

阳东桥, 卢孟雅, 张昆, 王智权, 丁雪丽. 氮磷添加对稻田土壤微生物同化秸秆碳过程的影响: 微生物残体视角[J]. 土壤学报, 2026, YANG Dongqiao, Lu Mengya, ZHANG Kun, WANG Zhiqian, DING Xueli. Microbial Assimilating Straw-derived Carbon in Response to Nitrogen and Phosphorus Supply in Paddy Soils: From Microbial Necromass Formation and Accumulation Perspective[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

氮磷添加对稻田土壤微生物同化秸秆碳过程的影响: 微生物残体视角*

阳东桥¹, 卢孟雅¹, 张 昆², 王智权³, 丁雪丽^{1†}

(1. 南京信息工程大学生态与应用气象学院, 气象灾害预报预警与评估协同创新中心, 南京 210044; 2. 江西省红壤及种质资源研究所, 耕地质量与产能提升江西省重点实验室, 南昌 330046; 3. 江西省农业科学院水稻研究所, 南昌 330200)

摘 要: 外源秸秆和养分输入会对微生物介导的土壤有机碳 (SOC) 形成和转化过程产生重要影响。为探究秸秆输入驱动稻田 SOC 形成的微生物介导机制及氮磷调控效应, 以亚热带水稻土为研究对象, 利用稳定同位素示踪技术结合微生物标识物方法, 探讨了秸秆输入耦合不同水平氮磷添加条件下 (氮添加 0、41.6、125 mg·kg⁻¹ 和磷添加 0、10、30 mg·kg⁻¹) 微生物通过碳泵机制介导秸秆碳进入细胞残体 (以 ¹³C-氨基糖 (¹³C-ASs) 指示) 的过程及积累效率的差异。结果表明: 秸秆输入后能够快速被微生物同化利用, 促进 ¹³C-ASs 的生成和积累。在培养前期 (0~30 d), 微生物同化秸秆碳形成细胞残体的数量 (¹³C-ASs) 和累积效率 (CAE) 明显增加, 而随着培养的进行, ¹³C-ASs 和 CAE 均显著降低, 细菌残体的降幅最大 (18%~28%)。氮磷添加对微生物同化秸秆碳过程的影响具有一定的时间依赖性, 即前期无显著影响, 而后期明显抑制。具体而言, 前期各处理之间 ¹³C-ASs 含量无显著差异, 而在培养 300 d 结束时, 氮磷添加处理中 ¹³C-ASs 和 CAE 显著低于对照处理。该结果说明养分添加处理中 ¹³C-ASs 的分解转化更快, 这可能与随着培养的进行微生物的养分获取策略和碳分配原则发生改变有关, 强调了养分供应与秸秆碳转化之间的复杂性。值得注意的是, 尽管培养后期 ¹³C-ASs 数量有所降低, 但土壤总氨基糖含量较高。这说明微生物在利用外源秸秆碳的同时, 也驱动了内源 SOC 向微生物残体碳的转化。因此, 在探讨秸秆输入耦合养分添加对 SOC 形成和转化影响时, 要同时关注微生物通过碳泵机制对外源碳及土壤原有有机碳的转化过程。研究结果加深了对外源有机物质输入驱动稻田土壤有机碳转化的微生物介导机制的认识。

关键词: 秸秆输入; 微生物同化过程; 同位素示踪技术; 微生物残体碳; 土壤有机碳截获

中图分类号: S154.2

文献标志码: A

Microbial Assimilating Straw-derived Carbon in Response to Nitrogen and Phosphorus Supply in Paddy Soils: From Microbial Necromass Formation and Accumulation Perspective

YANG Dongqiao¹, Lu Mengya¹, ZHANG Kun², WANG Zhiqian³, DING Xueli^{1†}

(1. School of Ecology and Applied Meteorology, Collaborative Innovation Center on Forecast and Evaluation of Meteorological Disasters (CIC-FEMD), Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China; 2. Jiangxi Institute of Red Soil and

*国家自然科学基金项目 (42477312, 42077085) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 42477312 and 42077085)

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

作者简介: 阳东桥 (2000—), 女, 四川宜宾人, 硕士研究生, 主要研究方向为全球变化与土壤碳循环。E-mail: ydqiao2000@163.com

收稿日期: 2025-08-03; 收到修改稿日期: 2025-11-06; 网络首发日期 (www.cnki.net):

Abstract: 【Objective】Crop straw input and nutrient supply may influence microorganism-mediated formation and transformation of soil organic carbon (SOC). However, the mechanisms by which straw and nutrient supply influence SOC transformation remain unclear. The objective of this study was to explore how and to what extent of straw-derived carbon (C) can be assimilated by microbes into necromass following crop straw amendment combined with nitrogen and phosphorus nutrients supply. 【Method】Using a ^{13}C -labelled rice straw, the 300-day incubation experiment study examined the pattern of microbial assimilating straw-derived C in necromass (indicated by ^{13}C -amino sugar dynamics) and its accumulation efficiency (CAE) as affected by nutrient supply levels. 【Result】The results showed that straw C could be transferred into microbial necromass rapidly as evidenced by the production of ^{13}C -labelled individual and total amino sugars. There were higher amounts of ^{13}C -amino sugars and CAE during the early stage of straw incubation (before 30 days), but a strong decline of total ^{13}C -amino sugars, especially bacterial necromass (decreased by 18%-28% across treatments) was observed during the middle and later stages. The effect of nutrient supply on microbial assimilation of straw C processes was highly time-dependent, that is, no significant effect in the early stage and significant inhibition in the later stage. Specifically, nutrient supply did not have pronounced effects on straw C incorporation into amino sugars but significantly decreased ^{13}C -amino sugars and CAE towards the end of incubation, suggesting an accelerated turnover of newly-formed amino sugars in treatments of straw combined with nitrogen and phosphorus supply. This might be related to potential changes of microbial strategies regarding nutrient acquisition and C allocation, highlighting the complex relationship between extraneous C and nutrient availability. Noteworthy, the total amino sugars (including ^{13}C -labelled and unlabeled) were higher in nutrient supply treatments despite lower amounts of ^{13}C -amino sugars, suggesting that crop straw addition with nutrient supply stimulated microbial transformation of native SOC components into necromass via microbial C pump mechanisms. 【Conclusion】This study highlights that straw input could stimulate microbial-derived C production and accumulation by accelerating microbial anabolisms via microbial C pump. The nutrient supply exerted an overall negative effect on the straw-derived microbial necromass accumulation in the long term, but stimulated native SOC-derived necromass contribution. It is suggested that the microbial necromass accumulation from newly added (fresh organic matter) and old soil carbon (inherent SOC) needs to be further investigated when evaluating the impacts of straw input on SOC formation and transformation. These findings advance the understanding of the mechanisms of microbial control over SOC formation and sequestration following extraneous organic matter input under varying nutrient conditions.

