

DOI: 10.5846/stxb202112243643

杨阳, 刘良旭, 张萍萍, 吴凡, 周媛媛, 宋怡, 王云强, 安韶山. 黄土高原土壤水分-有机碳-微生物耦合作用研究进展. 生态学报, 2023, 43(4): 1714-1725.
Yang Y, Liu L X, Zhang P P, Wu F, Zhou Y Y, Song Y, Wang Y Q, An S S. Advances in soil moisture-carbon-microbe coupling on the Loess Plateau, China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(4): 1714-1725.

黄土高原土壤水分-有机碳-微生物耦合作用研究进展

杨 阳^{1,2,3}, 刘良旭^{1,4}, 张萍萍^{1,2,3}, 吴 凡^{1,2,3}, 周媛媛^{1,2,3}, 宋 怡^{1,2,3}, 王云强^{1,2,3,*},
安韶山⁵

1 中国科学院地球环境研究所 黄土与第四纪地质国家重点实验室, 西安 710061

2 中国科学院 第四纪科学与全球变化卓越创新中心, 西安 710061

3 陕西黄土高原地球关键带国家野外科学观测研究站, 西安 710061

4 中国科学院西北生态环境资源研究院 乌拉特荒漠草原研究站, 兰州 730000

5 西北农林科技大学 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要: 黄土高原植被恢复后土壤水分、有机碳和微生物群落发生了非同步性演变。土壤微生物是各种生命活动的载体, 在土壤水-碳耦合过程中参与了一系列的氧化与还原反应, 因此, 土壤微生物在水-碳耦合关键过程中起着重要的调节作用, 三者存在着密切的耦合关系。尽管关于植被恢复后土壤水分和有机碳变化的研究已开展较多, 但是由于土壤微生物活动和群落结构复杂性和易变性, 这给土壤微生物介导的水-碳耦合研究带来了相当大的困难。迄今为止, 黄土高原植被恢复后土壤水、碳、微生物三者之间的耦合关系缺乏总体性的融合, 大多数研究只能假设各个生物化学过程是相对独立的, 对土壤水、碳、微生物耦合的认知仍存在局限性。由此, 首先对黄土高原植被恢复进程、土壤水分过程和有机碳变化分别进行了综述, 结合已有的理论和证据进一步概括了黄土高原土壤有机碳、微生物群落对降水格局的响应。最后整合植被、土壤和微生物界面等关键生态过程, 总结了黄土高原土壤水-碳-微生物耦合界面过程, 采用 HYDRUS-2D 模型(水文过程模型)和 ORCHIDEE 模型(生态系统碳模型), 并融入土壤微生物种群生长动态, 基于稳定碳、水同位素技术和 DNA 探针技术, 初步构建了黄土高原土壤水-碳-微生物耦合模型框架, 有利于实现土壤水、碳、微生物各界面调控过程的准确模拟与精确刻画, 为黄土高原植被恢复过程中生态环境的可持续发展及其对气候变化的应对模式提供科学理论支撑。

关键词: 黄土高原; 水碳耦合; 微生物群落; 界面过程; 模型模拟

Advances in soil moisture-carbon-microbe coupling on the Loess Plateau, China

YANG Yang^{1,2,3}, LIU Liangxu^{1,4}, ZHANG Pingping^{1,2,3}, WU Fan^{1,2,3}, ZHOU Yuanyuan^{1,2,3}, SONG Yi^{1,2,3},
WANG Yunqiang^{1,2,3,*}, AN Shaoshan⁵

1 State Key Laboratory of Loess and Quaternary Geology, Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Sciences, Xi'an 710061, China

2 CAS Center for Excellence in Quaternary Science and Global Change, Xi'an 710061, China

3 National Observation and Research Station of Earth Critical Zone and Terrestrial Surface Flux on the Loess Plateau, Xi'an 710061, China

4 Urat Desert-grassland Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Science, Lanzhou 730000, China

5 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

Abstract: Soil organic carbon, soil water and microbial community changed asynchronously under vegetation restoration on the Loess Plateau. Soil microbial community was the carrier of various life activities and mediated carbon-water coupling

