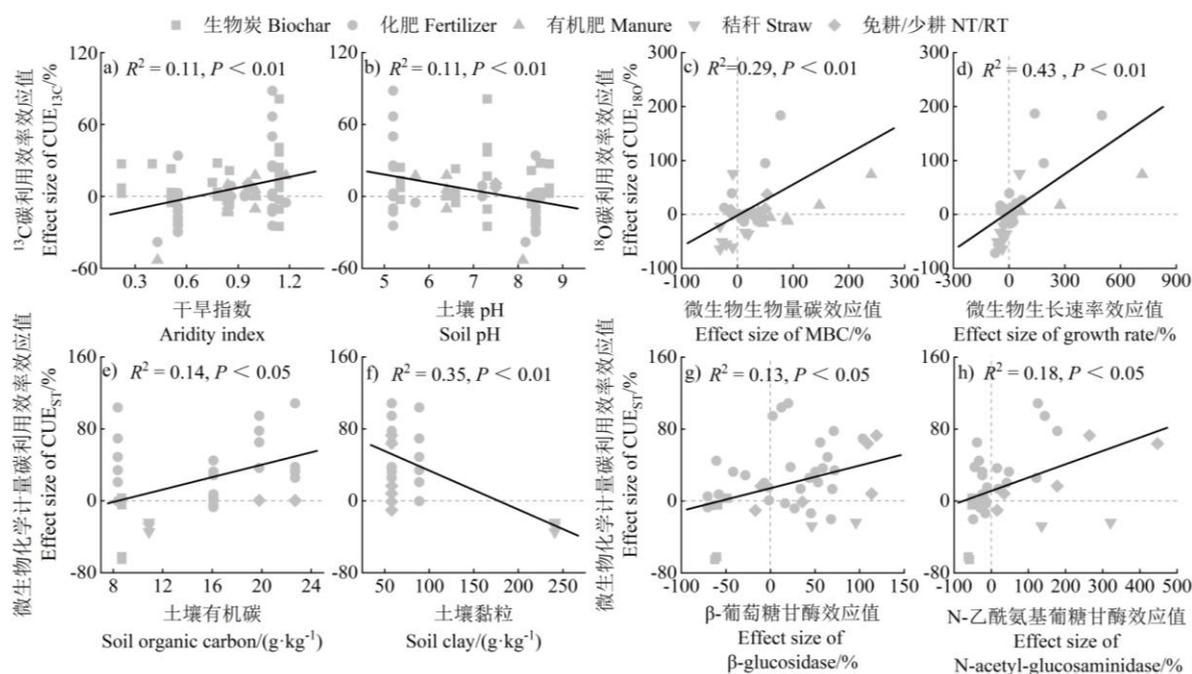
在 10 个筛选后的影响因素中，干旱指数是影响土壤微生物 CUE_{13C} 效应值的最强驱动因素 (图 4)，其次是土壤 pH。土壤微生物 CUE_{13C} 效应值随着干旱指数的增加而增加，而随着土壤 pH 的增加而降低 (图 5)。土壤微生物 CUE_{18O} 受微生物生长速率和微生物生物量碳的影响最大 (图 4)。土壤微生物 CUE_{18O} 效应值与微生物生长速率和微生物生物量碳的增加呈显著正相关 ($P < 0.01$, 图 5)。土壤有机碳、 β -葡萄糖苷酶和 N-乙酰氨基葡萄糖苷酶对土壤微生物 CUE_{ST} 产生正效应，而土壤黏粒对土壤微生物 CUE_{ST} 产生负效应 (图 5)。



注：影响因子包括气候、土壤化学性质和土壤微生物。气候包括干旱指数；土壤化学性质包括土壤有机碳、土壤 pH、土壤黏粒、土壤阳离子交换量。土壤微生物包括微生物生物量碳、微生物生长速率、微生物呼吸速率、β-葡萄糖苷酶和 N-乙酰氨基葡萄糖苷酶。星号代表影响因素对土壤微生物碳利用效率的显著影响，*、** 和 *** 分别代表 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 的显著性水平。Note: Impact factors include climate, soil chemical properties, and soil microbes. Climate includes the aridity index. Soil chemical properties include soil organic carbon (SOC), soil pH, soil clay, and soil cation exchange capacity (CEC). Soil microbes include microbial biomass carbon (MBC), microbial growth rate, microbial respiration rate, β-glucosidase, and N-acetyl-glucosaminidase. The asterisk represents the significant impact of impact factors on soil microbial carbon use efficiency (CUE), with *, ** and *** representing significance levels at $P < 0.05$, $P < 0.01$ and $P < 0.001$, respectively.