Key words: Straw input; Microbial assimilation processes; Isotope tracer techniques; Microbial necromass carbon; Soil organic carbon sequestration

稻田是我国典型农田生态系统, 在保障我国粮食安全中发挥着不可替代的作用^[1-2]。稻田生态系统碳循环对土壤固碳、缓解大气 CO_2 浓度升高过程具有重要意义^[3-4]。外源有机质输入(如秸秆还田), 是促进稻田土壤有机碳(SOC)积累的重要农田管理措施。水稻土具有独特的氧化-还原交替过程及由此诱发的特殊化学与生物化学过程, 使得稻田土壤碳的循环转化过程有别于旱地土壤^[5-6]。微生物在土壤有机碳形成与转化过程中扮演着重要角色, 微生物主导的 SOC 转化过程控制着土壤碳的输入-输出平衡及其截获与更新, 是土壤碳循环过程研究的核心内容^[7-8]。目前关于有机物质输入驱动稻田 SOC 形成的微生物介导机制尚缺乏深入认识。

近年来, 关于 SOC 形成和稳定机制的认知已从传统的腐殖质理论转向更加强调微生物在 SOC 形成和稳定过程中的调控作用^[9-10]。微生物对 SOC 积累的贡献主要体现在其同化代谢驱动的细胞残体连续迭代累积过程中^[11-12]。在同化过程中, 微生物将外源底物转化为细胞组分, 并通过生长、繁殖、衰老和死亡过程, 将代谢产物和死亡残体持续不断地积累在土壤中, 从而促进 SOC 的形成和积累^[11]。同时, 这些细胞残体可通过与土壤矿物相互作用形成有机无机复合体而稳定在土壤中^[13], 构

成稳定 SOC 库的重要组分。Liang 等^[11]将以上微生物过程形象地定义为土壤微生物碳泵 (Microbial carbon pump, MCP)。现有研究表明, 微生物残体通过碳泵机制在 SOC 的形成和稳定过程中发挥重要作用^[14-15]。例如, Liang 等^[16]基于 1996—2018 年微生物残体标识物-氨基糖数据, 估算了温带农田、草地和森林生态系统表层土壤微生物残体的数量及其对 SOC 库的贡献比例。结果表明, 微生物残体分别占农田和草地 SOC 的 55.6%和 61.8%。Wang 等^[17]利用全球尺度范围 986 个农田样点的微生物残体数据进行整合分析, 发现微生物通过 MCP 机制对 SOC 的贡献比例超过 50%。因此, 在研究外源有机物质输入后稻田 SOC 形成过程及其驱动机制时, 应将微生物通过同化合成代谢 (即碳泵机制) 驱动的外源碳向微生物残体碳的持续转化过程和效率纳入研究范畴^[18-19]。

外源有机物质 (如作物秸秆) 是 SOC 的重要来源之一, 输入后会直接或间接对土壤微生物群落组成和代谢活性等产生影响, 进而影响微生物残体的形成和积累动态^[20-21]。Zhou 等^[22]通过收集全球范围不同农田管理措施下土壤微生物残体碳的数据进行整合分析, 发现秸秆还田会显著增加土壤中真菌残体、细菌残体和总微生物残体, 但并未增加细菌残体碳对 SOC 的贡献, 表明秸秆还田主要通过增加真菌残体来促进 SOC 的封存。Yang 等^[23]研究发现, 总微生物残体碳占 SOC 的比例在秸秆添加后几乎无变化, 但秸秆添加显著增加了真菌和细菌残体的相对比例。相较于旱地生态系统^[24-25], 关于有机物质输入对稻田土壤微生物残体影响的研究相对较少。近年来, 随着对稻田土壤在固碳潜力方面认识的深入, 研究者开始逐渐关注有机物质输入对稻田土壤微生物残体积累方面的影响^[26-27]。根据 Chen 等^[26]在红壤丘陵区典型水稻土的研究结果, 长期施用作物秸秆和有机肥均会促进根际和非根际土壤微生物的生长速率, 从而增加微生物残体的积累。然而, 以往研究多聚焦于秸秆输入后微生物残体积累量的变化特征。仅从数量变化进行分析, 难以准确评估微生物对外源底物的利用或同化程度及同化过程中不同菌群的相对贡献, 进而限制了对有机物质输入驱动 SOC 形成和转化过程中微生物介导机制的深入认识。这方面问题的探究可通过将稳定同位素示踪技术和微生物残体标志物方法相结合来实现^[28]。指示微生物残体的标志物——氨基糖已得到了学术界的认可和广泛应用。氨基糖是微生物细胞壁的重要组分, 可作为微生物残体的标志物, 由于其具有来源上的异源性和较高的稳定性, 可用来指示真菌和细菌残体碳氮在土壤中的去向^[29]。目前有四种氨基糖可被标准化提取并量化, 包括氨基葡萄糖、氨基半乳糖、氨基甘露糖和胞壁酸^[30]。其中氨基葡萄糖和胞壁酸的微生物来源比较明确, 氨基葡萄糖主要来源于真菌, 胞壁酸唯一来源于细菌^[31-32]。因此, 以氨基糖为微生物残体标志物, 通过同位素示踪秸秆来源碳进入氨基糖的合成转化动态, 有助于从微生物同化代谢驱动细胞残体积累进而促进外源碳截获的视角, 深入认识秸秆输入驱动稻田 SOC 形成和积累的微生物贡献机制。

稻田土壤碳循环受土壤中氮、磷可利用性及其输入水平的影响^[2, 33]。氮磷元素的可利用性会对微生物群落结构、代谢活性和底物利用策略等产生影响, 进而影响微生物对外源有机碳的同化过程^[34-35]。氮磷添加能缓解微生物养分限制, 微生物无需投入大量碳合成胞外酶, 减少“无效呼吸”, 进而将更多吸收的碳分配至生物量生长^[35-36]。已有研究表明, 氮磷添加可通过改变微生物生物量、胞外酶活性和土壤理化性质等生物和非生物因子影响微生物残体的积累^[37-38]。稻田 SOC 的转化受氮磷供应水平的影响^[34], 高 C/N 比植物残体输入土壤后, 氮磷养分的添加有助于缓解养分限制, 进而促进植物残体碳的分解与转化, 提高微生物的碳源利用效率, 最终促进微生物来源碳向 SOC 库的输入^[35, 39]。因此, 探讨秸秆等外源有机物质输入对稻田土壤微生物残体积累及其对有机碳库贡献的影响时, 需要考虑氮磷养分的供应水平^[38, 40]。本研究将考虑氮磷耦合效应对微生物利用外源碳生成微生物残体数量和转化动态的影响。这方面问题的探讨有助于指导生产实践中通过调整营养元素计量比 (施肥) 来调控微生物转化外源碳向 SOC 库的输入与转化, 进而提高稻田生态系统的碳吸收和储存能力。

基于前期的研究结果: 秸秆输入能够显著促进稻田土壤微生物残体的积累总量, 且秸秆耦合氮磷添加有助于在较长时间尺度上促进真菌残体的积累^[37]。在此基础上, 本研究将进一步探明的问题是: 秸秆输入后微生物能在多大程度上同化利用秸秆碳并合成微生物残体, 以及氮磷添加对该转化过程的影响, 这方面信息的获取是实现通过调控微生物碳泵效率以提升外源有机物质的微生物同化

过程进而促进碳截获的重要理论前提。为此,本文利用微生物标识物结合稳定同位素示踪技术(气相色谱-同位素比例质谱联机技术),以 ^{13}C 标记水稻秸秆碳(98 atom%)进入氨基糖(微生物残体标识物)的合成转化过程为切入点,阐明秸秆输入耦合不同氮磷添加水平对微生物利用秸秆来源碳生成细胞残体(真菌和细菌)的数量和积累效率的影响。本研究的科学假设是氮磷添加对微生物同化秸秆过程有促进作用,表现为秸秆碳进入细胞残体碳的数量增加,相应地微生物残体碳累积效率也会有所提高。