基金项目: 国家自然科学基金青年项目(42107282); 黄土与第四纪地质国家重点实验室开放基金(SKLLQG1915); 黄土第四纪地质国家重点实验室培育项目(SKLLQGPY2004); 陕西省自然科学基金面上项目(2021JM-213)

收稿日期: 2021-12-24; **网络出版日期:** 2022-10-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangyq@ieecas.cn

process. By the process of oxidation and reduction reaction, the soil microbial community played a key role in regulating water/carbon coupling. Although numerous studies have been studied soil organic carbon and water content induced by vegetation restoration, due to the variability and complexity of the association between soil microbial activity and community structure, the study of soil microbial community mediated water-carbon coupling has largely unknown. So far, the couplings among soil water, carbon and microbial community after vegetation restoration on the Loess Plateau still lacks overall integration. Most of studies only assumed that each biochemical process was relatively independent, which made our cognition of the couplings of water, carbon and microbial had great limitations. In this review, the vegetation restoration process and soil organic carbon change on the Loess Plateau were reviewed, and the responses of soil organic carbon and microbial community to precipitation patterns were summarized based on the existing theories and evidence. Finally, by integrating key ecological processes such as atmospheric, vegetation, soil and microbial interfaces, a soil water-carbon-microbial coupling framework was constructed and integrated into ORCHIDEE (ecosystem carbon model) and HYDRUS-2D (hydrological process model). Based on stable carbon and water isotope technology and DNA probe technology, the coupling model of soil water-carbon-microorganism on the Loess Plateau was preliminarily constructed, which would help to cope with global extreme climate change and realize the sustainable development of the Loess Plateau.

Key Words: Loess Plateau; water-carbon coupling; microbial community; interfacial process; model simulation

2018 年《联合国气候变化框架公约》报告中指出,地球气候系统正在经历变暖,全球地表平均温度在 1880—2012 年期间升高了 0.85°C ($0.65\text{—}1.06^{\circ}\text{C}$)^[1-3]。第六次 IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 报道,21 世纪初,全球降水格局波动明显^[4],在全球变暖和降水年际变化的双重影响下,未来全球降水将超出预判,由此引发一系列的极端降水和干旱事件,这将影响陆地植被生长、土壤有机碳固定以及微生物群落演变等过程,进而影响着整个生态系统的物质循环过程。

黄土高原作为我国“一带一路”建设的倡议地、西部大开发的主战场、国家能源重化工基地聚集地;在面向国家生态文明建设、区域协调发展、黄河流域高质量发展和“双碳战略”等一系列重大国家战略下,黄土高原显示出重要的西部生态屏障作用^[5-6]。近年来,黄土高原气候变暖趋势极为显著,年均气温明显上升,平均增速为 $0.033^{\circ}\text{C}/\text{a}$,即近 40 年气温约上升 1.32°C ,远高于全球 ($0.013^{\circ}\text{C}/\text{a}$) 和中国 ($0.022^{\circ}\text{C}/\text{a}$) 的平均增速^[7-9];20 世纪 50 年代以来,黄土高原降水格局发生了明显变化,特别是极端降水和干旱事件频发,各圈层系统交互作用的过程、机理、效应及风险复杂程度在人类活动的影响下是始料未及的,最为显著的是生态系统中水、碳、微生物群落等发生非同步的时空转变^[10-13]。这导致黄土高原植被-水分承载力及其耦合过程表现出极大的不确定性,增加了对该区碳-水-微生物耦合理解的偏差^[5-6];因此黄土高原植被恢复中需要解决的主要矛盾是土壤水分承载力与固碳、微生物群落与水分的反馈调节、微生物群落与固碳之间的协同,以及三者之间的融合交互作用。