图 4 土壤微生物碳利用效率与影响因素的相关性

Fig. 4 Correlation analysis of soil microbial CUE and impact factors



注：回归线显著水平为 $P < 0.05$ 或 $P < 0.01$ 。Note: The regression line shows significant levels at $P < 0.05$ or $P < 0.01$.

图 5 土壤微生物碳利用效率效应值与影响因素的关系

Fig. 5 Relationships between effect size of soil microbial CUE and impact factors

3 讨论

3.1 土壤微生物碳利用效率对农田管理措施的响应差异

作为土壤有机碳对农田管理措施的重要反馈，土壤微生物 CUE 对于农田土壤长期碳固存和耕地肥力提升至关重要。不同方法测量（计算）的土壤微生物 CUE 在农田管理措施中展现了部分相反的结果（图 2）：添加生物质炭使土壤微生物 CUE_{13C} 和 CUE_{18O} 呈现增加趋势，但是导致土壤微生物 CUE_{ST} 降低 40.01%。生物质炭被认为是提高土壤肥力和养分保留的有效手段。土壤养分胁迫与环丙基脂肪酸/单烯酸前体的比率成反比^[17]，生物质炭改良土壤中的环丙基脂肪酸/单烯酸前体的比率最低，同时添加生物质炭伴随着外源标记碳底物的添加，提高了土壤 C/N 比，并且也提高了本底土壤中的 C/N、改善土壤有机碳质量，从而提升了土壤微生物 CUE_{13C} 和 CUE_{18O} 。此外，由于生物质炭的高孔隙率，生物质炭可能增加土壤中的空气填充孔隙率，进而增加土壤氧气浓度；与厌氧条件相比，有氧条件下微生物将营养物质转化为微生物生物质的效率更高^[18]。同时生物质炭的高孔隙率导致土壤中保留更多的氮，这将促进微生物对碳底物的同化利用。土壤微生物 CUE_{ST} 降低则归因于微生物为满足吸收多种养分元素的需求，土壤微生物会根据元素计量原则进行细胞内的资源调节和再分配^[19]。随着生物质炭添加量的增加，土壤碳氮含量得到提高并根据元素计量阈值进一步加剧了土壤微生物代谢的磷限制。微生物磷限制致使微生物投入更多的能量来获取磷素，从而又导致碳的过度消耗。当土壤碳底物含量与必需元素磷含量的比值低于微生物最优生长所需元素比例时，便增加了土壤中溶解性有机物的微生物矿化作用，从而降低了土壤微生物 CUE_{ST} ^[20]。施用化肥导致土壤微生物 CUE_{18O} 降低 4.71%，却使土壤微生物 CUE_{ST} 增加 28.20%（图 2）。由于化肥的施用增加了用于分解复杂碳底物的典型嗜营养细菌和真菌类群的相对丰度^[21]，导致土壤微生物呼吸作用下易分解和难分解有机碳的损失，加速土壤本底碳的分解。过量化肥造成的土壤酸化可能迫使微生物将大量碳分配给能源生产，从而抑制微生物生长，并降低土壤微生物 CUE_{18O} ^[22]。土壤微生物 CUE 会随着养分有效性的增加而增加，由于微生物化学计量稳态机制，微生物在施用 N、P 后，养分有效性超过微生物的平衡浓度时，微生物会分泌更多胞外酶刺激土壤有机碳分解，促进微生物对碳的吸收利用，从而提高土壤微生物 CUE_{ST} ^[23]。