1 材料与方法

1.1 样地信息和土壤采集

试验用土壤采自江西省南昌市进贤县(28°15'30" N, 116°20'24" E)江西省红壤研究所。试验所在地的气候属亚热带季风湿润气候,年平均气温为 18.1 °C,年平均降水量为 1 537 mm。试验地土壤类型为第四纪黏土母质发育而成的潴育型红壤性水稻土,土壤质地黏重(黏粒含量约为 400 g·kg⁻¹)。土壤有机质含量为 14.1 g·kg⁻¹,全氮 1.31 g·kg⁻¹,全磷 0.6 g·kg⁻¹,水解氮 102 mg·kg⁻¹,有效磷 26.9 mg·kg⁻¹,土壤 pH 5.29。供试土壤中氨基葡萄糖含量为 495 mg·kg⁻¹,胞壁酸 32 mg·kg⁻¹,氨基半乳糖 118 mg·kg⁻¹,氨基糖总量 645 mg·kg⁻¹。

土样采集于 2020 年秋季,在水稻收获后田面完全落干时进行。使用五点混合采样法采集表层土壤(0~15 cm),剔除可见根系和石砾等,过 2 mm 筛。处理好的土样自然风干后用于室内培养试验。

1.2 试验设计

室内培养试验设置 4 个处理,每个处理 3 次重复。具体包括:(1)未添加秸秆及氮磷的对照(CK);(2)仅 ^{13}C 秸秆添加(S);(3) ^{13}C 秸秆耦合低量氮磷添加(S+N₁P₁);(4) ^{13}C 秸秆耦合高量氮磷添加(S+N₂P₂)。其中 ^{13}C 水稻秸秆(标记丰度为 98 atom%),采购自剑桥同位素实验室(Cambridge Isotope Laboratories)。所有处理中秸秆的添加量为 10 g·kg⁻¹。添加的氮磷养分分别为硫酸铵((NH₄)₂SO₄)和磷酸二氢钾(KH₂PO₄),低量氮磷添加量分别为 41.6 mg·kg⁻¹(以 N 计,下同)和 10 mg·kg⁻¹(以 P 计,下同),高氮磷添加量分别为 125 mg·kg⁻¹和 30 mg·kg⁻¹。

具体培养步骤如下:称取 20 g 风干土于血清瓶中,调节土壤含水量为田间最大持水量的 60%,置于培养箱中恒温(25 °C)控湿避光条件下预培养一周。正式培养开始前,一次性加入外源底物,土壤湿度调至最大田间持水量的 70%,恒温控湿避光培养,每两天称重并补加去离子水,使水分含量波动范围小于 2%。培养周期为 300 d,培养期间定期采集气体样品,采用气相色谱仪(GC 7980B, Agilent Technologies, 美国)测定 CO₂ 日排放量,稳定同位素比例质谱仪(Delta V Advantage, Thermo Fisher, Waltham, MA, 美国)测定 $\delta^{13}\text{C}$ 值,并结合对应时间的线性插值计算不同处理下的 CO₂ 累积排放量。土壤样品分别在培养开始后的第 30 天(前期)、105 天(中期)、300 天(后期)时采集(破坏性取样),测定土壤酶活性、土壤氨基糖含量及其同位素富集比例。土壤其他指标(全氮含量、SOC 含量)测定方法详见卢孟雅等^[37]。

1.3 土壤氨基糖及其同位素富集比例的测定

土壤氨基糖含量测定采用 Zhang 和 Amelung^[30]醛糖腈乙酸酯衍生法。经过水解、纯化和衍生后,利用气相色谱仪(Agilent 7890 GC, Agilent Technologies, Santa Clara, CA, 美国)进行测定。根据内标法原理,通过单个氨基糖的峰面积计算分别获得氨基葡萄糖(GlcN)、氨基半乳糖(GalN)和胞壁酸(MurN)的含量,所有氨基糖加和即为总氨基糖含量(total ASs)。土壤氨基糖 ^{13}C 同位素富集比例利用气相色谱-同位素比例质谱联机测定^[41],质谱为带有电子轰击源和化学电离源的四极杆质谱仪(Finnigan trace, Thermo Electron Finnigan Co. Ltd., 美国),使用的色谱柱为 DB-5MS (60 mm × 0.25 mm × 0.25 mm)。

1.4 土壤胞外酶活性的测定

本研究选取碳获取酶 4 种（纤维素二糖水解酶、 β -1, 4-葡萄糖苷酶、 β -半乳糖苷酶和 β -木糖苷酶），氮获取酶 1 种（ β -1, 4-乙酰-葡萄糖胺糖苷酶），采用微孔板荧光法进行测定。具体如下：称取相当于 1 g 干土的新鲜土样与 40 mL 去离子水混合，随后在 $180 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 下振荡 40 min 后制成土壤均质悬浊液。取 200 μL 土壤悬液置于 96 孔微孔板中，与 50 μL 特定酶底物混合后在 25°C 黑暗条件下培养 4 h，然后加入 50 μL NaOH 终止反应，静置 1 min 后立即使用酶标仪（Synergy™ H1，BioTek Technologies，Vermont，美国）在波长 365 nm 和 450 nm 处检测荧光值。

1.5 数据处理

微生物残体碳累积效率（Carbon accumulation efficiency, CAE）的计算公式如下：

$$\text{CAE}/\% = \frac{\text{秸秆来源氨基糖态碳}}{\text{秸秆来源氨基糖态碳} + \text{秸秆来源 } \text{CO}_2 \text{ 碳累积量}} \times 100 \quad (1)$$

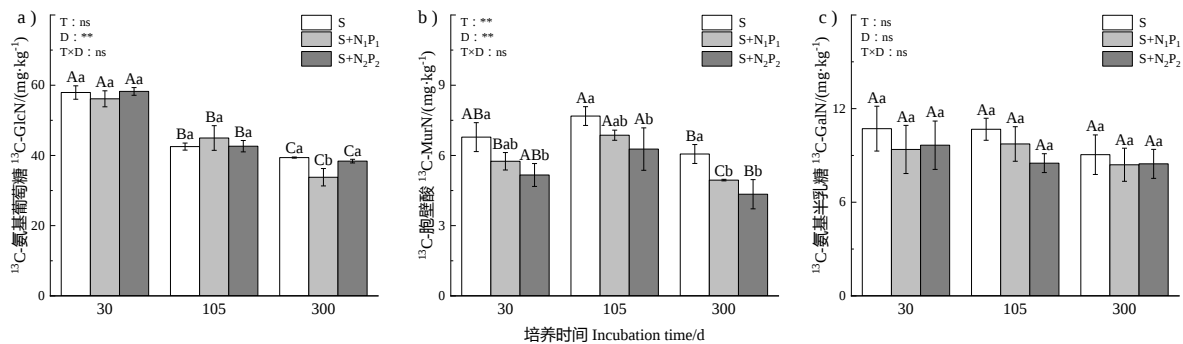
式中，秸秆来源 CO_2 累积量数值来自 Zhang 等^[42]。

利用 SPSS 25 和 R 4.2.2 进行数据分析，其中对处理和时间及两者交互作用进行双因素方差分析；对同一时间不同处理和同一处理下不同时间的数据进行单因素方差分析，显著性检验水平为 0.05。利用 Origin 2021 进行绘图，基于斯皮尔曼（Spearman）相关系数评价不同指标之间的相关性。