1 黄土高原降水格局与植被恢复概述

土壤水是陆地生态系统重要的资源,影响着植物生长、土壤碳循环及微生物代谢等过程^[14]。图 1 分别基于大气、植被、土壤,从水分的界面发生过程总结了陆地生态系统降水格局与水文循环过程。黄土高原 72 个气象站近 70 年的数据分析显示(图 2),1950—2000 年,黄土高原降水呈逐渐降低趋势;2000 年以来,黄土高原大部降水量呈增加趋势,平均每年增加 $3\text{—}10\text{ mm}$ ^[6];从东南到西北年降水量在逐渐减少,且降水量 200 mm、400 mm 和 600 mm 等值线不断南移。黄土高原多年来气候干旱,年降雨量少,旱灾频繁(干旱频率达 66%),蒸发量数倍于降水量,地形破碎,土质疏松,水资源利用低^[15-17];其中土壤水分的主要来源是大气降水,大部分降水以入渗的形式形成“土壤水库”^[18-20],在此过程土壤水分收入和水分支出处于动态平衡中^[21-22]。由于地下水埋藏深入,该区域的大气降水、灌溉用水、毛管上升水量、水汽凝结水量成为土壤水主要

的收入项^[23–25];植被冠层截留、蒸散耗水、表土蒸发、地面径流以及深层渗透是土壤水的主要支出项^[26]。

新中国成立以来,随着人口爆发式增长,黄土高原过度放牧、滥砍滥伐、毁林开荒等日益加重,导致自然林草植被越来越稀少,大量的陡坡耕地失去防护作用,发生了严重的水土流失^[28],这也造成了资源枯竭,农业生态环境进一步恶化,形成了“破坏-环境恶化-贫穷-再破坏”的循环模式^[29–30]。随着我国西部大开发和“一带一路”倡议的提出,以退耕还林(草)为核心的生态工程在黄土高原大力推进,对控制该区的水土流失,减缓土地退化,改善生态环境起到了积极作用^[28, 31]。在退耕还林(草)工程实施之前,黄土高原植被恢复与建设开展了近 50 年的探索,但整体效果并不佳,主要是因为没有遵循自然恢复及演替规律,仅片面追求高的经济收益,大部分地区的植被恢复工程以失败告终,如 20 世纪 50 到 70 年代的“山顶戴帽子”^[1–2];80 年代初期,人工种植红豆草,飞播沙打旺,三年内长势喜人,五年后逐渐衰亡^[32];90 年代中期以来发展的大面积果园,也已普

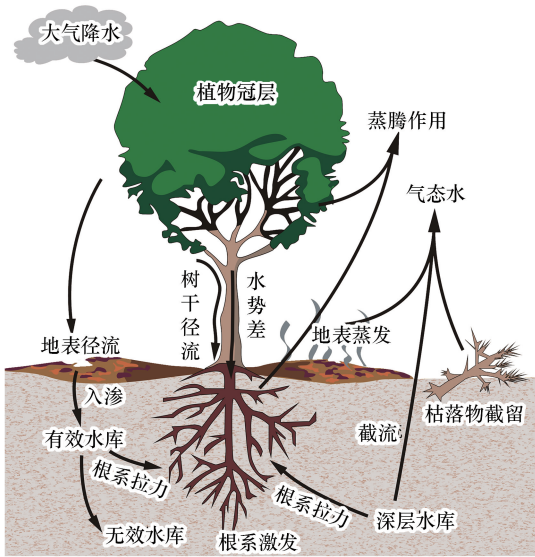


图 1 陆地生态系统大气、植被、土壤水分循环示意图
Fig.1 Schematic diagram of atmospheric, vegetation and soil water cycle in terrestrial ecosystem