不同方法测量（计算）的土壤微生物 CUE 则在施用有机肥、秸秆还田和免耕/少耕措施中展现了趋势相近的结果（图 2）。综合前人研究表明，施用有机肥无论是对于土壤微生物 CUE_{13C} 或 CUE_{18O} 均未产生显著的影响，这与前人单点位研究不同^[24]，在本研究纳入的数据文献中，有半数稻田系统，淹水厌氧条件限制了微生物对土壤有机碳底物的捕获，导致水稻土中的微生物 CUE 的范围相对稳定；另一方面，在小麦收获后或者晚稻分蘖期采土，此时有机肥入土时间相对较长，在此期间，由于活性碳库耗尽，微生物呼吸在施肥处理下可能保持稳定；最后，施用有机肥不仅增加了土壤速效养分，为土壤微生物的生长繁殖提供了碳和养分，从而提高了土壤微生物的生长速度和微生物生物量^[25]。同时也观察到施用有机肥条件下土壤微生物分解易分解土壤有机碳导致基础呼吸量增加，这可能在一定程度上抵消了有机肥给微生物群落带来的积极效应。秸秆还田致使土壤微生物 CUE_{18O} 和 CUE_{ST} 分别降低了 14.08% 和 28.64%（图 2）。尽管秸秆还田导致土壤外源碳养分增加，但是微生物对底物碳的吸收和生长受到了抑制，微生物呼吸速率未变化，最终导致土壤微生物 CUE_{18O} 降低。秸秆还田同样导致土壤微生物 CUE_{ST} 效应值降低，秸秆添加会向土壤带来足够多碳源，这可能会增加微生物呼吸的底物碳分配和碳获取酶的分泌，土壤纤维素酶活性增加，微生物活性增强，产生溢出呼吸，最终土壤微生物 CUE_{ST} 降低^[26]。免耕/少耕能够使土壤微生物 CUE_{13C} 、 CUE_{18O} 和 CUE_{ST} 均得到显著增加（图 2）。农艺管理措施对土壤有机碳动态有很大影响，并最终影响土壤质量和土壤微生物 CUE。免耕/少耕实践消除或者减少土壤扰动，从而增加了土壤有机碳和土壤微生物生物量碳含量，增加土壤保温、保水能力和含水量^[27]，且富营养细菌群落相对丰度较高^[28]，导致土壤微生物 CUE 的提升。总体而言，由于不同的测量（计算）方法监测微生物群落或细胞层面的不同同化效果致使农田管理措施产生了不同的结果，因此需要充分考虑方法的影响，以提高土壤碳循环相关预测的准确性。

3.2 农田管理措施对土壤微生物碳利用效率的影响因素

气候和土壤 pH 是农田管理下土壤微生物 CUE_{13C} 的主要影响因素 (图 3~图 5)。干旱指数与土壤微生物 CUE 效应值呈现正相关关系。使用 ¹³C 标记的底物导致获得额外碳的活性微生物细胞的内部代谢循环加速。此外, 微生物处在高温和干旱条件下时其呼吸的温度敏感性高于生长。升温引起的土壤干旱降低了土壤有效水分, 通过限制微生物的迁移和扩散来抑制微生物吸收有机底物的能力^[8]。土壤 pH 在土壤微生物 CUE_{13C} 方面同样发挥着重要作用。土壤微生物 CUE_{13C} 对农田管理措施的响应随着土壤 pH 的增加而降低。微生物通常需要三磷酸腺苷提供的能量来产生细胞外酶和膜转运蛋白以吸收养分^[29]。在较高的土壤 pH 下, 标记的有机碳底物分解速度更快, 并释放出额外的有机酸。微生物需要产生新的转运蛋白或改变其新陈代谢以适应额外有机酸的产生, 这导致分配于能源生产的有机化合物消耗更多^[30]。