2 结果

2.1 秸秆碳进入不同种类氨基糖的时间动态

总体上，秸秆输入后微生物能够快速同化秸秆碳构建细胞组分，表现为培养前期 ^{13}C -标记的三种氨基糖（ ^{13}C -GlcN、 ^{13}C -GalN 和 ^{13}C -MurN）数量的快速增加，但 ^{13}C 在不同氨基糖之间的富集和转化动态明显不同（图 1）。在培养前期（0~30 d）， ^{13}C -GlcN 的含量变化范围为 $56.1 \sim 58.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ （占总 GlcN 的比例为 10.5% ~ 10.9%），随着培养时间延长， ^{13}C -GlcN 的含量显著降低，培养后期（105~300 d）降至 $33.8 \sim 39.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。不同处理间， ^{13}C -GlcN 含量在培养前期和中期无显著差异（ $P > 0.05$ ），培养后期，低量氮磷添加处理中 ^{13}C -GlcN 含量最低（ $P < 0.05$ ）。 ^{13}C -MurN 表现为对秸秆和氮磷养分添加的响应最为明显（图 1b）。在培养初期 ^{13}C -MurN 含量为 $5.2 \sim 6.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ，氮磷养分添加显著降低了 ^{13}C -MurN 的含量。S+N₁P₁ 和 S+N₂P₂ 处理土壤中 ^{13}C -MurN 含量分别低于单施秸秆 S 处理 15.2% 和 23.8%（ $P < 0.05$ ）。不同处理中 ^{13}C -MurN 在培养 105 d 时含量最高（ $6.3 \sim 7.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ），培养后期开始显著下降，S+N₁P₁ 和 S+N₂P₂ 处理下 ^{13}C -MurN 的降幅更大，培养结束时 S+N₁P₁ 和 S+N₂P₂ 处理中 ^{13}C -MurN 分别较 S 处理低 18.4% 和 28.3%（ $P < 0.05$ ）。秸秆来源 ^{13}C -GalN 的合成转化动态与 ^{13}C -GlcN 和 ^{13}C -MurN 均有所不同（图 1c），表现为整个培养期间无明显的时间变化差异，且各处理之间均无显著差异（ $P > 0.05$ ），其含量变化范围为 $8.4 \sim 10.7 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ，略高于 ^{13}C -MurN。



注：T：处理；D：天数；T×D：处理与天数的交互作用；S：单独秸秆添加；S+N₁P₁，秸秆耦合低量氮磷添加；S+N₂P₂，秸秆耦合高量氮磷添加。图中数据为平均值±标准差（n=3）。左上角为双因素方差分析结果，“*”为在 0.05 水平上显著，“**”为在 0.01

水平上显著, “ns” 为不显著。大写字母表示同一处理下不同培养时间的差异性 ($P < 0.05$), 小写字母表示同一时间内不同处理间的差异性 ($P < 0.05$)。下同。Note: D: days; T $\times$ D: interaction between treatment and days; S: Straw addition without nitrogen and phosphorus supply; S+N₁P₁: Straw addition with lower rate of nitrogen and phosphorus supply; S+N₂P₂: Straw addition with higher rate of nitrogen and phosphorus supply. Data are expressed as means $\pm$ standard deviation ($n=3$). The upper left corner shows the results of two-way ANOVA, “*” being significant at the 0.05 level, “**” is significant at the 0.01 level, and “ns” is not significant. Capital letters indicate the differences in growth time under the same treatment ($P < 0.05$), and lowercase letters indicate variability among treatments at the same time ($P < 0.05$). The same below.

图 1 培养期间不同处理中秸秆来源氨基糖的合成转化动态

Fig. 1 Dynamics of straw-derived amino sugars in different treatments during the incubation course

2.2 微生物同化秸秆碳合成氨基糖的总量及真菌与细菌的相对贡献比例

不同处理中秸秆来源氨基糖总量 (^{13}C -total ASs) 的变化范围为 $71.3 \sim 75.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 氮磷养分添加会显著影响秸秆来源氨基糖总量 (图 2a)。由于 GlcN 在数量上占有明显优势, 秸秆来源氨基糖总量的变化与 ^{13}C -GlcN 较为相似。培养初期 30 d 时, 不同氮磷添加处理中 ^{13}C -总氨基糖含量低于 S 处理, 且在 S+N₁P₁ 中达到显著水平 ($P < 0.05$)。随培养时间的延长, 各处理中 ^{13}C -氨基糖总量不断下降。培养 300 d 时其含量范围降低至 $47.1 \sim 54.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, S 和 S+N₂P₂ 处理之间无显著差异, S+N₁P₁ 处理下 ^{13}C -氨基糖总量下降最明显 ($P < 0.05$)。

秸秆来源氨基糖库中真菌与细菌残体的相对贡献用 ^{13}C -GlcN 与 ^{13}C -MurN 比值 (^{13}C -GlcN/ ^{13}C -MurN) 来表示。培养期间 ^{13}C -GlcN 与 ^{13}C -MurN 的比值变化范围为 $5.6 \sim 11.4$ (图 2b)。整体上, 培养前中期 (30~105 d) 各处理 ^{13}C -GlcN/ ^{13}C -MurN 均呈显著下降趋势, 在培养中后期 (105~300 d) ^{13}C -GlcN/ ^{13}C -MurN 在 S+N₂P₂ 处理中有明显回升。各处理间 ^{13}C -GlcN/ ^{13}C -MurN 在培养中期 (105 d) 差异不显著 ($P > 0.05$)。而在培养后期 S+N₂P₂ 处理中 ^{13}C -GlcN/ ^{13}C -MurN 比例显著高于 S 和 S+N₁P₁ 处理 ($P < 0.05$)。

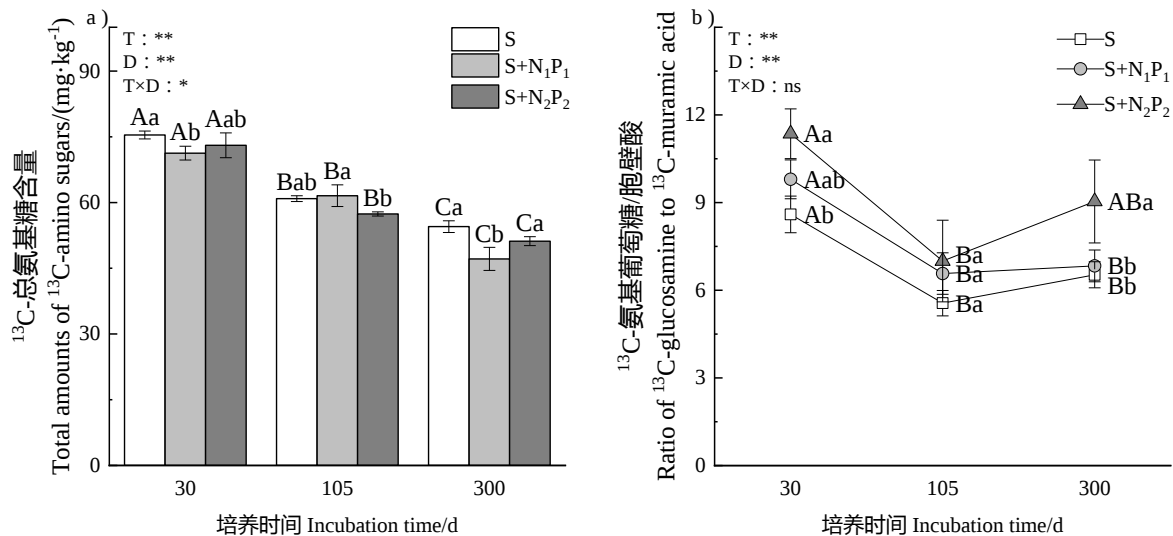


图 2 培养期间不同处理中秸秆来源氨基糖总量 (a) 与真细菌残体比值的动态变化 (b)

Fig. 2 Changes of straw-derived total aminos sugars (a) and ratio of ^{13}C -glucosamine to ^{13}C -muramic acid (b) in different treatments during the incubation course