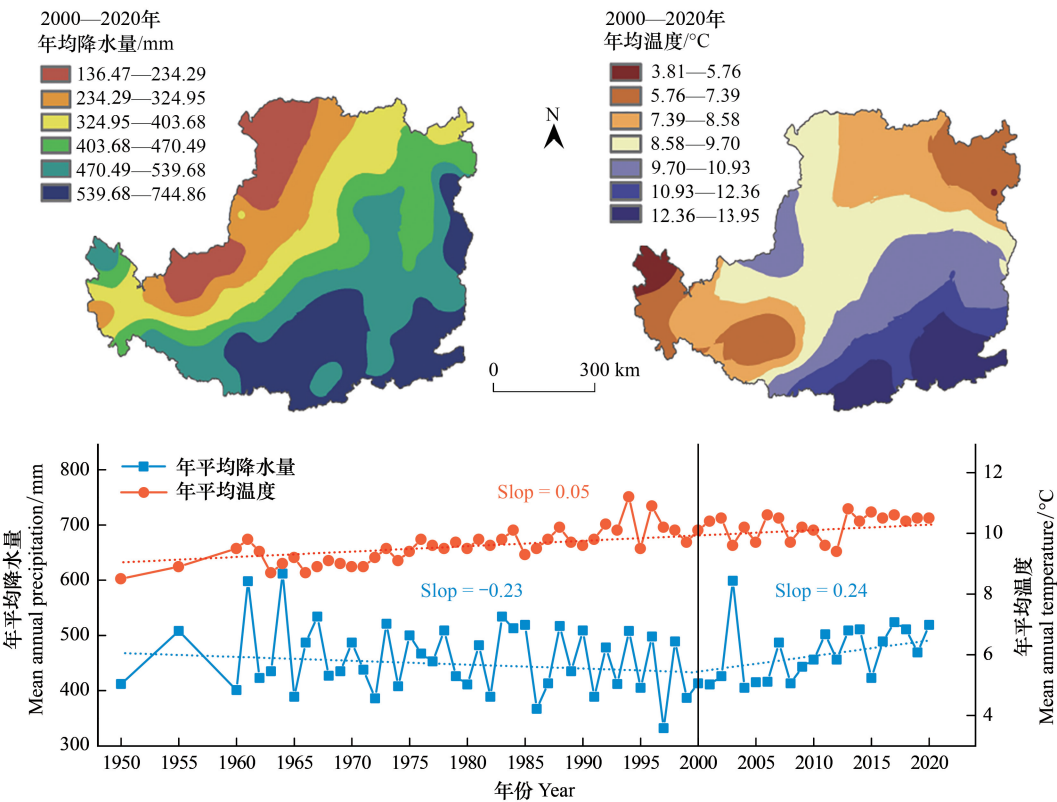


图 2 黄土高原 2000—2020 年平均降雨量分布图和平均温度分布图;黄土高原 1950—2020 年平均降雨量和年平均温度统计图^[27]
Fig.2 Distribution of mean rainfall and temperature on the Loess Plateau from 2000 to 2020; Statistical map of mean rainfall and temperature on the Loess Plateau from 1950 to 2020^[27]

遍出现土壤干层化;大力推展的三北防护林也出现了明显的退化现象^[33—34]。

为改善黄土高原日益恶化的生态环境,自 20 世纪 80 年代,我国开始实施退耕还林(草)工程,坚持绿色、生态优先,始终贯彻“绿水青山就是金山银山”的发展理念^[28, 31];1999 年以来,该区植被覆盖总体状况明显好转,呈现出明显的区域性增加趋势,随着植被的快速恢复,植被群落发生正向演替,土壤有机质含量随着凋落物的不断积累、分解而显著增加^[29, 35],这反过来又促进植被的生长^[27],这对整个生态系统碳循环及土壤固碳产生积极而深远影响^[5—6, 35—40]。2016 年,黄土高原在全国生态环境质量评估中被称为土壤保持重要区域^[1—2]。根据统计分析:1982—2020 年期间,黄土高原归一化植被指数(NDVI)整体呈弱上升趋势,而 NDVI 变化的转折点是 1999 年,此后 NDVI 上升速度加快,整体上由东南向西北呈现递减趋势^[27]。