土壤微生物 CUE_{18O} 效应值随着干旱指数、土壤黏粒含量和阳离子交换量的提升也产生了一定的消极或积极影响 (图 3)。在湿润地区, 过多的水分可能填充了土壤孔隙空间, 微生物功能在厌氧条件中受到抑制^[8], 且土壤湿度过高会减少微生物酶的产生及其与底物的接触, 影响土壤微生物捕获外界养分的能力^[31]。伴随着土壤黏粒含量增加, 土壤颗粒有机物和新鲜有机成分通过胶结形成大团聚体, 这些成分会迅速发生化学或生物分解。大团聚体中含有更多的易分解有机碳, 增加了土壤中有机碳对微生物和酶的可利用性, 从而促进微生物生长^[32]。Al³⁺对微生物细胞结构和酶功能的毒害和干扰随土壤阳离子交换量的提升而加强, 也导致土壤微生物 CUE_{18O} 效应值随之显著下降。但是皮尔森热图和回归分析表明, 土壤微生物 CUE_{18O} 效应值更多地受到微生物 DNA 合成和生长的影响 (图 4 和图 5)。¹⁸O-H₂O 方法主要监测微生物细胞对土壤有机碳的分解。土壤微生物生物量碳的增加可对应于土壤微生物群落碳底物的高可用性, 并且反映了有机底物增加微生物生长的结果。微生物生长速率的提升更直观影响了土壤微生物 CUE 效应值的提升。

土壤微生物 CUE_{ST} 效应值与土壤黏粒含量呈现显著负相关 (图 3~图 5), 这可能是由于土壤黏粒的比表面积较大, 对土壤有机物的吸附能力更强, 也使得土壤中的易分解碳多与土壤黏粒结合, 被物理保护, 导致土壤微生物 CUE_{ST} 效应值降低^[33]。土壤微生物 CUE_{ST} 效应值不仅受土壤化学性质同时受到微生物酶的影响。养分有效性和组成发生改变时, 微生物会通过改变其化学酶调控的碳同化途径来响应养分的变化^[34]。土壤有机碳的增加为微生物生长活动提供充足的底物, 并且 β-葡萄糖苷酶和 N-乙酰葡萄糖苷酶的增加侧面反映了微生物对土壤碳和氮的捕获利用, 促进微生物的养分吸收, 从而提高土壤微生物 CUE。近期研究^[35]表明, 土壤微生物 CUE 是全球土壤有机碳固存的主要决定因素, 较高的土壤微生物 CUE 促进微生物碳代谢中的生物合成, 导致微生物副产物和残体的积累, 有利于土壤有机碳形成。

本研究强调了土壤微生物 CUE 对于调节不同农田管理措施下农田生态系统中有机碳的重要性 (无论使用何种微生物 CUE 方法)。但仍需探索土壤微生物 CUE_{13C}、CUE_{18O} 和 CUE_{ST} 之间的关系, 以便于更加系统地总结土壤微生物 CUE 对农田管理措施的响应。此外, 鉴于目前全球研究数据的有限性, 限制了进一步分析不同环境因素下农田管理措施对不同方法测量 (计算) 的土壤微生物 CUE 的影响。未来的研究亟待更加深入探究农田管理措施对土壤微生物碳利用效率的影响因素, 充分了解土壤微生物 CUE 背后的主要控制因素对于预测和管理农田生态系统的土壤碳固存、提升耕地肥力、保障粮食安全和减缓气候变化至关重要。

4 结论

本研究通过整合分析揭示了土壤微生物 CUE 对农田管理措施的响应和驱动因素。农田管理措施具体影响了有机底物的掺入、微生物生长和微生物呼吸, 并且不同的测量 (计算) 方法关注于土壤微生物 CUE 的不同方面, 因此基于 ¹³C、¹⁸O 标记和化学计量模型的土壤微生物 CUE