2.3 微生物残体碳累积效率

为评估秸秆输入后微生物转化植物源碳进入残体的效率, 本研究计算了不同培养时期微生物残体碳累积效率 (CAE), 即一定培养周期内微生物同化秸秆碳生成细胞残体的数量 (^{13}C -total ASs) 与秸秆碳代谢 (^{13}C -total ASs 和 ^{13}C -CO₂ 之和) 的相对比值 (图 3)。结果表明, 培养初期各处理中 CAE 最大, 随着培养的进行 CAE 均显著降低 ($P < 0.05$)。各处理中微生物 CAE 在培养初期变化范围为

3.44%~3.62%，105 d 时 CAE 降至 2.54%~2.71%，培养结束时，微生物 CAE 降至 1.79%~2.10%。氮磷养分添加在培养初期和中期对 CAE 无显著影响，但在培养后期，S+N₁P₁ 处理和 S+N₂P₂ 处理中 CAE 分别较 S 处理低 14.4%和 10.4%，说明养分添加会在较长时间尺度上对微生物同化外源碳过程产生影响。

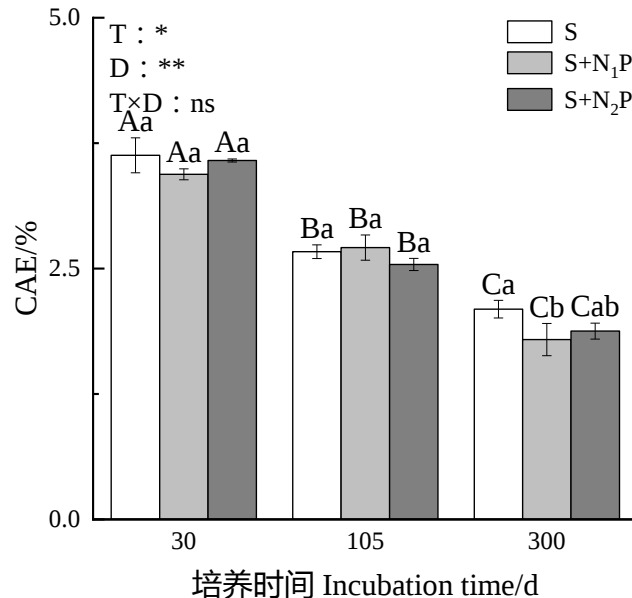


图 3 培养期间不同处理中微生物残体碳累积效率 (CAE) 的变化动态

Fig. 3 Variations of necromass carbon accumulation efficiency (CAE) values in different treatments during the incubation course

3 讨论

3.1 氮磷添加对秸秆来源碳进入微生物残体碳数量的影响

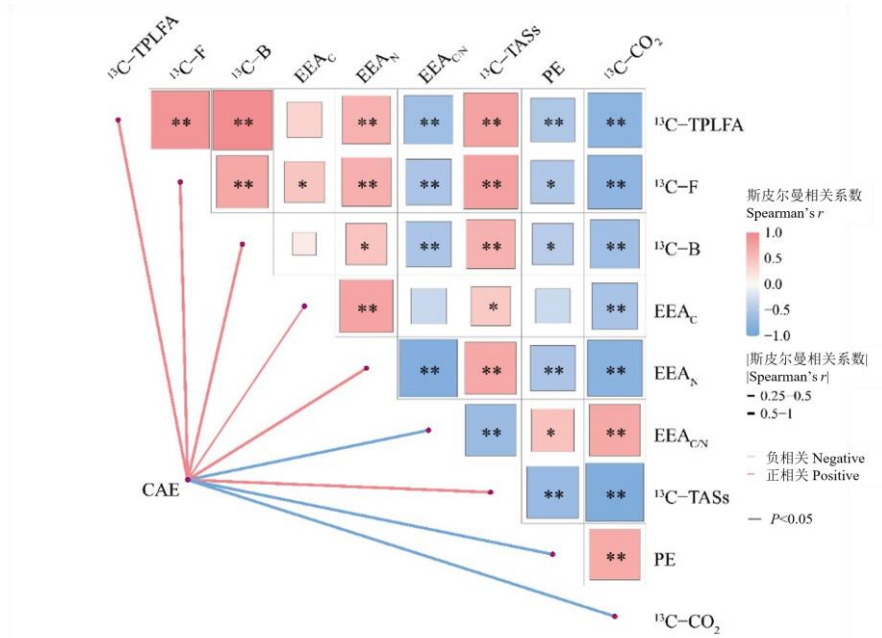
植物源碳向 SOC 的转化在很大程度上依赖于土壤微生物的转化过程^[11]。本研究结果表明，培养初期微生物同化秸秆碳的比例最高，秸秆来源碳合成氨基糖总量的比例占土壤总氨基糖库的 10% 左右 (图 1a)，这可能与秸秆降解初期，底物的可利用性较高使得微生物的生长代谢活跃，伴随较高的活体微生物生物量生成有关^[37]。¹³C-标记氨基糖的生成动态 (图 1) 清晰地证明了微生物通过碳泵机制驱动外源秸秆碳向微生物残体碳转化进而贡献于 SOC 的积累。作物秸秆降解初期较高的 ¹³C-标记微生物残体碳生成量 (图 2)，也支持了 Cotrufo 等^[13]提出的“微生物效率-基质稳定”模型的理论框架，即秸秆分解前期伴随着较多可利用底物的释放，微生物能进行快速同化，并不断以细胞残体形式积累，完成从植物活性碳到较为稳定的微生物残体碳的转化过程。但是随着培养时间延长，新合成的秸秆来源氨基糖总量逐渐下降，培养结束时，¹³C-氨基糖的贡献比例降至 7.7%~8.5% (图 2)。一方面，与秸秆降解后期活性底物的不断消耗而相对难降解底物逐渐富集有关^[43]，在这种情况下，微生物的同化代谢过程会有所减缓^[44]。另一方面，由于微生物残体具有较低的 C/N 比，在后期底物相对匮乏的条件下，新合成的残体物质会被微生物优先分解利用^[45]。该推测受到细菌来源 ¹³C-MurN 在培养后期显著下降的结果 (图 1b) 支持。已有研究表明：在养分相对缺乏的条件下细菌残体更容易发生分解矿化，在缓解养分限制方面发挥积极作用^[46]。而以几丁质形态存在的氨基葡萄糖在土壤中的稳定性较高，加之由于黑色素的保护使其分解性远低于胞壁酸聚合物^[31]。因此，培养期间，尤其是培养后期较高的 ¹³C-GlcN/¹³C-MurN 比值 (图 2b) 除了真菌在降解复杂底物过程中是优势微生物群体之外，也与真菌残体具有较高的相对稳定性有关。