2 黄土高原土壤有机碳研究进展

在降雨量较低的黄土高原北部(<450 mm),草地表现出较高的土壤固碳速率,因此该地区农田退耕后适合还草^[41];在黄土高原中部地区(450—550 mm),草地和乔木林表现出比灌木林较高的土壤固碳速率;而在黄土高原南部(>550 mm),虽然灌木林的固碳量低于乔木林,但平均土壤固碳速率与乔木林接近,而且灌木林比草地具有较持久的固碳能力^[36]。也有研究表明:相比耕地转化成草地,耕地转化成林地能够积累更多的有机碳,因为退耕还林后凋落物和细根可以向土壤输入更多的碳^[42]。当农田转化为自然植被后,由于自然植被有机碳的周转速率很慢,所以有机碳在很长一段时间进行积累。通过控制水土流失,增加有机质输入,减少风蚀和降低微生物分解可以增加土壤有机碳储量^[43—44]。坡耕地撂荒后,一般认为撂荒初期土壤有机碳增长较缓慢,之后则快速提高^[36];Hu 等^[45]分析了不同恢复模式下有机碳含量及储量变化特征,并评估环境驱动因子,结果显示,短期内自然恢复比人工恢复更有利于土壤有机碳固持;最近,Chen 等^[46—47]系统分析了大规模植被恢复以来中国陆地生态系统植被固碳的时空变化特征,并且采用机器学习、控制变量等归因分解方法识别人类干扰对生态系统植被固碳的影响特征,量化了 2000 年以来气候变化和人类活动(包括生态恢复、农田扩张和城市化等)对中国植被碳吸收的贡献及其路径。结果显示:2001—2018 年间,我国植被生态系统总初级生产力(GPP)不断增加(49.1—53.1 Tg C/a),气候变化和人类活动对 GPP 增加的贡献相当,分别为 48%—56%和 44%—52%^[48]。在空间上,生态恢复是中国北方农牧交错带和黄土高原森林覆盖扩展和固碳增加的主要途径,气候条件促进了这些地区的植被覆盖和 GPP 增加,凸显了近二十年来,气候变化对生态系统碳汇的积极作用^[49]。进一步的报告显示,黄土高原在未来气候变化条件下水资源植被承载力的阈值在 383—528 g C m⁻² a⁻¹之间^[5]。为确保黄土高原植被可持续发展,寻求植被恢复过程中碳、水供求之间的权衡关系,急需全面开展黄土高原土壤水分变化、碳汇效应及其微生物驱动机制的联合研究。

3 黄土高原土壤有机碳对降水格局的响应

21 世纪初期,全球干旱状况有所加剧,气候模型预测未来降雨格局将在较大范围内发生变化^[50—51]。随着气候的变化,降水格局将影响整个生态系统的碳收支平衡及养分循环,从而影响植被生长、土壤微生物活性,进而作用于土壤碳的矿化和分解等微生物学过程,然而全球变化如何影响土壤有机质的分解和土壤碳库仍存在较大争议^[52]。在黄土高原地区,关于植被恢复引起土壤有机碳和水分的研究虽然已开展较多,由于该区生态系统较为脆弱,再加上环境条件的多变性,生态系统结构和功能发生了显著变化,呈现出复杂的时空变化特征,土壤水分承载力及其与碳的耦合过程显示出极大的不确定性^[5]。

值得注意的是,黄土高原植被恢复并不总是导致土壤有机碳储量增加,这取决于气候条件,并且在不同植被类型中存在明显差异^[36—41];例如黄土高原半干旱区,降水量是影响油松人工林生产力和碳固存的关键因素^[53];而黄土高原人工刺槐林不同粒径团聚体活性有机碳含量主要与年均气温和年均降雨量显著相关^[54]。Post 等^[55]通过估计全球碳储量,发现土壤有机碳含量与降水量呈正相关关系;Garten 等^[56]发现土壤湿度是影响土壤碳动态的主要决定性因素,主要是因为土壤水分过低会限制土壤微生物固碳过程,而水分过高会阻塞