的响应有所不同。添加生物质炭使土壤微生物 CUE_{13C} 和 CUE_{18O} 增加, 但添加生物质炭使土壤微生物 CUE_{ST} 降低。施用化肥导致土壤微生物 CUE_{18O} 降低和 CUE_{ST} 增加。秸秆还田导致土壤微生物 CUE_{18O} 和 CUE_{ST} 均降低。免耕/少耕能够使通过三种方法评估的土壤微生物 CUE 均得到显著增加。干旱指数和土壤 pH 是影响土壤微生物 CUE_{13C} 效应值的最主要驱动因素。土壤微生物生长速率和土壤微生物生物量碳是调节土壤微生物 CUE_{18O} 效应值的主要因子。土壤有机碳、 β -葡萄糖苷酶和 N-乙酰氨基葡萄糖苷酶对土壤微生物 CUE_{ST} 效应值产生正效应, 而土壤黏粒含量增加对土壤微生物 CUE_{ST} 效应值产生负效应。总之, 考虑特定地点的气候、土壤化学性质以及微生物活性和功能对农田管理措施的响应有利于调节作用于微生物群落或者细胞层面的土壤微生物 CUE , 从而更有效地促进农业生态系统中的土壤碳形成和积累。

参考文献 (References)

- [1] Lessmann M, Ros G H, Young M D, et al. Global variation in soil carbon sequestration potential through improved cropland management[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(3): 1162-1177.
- [2] Jiao S, Qi J J, Liu J A, et al. Soil microbiome and soil health assessment in arid regions[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2023, 60(5):1350-1362. [焦硕, 戚杰军, 刘纪爱, 等. 旱区土壤微生物组与土壤健康评价[J]. *土壤学报*, 2023, 60(5): 1350-1362.]
- [3] Miao Y C, Niu Y H, Luo R Y, et al. Lower microbial carbon use efficiency reduces cellulose-derived carbon retention in soils amended with compost versus mineral fertilizers[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108227.
- [4] Yaghoubi Khanghahi M, Cucci G, Lacolla G, et al. Soil fertility and bacterial community composition in a semiarid Mediterranean agricultural soil under long-term tillage management[J]. *Soil Use and Management*, 2020, 36(4): 604-615.
- [5] Wang Q, Geng Z C, Xu C Y, et al. Effects of biochar application on soil microbial nutrient limitations and carbon use efficiency in Lou soil[J]. *Environmental Science*, 2020, 41(5): 2425-2433. [王强, 耿增超, 许晨阳, 等. 施用生物炭对壤土土壤微生物代谢养分限制和碳利用效率的影响[J]. *环境科学*, 2020, 41(5): 2425-2433.]
- [6] Liu Z W, Wu X L, Liu W, et al. Greater microbial carbon use efficiency and carbon sequestration in soils: Amendment of biochar versus crop straws[J]. *GCB Bioenergy*, 2020, 12(12): 1092-1103.
- [7] Auger C, Han S, Appanna V P, et al. Metabolic reengineering invoked by microbial systems to decontaminate aluminum: Implications for bioremediation technologies[J]. *Biotechnology Advances*, 2013, 31(2): 266-273.
- [8] Manzoni S, Taylor P, Richter A, et al. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 79-91.
- [9] Geyer K M, Dijkstra P, Sinsabaugh R, et al. Clarifying the interpretation of carbon use efficiency in soil through methods comparison[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 79-88.
- [10] Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L. The priming effect of organic matter: A question of microbial competition?[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(6): 837-843.
- [11] Qu L R, Wang C, Bai E. Evaluation of the ^{18}O - H_2O incubation method for measurement of soil microbial carbon use efficiency[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 145: 107802.
- [12] Birch H F. The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability[J]. *Plant and Soil*, 1958, 10(1): 9-31.
- [13] Canarini A, Wanek W, Watzka M, et al. Quantifying microbial growth and carbon use efficiency in dry soil environments via ^{18}O water vapor equilibration[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(9): 5333-5341.
- [14] Schimel J, Weintraub M N, Moorhead D. Estimating microbial carbon use efficiency in soil: Isotope-based and enzyme-based methods measure fundamentally different aspects of microbial resource use[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 169: 108677.
- [15] Zomer R J, Xu J C, Trabucco A. Version 3 of the global aridity index and potential evapotranspiration database[J]. *Scientific Data*, 2022, 9(1): 409.
- [16] Zhou R R, Liu Y, Dungait J A J, et al. Microbial necromass in cropland soils: A global meta-analysis of management effects [J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(7): 1998-2014.