秸秆输入后, 氮磷添加可能会通过缓解微生物的养分限制状态而促进微生物对外源碳的利用和转化, 被认为是调控秸秆碳在土壤中转化的关键因子^[40]。在氮磷匮乏的土壤中, 由于微生物需要投入大量同化碳合成氮磷获取酶, 以缓解养分限制, 导致呼吸消耗占比升高, 通常伴随较低的碳利用效率 (CUE) ^[35-36]。当有外源氮磷输入时, 微生物养分限制得到缓解, 可将更多碳分配至生物量生长, 使 CUE 显著增加^[39-40]。然而, 本研究结果表明, 秸秆来源微生物残体碳的积累数量并未随着氮磷添加水平的增加而增加, 培养结束时低量氮磷添加处理中微生物残体碳的积累量显著低于单加秸秆处理 (图 2a), 这与本研究的假设相反。推测该现象可能与微生物“碳分配”策略有关。低量氮磷虽缓解了部分养分限制, 但仍无法满足微生物“生长-残体合成”的双重需求。因而在低氮磷供应条件下, 有限的氮磷资源更倾向于被分配至“生长代谢优先”的途径, 这种情况下微生物更倾向于活体细胞的维持与增殖, 死亡比例降低^[42, 47]。值得注意的是, 培养中后期高量氮磷添加处理中秸秆来源微生物残体碳的数量也显著下降 (图 2a)。这可能与培养后期较高氮磷添加处理土壤中微生物仍有较高的代谢活性, 表现为此期较高的碳氮获取酶的酶活性和激发效应^[42], 而新合成的微生物残体尤其是细菌残体成为潜在可利用的底物, 被再次分解转化, 使其无法有效积累。以上结果表明, 随着培养的进行, 底物的碳氮磷等元素化学计量失衡, 微生物的养分利用策略和碳分配原则发生改变^[47]。该推论也受到本研究前期研究中土壤微生物群落变化特征结果的支持, 即培养后期微生物群落逐渐转向革兰氏阳性细菌和真菌为主体, 且养分添加处理中真菌转为优势群体的优势更明显^[37]。这种群落结构变化意味着在底物逐渐匮乏的秸秆降解后期, 微生物将投入更多的资源以合成胞外酶来获取碳源和养分。因此, 较高氮磷养分添加在初期促进了微生物以残体形式对秸秆来源碳的快速截获, 同时也加速了后期新合成残体的再分解矿化, 从而在一定程度上抵消了秸秆来源微生物残体碳在土壤中的积累及其对总残体库的贡献比例。此外, 研究发现较高的养分供应水平有利于真菌对秸秆碳的利用及其残体积累, 表现为 $^{13}\text{C}\text{-GlcN}$ 与 $^{13}\text{C}\text{-MurN}$ 的比值高于单施秸秆 (图 2b), 说明在复杂底物如作物秸秆存在条件下, 真菌分解和利用碳底物的能力大于细菌, 尤其在较长的培养时间尺度上。可见, 养分添加水平会改变秸秆来源碳在不同微生物群落中的分配及其死亡后在其残体中的积累强度。由于真菌、细菌残体的化学组成和相对稳定性不同, 该变化会直接或间接影响微生物源有机碳在土壤中的长期固持^[28, 48]。本研究的结果也强调在探究秸秆等复杂有机物料输入条件下需要较长的培养周期来明确氮磷养分的调控效应^[42]。

3.2 氮磷添加对秸秆来源微生物残体碳累积效率的影响

植物碳输入对土壤碳截获的长期影响取决于新碳固持与有机碳矿化之间的平衡。本研究计算了微生物碳累积效率 (CAE), 以评估微生物将秸秆碳转化为微生物残体碳的效率^[49-50]。在培养期间, 所有处理中土壤 CAE 均呈现随培养时间延长而显著下降的趋势 (图 3), 这意味着随着秸秆降解程度的加深, 秸秆来源微生物残体碳的合成/积累强度减弱, 相应地, 秸秆来源残体碳积累效率有所降低。结合此期较高的激发效应, 该结果说明培养后期微生物投入更多的碳用于分解代谢而非同化合成^[37]。与单加秸秆相比, 秸秆耦合氮磷添加对培养前期和中期微生物残体碳累积效率未产生显著影响, 但在培养后期显著降低了秸秆来源微生物残体碳的积累效率 (图 3)。这可能与随着秸秆分解程度加深及养分消耗, 微生物通过调整群落结构、代谢活性以及碳分配策略来适应环境变化有关, 进而改变了外源碳的同化强度及其效率, 体现出微生物对养分获取和环境变化适应的权衡生存策略^[47]。需要指出的是, 由于氨基糖仅是微生物细胞壁的组成部分, 仅代表了培养过程中微生物利用秸秆碳合成有机组分的一小部分, 因此, CAE 可能低估了微生物对外源碳的转化与固持能力^[50]。进一步将 CAE 与土壤主要生物因子进行了相关性分析 (图 4)。结果表明, CAE 与 ^{13}C -微生物生物量、 ^{13}C -氨基糖总量、碳和氮相关获取酶活性呈显著或极显著正相关。上述结果强调了微生物介导 SOC 的形成和积累与微生物同化代谢过程密切相关, 说明外源秸秆输入通过促进生物量的形成和周转从而促进残体的积累。与此同时, CAE 与激发效应、秸秆碳矿化和碳氮获取酶比值 (EEA_{CN}) 呈极显著负相关 ($P < 0.01$, 图 4), 进一步说明外源有机物质输入后微生物通过同化合成和异化分解两个相反的代谢过程参与和调控 SOC 的形成和周转过程, 二者的权衡关系最终会影响 SOC 动态。本研究结果表

明,氮磷添加通过调控微生物“生长-残体合成”的碳分配权衡,进而影响秸秆碳转化过程,为解析氮磷有效性与微生物碳分配策略的耦合关系提供了证据。研究结果对指导农田生态系统秸秆还田与氮磷施肥管理具有重要意义,即在农田土壤中,过度追求低量氮磷配施以促进秸秆分解,可能导致微生物残体碳库(稳定 SOC 库的重要组成)的积累被削弱。



注: ^{13}C -TPLFA: 秸秆来源总磷脂脂肪酸; ^{13}C -F: 秸秆来源真菌磷脂脂肪酸; ^{13}C -B: 秸秆来源细菌磷脂脂肪酸; ^{13}C -TASs: 秸秆来源总氨基糖; EEA_C : 碳获取酶; EEA_N : 氮获取酶; EEA_{CN} : 碳获取酶与氮获取酶的比值; PE: 激发效应; ^{13}C - CO_2 : 秸秆来源二氧化碳。斯皮尔曼 (Spearman) 相关程度利用不同的颜色和大小方框表示, 红色到蓝色的渐变表示相关性从正相关到负相关, 方框越大表示越相关。“*”为 0.05 水平上显著, “**”为 0.01 水平上显著。CAE 与各指标之间的连线表示相关关系, 蓝色表示负相关, 红色表示正相关, 实线表示在 0.05 水平上显著相关, 虚线表示相关性不显著。Note: ^{13}C -TPLFA: Straw-derived total PLFA; ^{13}C -F: Straw-derived fungal PLFA; ^{13}C -B: Straw-derived bacterial PLFA; ^{13}C -TASs: Straw-derived total microbial amino sugars; EEA_C : Carbon acquisition enzyme; EEA_N : Nitrogen acquisition enzyme; EEA_{CN} : Carbon acquisition enzyme to nitrogen acquisition enzyme ratio; PE: Priming effect; ^{13}C - CO_2 : Straw-derived CO_2 . The Spearman correlation degree is represented by boxes of different colors and sizes. The gradient from red to blue indicates the correlation from positive to negative, with larger boxes indicating stronger correlation. “*” indicates significance at the 0.05 level, and “**” indicates significance at the 0.01 level. The lines connecting CAE with factors represent correlations, with blue indicating negative correlation and red indicating positive correlation. Solid lines indicate significant correlations at the 0.05 level, while dashed lines indicate non-significant correlations.