- [17] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: Phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns[J]. *Microbial Ecology*, 1998, 35(3): 265-278.
- [18] Šantrůčková H, Pícek T, Tykva R, et al. Short-term partitioning of ¹⁴C-[U]-glucose in the soil microbial pool under varied aeration status[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2004, 40(6): 386-392.
- [19] Franklin O, Hall E K, Kaiser C, et al. Optimization of biomass composition explains microbial growth-stoichiometry relationships[J]. *The American Naturalist*, 2011, 177(2): E29-E42.
- [20] Cui Y X, Fang L C, Deng L, et al. Patterns of soil microbial nutrient limitations and their roles in the variation of soil organic carbon across a precipitation gradient in an arid and semi-arid region[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 658: 1440-1451.
- [21] Xia Z W, Yang J Y, Sang C P, et al. Phosphorus reduces negative effects of nitrogen addition on soil microbial communities and functions[J]. *Microorganisms*, 2020, 8(11): 1828.
- [22] Malik A A, Puissant J, Buckneridge K M, et al. Land use driven change in soil pH affects microbial carbon cycling processes[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3591.
- [23] Zhu Z K, Zhou J, Shahbaz M, et al. Microorganisms maintain C: N stoichiometric balance by regulating the priming effect in long-term fertilized soils[J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 167: 104033.
- [24] Xiao Q, Huang Y P, Wu L, et al. Long-term manuring increases microbial carbon use efficiency and mitigates priming effect via alleviated soil acidification and resource limitation[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2021, 57(7): 925-934.
- [25] Mastro R E, Chhonkar P K, Singh D, et al. Changes in soil biological and biochemical characteristics in a long-term field trial on a sub-tropical inceptisol[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(7): 1577-1582.
- [26] Li S L, Cui Y X, Xia Z Q, et al. The mechanism of the dose effect of straw on soil respiration: Evidence from enzymatic stoichiometry and functional genes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 168: 108636.
- [27] Xu J, Han H F, Ning T Y, et al. Long-term effects of tillage and straw management on soil organic carbon, crop yield, and yield stability in a wheat-maize system[J]. *Field Crops Research*, 2019, 233: 33-40.
- [28] Dong W Y, Liu E K, Yan C R, et al. Impact of no tillage vs. conventional tillage on the soil bacterial community structure in a winter wheat cropping succession in northern China[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 80: 35-42.
- [29] Adingo S, Yu J R, Liu X L, et al. Variation of soil microbial carbon use efficiency (CUE) and its Influence mechanism in the context of global environmental change: A review [J]. *Peer J*, 2021, 9: e12131.
- [30] Gunina A, Kuzyakov Y. From energy to (soil organic) matter[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(7): 2169-2182.
- [31] Tiemann L K, Billings S A. Changes in variability of soil moisture alter microbial community C and N resource use[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(9): 1837-1847.
- [32] Liu Z L, Yu W T, Zhou H, et al. Effect of application rate of barnyard manure on organic carbon fraction of soil aggregates[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2011, 48(6):1149-1157. [刘中良, 宇万太, 周桦, 等. 不同有机厩肥输入量对土壤团聚体有机碳组分的影响[J]. *土壤学报*, 2011, 48(6): 1149-1157.]
- [33] Bailey V L, Bond-Lamberty B, DeAngelis K, et al. Soil carbon cycling proxies: Understanding their critical role in predicting climate change feedbacks[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(3): 895-905.
- [34] Hobbie J E, Hobbie E A. Amino acid cycling in plankton and soil microbes studied with radioisotopes: Measured amino acids in soil do not reflect bioavailability[J]. *Biogeochemistry*, 2012, 107(1): 339-360.
- [35] Tao F, Huang Y Y, Hungate B A, et al. Microbial carbon use efficiency promotes global soil carbon storage[J]. *Nature*, 2023, 618(7967): 981-985.

(责任编辑: 陈荣府)