图 4 微生物残体碳累积效率与各指标之间的相关性热图

Fig. 4 Heatmap of the correlation between microbial necromass accumulation efficiency with biotic and abiotic factors

3.3 土壤微生物残体碳积累对秸秆输入及氮磷添加响应的指示意义

本研究结果强调了秸秆输入条件下, 氮磷养分供应在短时间和长时间尺度上对微生物利用秸秆碳过程和效率会产生不同影响, 揭示了养分供应水平与秸秆碳的微生物转化过程之间的复杂性和时间特异性。值得注意的是, 尽管秸秆来源微生物残体碳的数量在养分添加处理中不同程度低于单加秸秆处理, 尤其是秸秆耦合低量氮磷处理中最为明显 (图 2), 但基于此前的研究结果, 添加养分处理的土壤中氨基糖总量较高^[37], 这说明微生物在同化利用外源秸秆碳的同时, 也通过微生物碳泵机制驱动了内源有机碳向微生物残体碳的转化, 使得土壤总微生物残体碳库维持较高水平。该结果表明秸秆输入后, 一方面可作为碳底物被微生物直接同化利用, 另一方面也作为微生物的能量与碳源, 能引起 SOC 矿化的同时又促进土壤有机质释放出的碳源或养分的微生物再利用。进一步, 本研究发

现氮磷添加有助于促进微生物碳泵驱动的土壤原有有机碳的转化,尤其在秸秆分解后期外源碳底物可利用性逐渐降低的情况(图3)。因此,在探讨秸秆输入配合养分添加对SOC库形成和积累的影响时,也要关注外源有机物质和养分输入对土壤原有有机碳组分的微生物转化和利用。从土壤有机质形成的能量角度而言,外源有机物料输入的新碳,可作为土壤微生物的“能源”来启动微生物对“老碳”的重新转化和利用,进而驱动原有有机碳的周转,使SOC库在来源和组成上发生变化,这方面问题在以往的研究中很大程度上被忽略了。类似地,Cai和Feng^[51]研究发现,当活性碳源(¹³C-标记葡萄糖)加入土壤后,新合成的微生物残体碳既有来自¹³C-标记的外源碳,也有较大一部分来自土壤原有有机碳的贡献。因此,在评价外源有机物质输入对微生物介导SOC形成和周转的相关研究中,在考虑外源碳的微生物同化效率的同时,也要考虑对微生物驱动原有有机碳的同化利用效率。本质上,微生物对秸秆输入和养分添加的响应,与底物和微生物群落自身化学计量之间不平衡以及微生物通过生理和群落特性去适应养分环境的改变有关^[47]。由于本研究主要关注氮磷耦合对秸秆碳转化过程的影响,缺少单独添加氮或磷的单因子处理,使得无法对氮磷元素各自对微生物介导外源碳转化过程进行解耦分析。未来研究中将考虑通过设置单独氮、单独磷和氮磷同时添加的处理,并结合氮(¹⁵N)和磷(³²P)同位素与¹³C多重标记底物方法,通过追踪标记同位素在微生物细胞组分中的富集比例,明确氮、磷各自及二者耦合对微生物残体碳转化的调控方向和强度,进而从微生物营养限制和计量比调控机制层面,深入探究外源有机物质耦合氮磷养分供给驱动稻田土壤有机碳形成和转化的微生物介导机制。

4 结论

微生物能快速同化利用秸秆碳进入微生物残体碳库,表现为培养前期秸秆来源残体碳的合成数量(以¹³C-氨基糖指示)和累积效率均较高,随着培养的进行,新合成的微生物残体碳的数量显著降低,细菌残体碳的降幅最大,使得真菌残体碳的相对贡献比例增加。氮磷养分添加对秸秆碳的微生物利用转化过程及其残体碳累积效率在不同培养时期的影响效应不同。总体上,氮磷添加在培养前期和中期未显著改变微生物同化碳生成残体碳的数量,而在培养后期表现出一定的负效应,这与后期微生物残体的快速分解转化密切相关,同时使残体碳累积效率显著降低。以上结果表明,氮磷养分添加是调控微生物同化利用秸秆碳过程的关键因子,并具有一定的时间依赖性及复杂性。值得注意的是,经过300 d培养后,尽管¹³C-氨基糖的数量在养分添加处理中较低,但考虑到此期土壤中总氨基糖含量高于单独添加秸秆处理,说明秸秆耦合养分添加下微生物同化利用秸秆碳的同时,也通过碳泵机制驱动了内源SOC向微生物残体碳的转化,这方面问题在以往的研究中很大程度上被忽略了。因此,建议未来研究中在探讨复杂有机物质(如作物秸秆)输入驱动SOC形成和周转的微生物介导机制时,需要同时考虑“新碳”(新输入有机物质)和“老碳”(原有SOC)的微生物同化过程和效率。

参考文献(References)

- [1] Pan G X, Li L Q, Wu L S, et al. Storage and sequestration potential of topsoil organic carbon in China's paddy soils[J]. *Global Change Biology*, 2004, 10(1): 79-92.
- [2] Wu J S, Ge T D, Hu Y J. A review on the coupling of bio-geochemical process for key elements and microbial regulation mechanisms in paddy rice ecosystems[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(20): 6626-6634. [吴金水, 葛体达, 胡亚军. 稻田土壤关键元素的生物地球化学耦合过程及其微生物调控机制[J]. *生态学报*, 2015, 35(20): 6626-6634.]
- [3] Yan X, Zhou H, Zhu Q H, et al. Carbon sequestration efficiency in paddy soil and upland soil under long-term fertilization in Southern China[J]. *Soil and Tillage Research*, 2013, 130: 42-51.
- [4] Yu G R. *Global change, carbon cycle and storage in terrestrial ecosystem*[M]. Beijing: China Meteorological Press, 2003. [于贵瑞. 全球变化与陆

地生态系统碳循环和碳蓄积[M]. 北京: 气象出版社, 2003.]

- [5] Chen X B, Hu Y J, Xia Y H, et al. Contrasting pathways of carbon sequestration in paddy and upland soils[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(11): 2478-2490.
- [6] Li B Z, Zhou P, Li Y H, et al. Progress on the mechanism of sustainable carbon sequestration in subtropical paddy soils[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2022, 41(6): 71-78. [李宝珍, 周萍, 李宇虹, 等. 亚热带稻田土壤持续固碳机制研究进展[J]. *华中农业大学学报*, 2022, 41(6): 71-78.]
- [7] Lal R. Societal value of soil carbon[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2014, 69(6): 186A-192A.
- [8] Kästner M, Miltner A. SOM and microbes—What is left from microbial life// Garcia C, Nannipieri P, Hernandez T. The future of soil carbon[M]. San Diego, USA: Academic Press, 2018: 125-163.
- [9] Shao P S, Xie H T, Bao X L, et al. Variation of microbial residues during forest secondary succession in topsoil and subsoil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58(4): 1050-1059. [邵鹏帅, 解宏图, 鲍雪莲, 等. 森林次生演替过程中有机质层和矿质层土壤微生物残体的变化[J]. *土壤学报*, 2021, 58(4): 1050-1059.]
- [10] Zhu X F, Kong W D, Huang Y M, et al. Soil microbial carbon pump conceptual framework 2.0[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(1): 102-110.[朱雪峰, 孔维栋, 黄懿梅, 等. 土壤微生物碳泵概念体系 2.0[J]. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 102-110.]
- [11] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage[J]. *Nature Microbiology*, 2017, 2(8): 17105.
- [12] Kästner M, Miltner A, Thiele-Bruhn S, et al. Microbial necromass in soils—Linking microbes to soil processes and carbon turnover[J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2021, 9: 756378.
- [13] Cotrufo M F, Wallenstein M D, Boot C M, et al. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter?[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 988-995.
- [14] Buckeridge K M, Creamer C, Whitaker J. Deconstructing the microbial necromass continuum to inform soil carbon sequestration[J]. *Functional Ecology*, 2022, 36(6): 1396-1410.
- [15] Zhang B, Chen Q, Ding X L, et al. Research progress on accumulation, turnover and stabilization of microbial residues in soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(6): 1479-1491. [张彬, 陈奇, 丁雪丽, 等. 微生物残体在土壤中的积累转化过程与稳定机理研究进展[J]. *土壤学报*, 2022, 59(6): 1479-1491.]
- [16] Liang C, Amelung W, Lehmann J, et al. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter[J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(11): 3578-3590.
- [17] Wang B R, An S S, Liang C, et al. Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2021, 162: 108422.
- [18] Feng X J, Wang S M. Plant influences on soil microbial carbon pump efficiency[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(14): 3854-3856.
- [19] Liang C. Soil microbial carbon pump: Mechanism and appraisal[J]. *Soil Ecology Letters*, 2020, 2(4): 241-254.
- [20] Struicker J, Joergensen R G. Microorganisms and their substrate utilization patterns in topsoil and subsoil layers of two silt loams, differing in soil organic C accumulation due to colluvial processes[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 91: 310-317.
- [21] Peltre C, Gregorich E G, Bruun S, et al. Repeated application of organic waste affects soil organic matter composition: Evidence from thermal analysis, FTIR-PAS, amino sugars and lignin biomarkers[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 104: 117-127.
- [22] 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.
- [23] Yang Y L, Xie H T, Mao Z, et al. Fungi determine increased soil organic carbon more than bacteria through their necromass inputs in conservation tillage croplands[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2022, 167: 108587.
- [24] Ding X L, Liang C, Zhang B, et al. Higher rates of manure application lead to greater accumulation of both fungal and bacterial residues in macroaggregates of a clay soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 84: 137-146.
- [25] Ye G P, Lin Y X, Kuzyakov Y, et al. Manure over crop residues increases soil organic matter but decreases microbial necromass relative contribution in upland Ultisols: Results of a 27-year field experiment[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 134: 15-24.

- [26] Chen X B, Xia Y H, Rui Y C, et al. Microbial carbon use efficiency, biomass turnover, and necromass accumulation in paddy soil depending on fertilization[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 292: 106816.
- [27] Duan X, Gunina A, Rui Y C, et al. Contrasting processes of microbial anabolism and necromass formation between upland and paddy soils across regional scales[J]. *Catena*, 2024, 239: 107902.
- [28] Ding X L, Ling N, Zhang W, et al. Distinct carbon incorporation from ^{13}C -labelled rice straw into microbial amino sugars in soils applied with manure versus mineral fertilizer[J]. *Geoderma*, 2023, 436: 116537.
- [29] Amelung W, Brodowski S, Sandhage-Hofmann A, et al. Combining biomarker with stable isotope analyses for assessing the transformation and turnover of soil organic matter//Donald L S. *Advances in agronomy*[M]. London: Elsevier, 2008: 155-250.
- [30] Zhang X D, Amelung W. Gas chromatographic determination of muramic acid, glucosamine, mannosamine, and galactosamine in soils[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1996, 28(9): 1201-1206.
- [31] Amelung W, Miltner A, Zhang X, et al. Fate of microbial residues during litter decomposition as affected by minerals[J]. *Soil Science*, 2001, 166(9): 598-606.
- [32] Joergensen R G. Amino sugars as specific indices for fungal and bacterial residues in soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(5): 559-568.
- [33] Ge T D, Li B Z, Zhu Z K, et al. Rice rhizodeposition and its utilization by microbial groups depends on N fertilization[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53(1): 37-48.
- [34] Tang Z Z, Zhu Z K, Shen B J, et al. Effect of stoichiometric ratio of soil nutrients on mineralization and priming effect of glucose in paddy soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2017, 54(1): 246-254. [汤珍珠, 祝贞科, 沈冰洁, 等. 养分化学计量比对稻田土壤葡萄糖矿化及其激发效应的影响[J]. *土壤学报*, 2017, 54(1): 246-254.]
- [35] Khan K S, Mack R, Castillo X, et al. Microbial biomass, fungal and bacterial residues, and their relationships to the soil organic matter C/N/P/S ratios[J]. *Geoderma*, 2016, 271: 115-123.
- [36] Zhu Z K, Xiao M L, Wei L, et al. Key biogeochemical processes of carbon sequestration in paddy soil and its countermeasures for carbon neutrality[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2022, 30(4): 592-602. [祝贞科, 肖谋良, 魏亮, 等. 稻田土壤固碳关键过程的生物地球化学机制及其碳中和对策[J]. *中国生态农业学报*, 2022, 30(4): 592-602.]
- [37] Lu M Y, Wang Z Q, Zhang K, et al. Effect of nitrogen and phosphorus addition after straw input on the microbial community structure and the accumulation of necromass in paddy soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2025, 62(6): 1850-1861. [卢孟雅, 王智权, 张昆, 等. 氮磷对秸秆输入下稻田土壤微生物群落及其残体的影响[J]. *土壤学报*, 2025, 62(6): 1850-1861.]
- [38] Li Y F, Shi B W, Yang Z Y, et al. Effects of short-term and long-term nitrogen and phosphorus additions on microbial necromass accumulation coefficients in meadow soils of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2025, 62(3): 893-904. [李一凡, 石碧婉, 杨志颖, 等. 短期和长期氮磷添加对青藏高原草甸土壤微生物残体积累系数的影响[J]. *土壤学报*, 2025, 62(3): 893-904.]
- [39] Fang Y Y, Singh B P, Cowie A, et al. Balancing nutrient stoichiometry facilitates the fate of wheat residue-carbon in physically defined soil organic matter fractions[J]. *Geoderma*, 2019, 354: 113883.
- [40] Ma T, Gao W J, Shi B W, et al. Effects of short- and long-term nutrient addition on microbial carbon use efficiency and carbon accumulation efficiency in the Tibetan alpine grassland[J]. *Soil and Tillage Research*, 2023, 229: 105657.
- [41] He H B, Li X B, Zhang W, et al. Differentiating the dynamics of native and newly immobilized amino sugars in soil frequently amended with inorganic nitrogen and glucose[J]. *European Journal of Soil Science*, 2011, 62(1): 144-151.
- [42] Zhang Y X, Lu M Y, Wang Z Q, et al. Nutrient supply enhances positive priming of soil organic C under straw amendment and accelerates the incorporation of straw-derived C into organic C pool in paddy soils[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2024, 123: 103695.
- [43] Soares M, Rousk J. Microbial growth and carbon use efficiency in soil: Links to fungal-bacterial dominance, SOC-quality and stoichiometry[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 131: 195-205.
- [44] Gunina A, Kuzyakov Y. From energy to (soil organic) matter[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(7): 2169-2182.
- [45] Kaiser C, Franklin O, Dieckmann U, et al. Microbial community dynamics alleviate stoichiometric constraints during litter decay[J]. *Ecology Letters*, 2014, 17(6): 680-690.
- [46] He H B, Zhang W, Zhang X D, et al. Temporal responses of soil microorganisms to substrate addition as indicated by amino sugar differentiation[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2011, 43(6): 1155-1161.

- [47] Zhu Z K, Fang Y Y, Liang Y Q, et al. Stoichiometric regulation of priming effects and soil carbon balance by microbial life strategies[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2022, 169: 108669.
- [48] Buckeridge K M, Mason K E, McNamara N P, et al. Environmental and microbial controls on microbial necromass recycling, an important precursor for soil carbon stabilization[J]. Communications Earth & Environment, 2020, 1: 36.
- [49] Cai Y, Ma T, Wang Y Y, et al. Assessing the accumulation efficiency of various microbial carbon components in soils of different minerals[J]. Geoderma, 2022, 407: 115562.
- [50] Jia J, Feng X J, He J S, et al. Comparing microbial carbon sequestration and priming in the subsoil versus topsoil of a Qinghai-Tibetan alpine grassland[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2017, 104: 141-151.
- [51] Cai Y, Feng X J. Substrate and community regulations on microbial necromass accumulation from newly added and native soil carbon[J]. Biology and Fertility of Soils, 2023, 59(7): 763-775.

（责任编辑：陈荣府）