土壤孔隙,减少土壤中 CO_2 的产生,降低土壤微生物的固碳作用^[55];目前基于降水格局对黄土高原土壤有机碳的影响研究,也得出了相一致的结论。任广琦等^[57]研究表明:黄土高原土壤有机碳在水平方向上由南到北逐渐降低;并且土壤有机碳含量与年均降水量间存在显著线性正相关;由北向南,土壤有机碳密度的递增速率为 $0.08 \text{ kg m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ^[58];在年平均降水量 $< 510 \text{ mm}$ 区域,草地比灌木和林地积累更多的有机碳,而在年平均降水量 $> 510 \text{ mm}$ 区域,表现出相反的趋势^[59]。降水梯度决定了黄土高原土壤水分与有机碳之间的权衡关系,Wang 等^[60]应用分段分位数线性回归来确定权衡关系对降水梯度的拐点,得出了土壤水分与有机碳权衡的拐点在年平均降水量 $400\text{—}570 \text{ mm}$ 区域。在土壤剖面上,年平均降水、温度等气候因子对表层 ($0\text{—}40 \text{ cm}$) 土壤有机碳的空间分布起主导作用; $40\text{—}200 \text{ cm}$ 土层土壤有机碳受到气候和土壤质地的影响; 200 cm 以下土层,土壤有机碳受土地利用、气候和土壤因子共同驱动^[61–62]。然而,目前尚不确定的是,黄土高原植被恢复后为“碳汇”还是“碳源”,以及是否会成为一个驱动气候变化的因素。资料显示:黄土高原随着退耕还林年限的增加在未来还会积累更多的有机碳,退耕还林比退耕还草能够积累更多的土壤有机碳,碳输入(主要为枯枝落叶及死亡根系)与碳输出(主要为土壤微生物对有机碳的分解)之间的动态平衡将决定土壤有机碳的动态,这对未来减缓气候变化等方面发挥巨大潜力^[28, 34–35]。

4 黄土高原土壤微生物群落对降水格局的响应

土壤水分是微生物生存的基本条件,控制着土壤微生物代谢活动,也是生态系统各生物化学过程的引擎^[63]。降水对土壤微生物群落结构的影响主要表现出叠加、协同或拮抗效应^[64]。例如:有研究发现在温带草原中水分与微生物群落的碳利用效率之间有显著的协同效应^[65];也有研究发现降雨会使土壤湿度增加,进而在一定程度上影响土壤微生物群落结构,降低真菌/细菌比^[66];而 Nobili 等^[67]研究发现降雨增加或减少对土壤微生物群落构成无任何影响;通过长期的控制实验,Miranda 等^[68]将土壤湿度对微生物群落构成的影响概括为两个阶段,第一阶段:当土壤水分较低时(土壤水分分为饱和含水量的 50% 以上),土壤水分会提高微生物群落的代谢活动;第二阶段:当土壤水分继续增加时(此时达到饱和含水量),土壤通气性会降低,进而导致土壤中 O_2 含量降低,并且气体扩散过程受阻,从而限制了好氧微生物的活性。由于土壤中微生物群落结构复杂多变,并且对水分的变化较为敏感,大量研究结果呈一致的变化规律^[64–66]。降水增加会增加土壤养分的流失及滞留时间,进而增加植物对养分及水分的竞争;干旱导致土壤水分降低,进而提高土壤孔隙含氧量,改善了土壤微生物生存的物理环境^[66]。同时由于水分的减少阻碍了养分的传输,造成养分的有效性产生明显差异^[69],这将影响微生物群落结构及其固碳功能。研究显示,67% 的林下穿透水处理将导致土壤含水量减少 17%—24%;在群落水平上,该强度的降水对微生物群落结构无显著影响;但在门分类水平上,干季隔除 67% 的降水处理使得细菌稀有种 (*Armatimonadetes*, *Gemmatimonadetes*, *Bacterioidetes*) 和真菌优势种 (*Basidiomycota*) 的相对丰度显著增加,真菌优势种 *Ascomycota* 的相对丰度降低^[70]。

降水影响黄土高原土壤好气性细菌与嫌气性细菌比值,细菌和真菌生长代谢在长期水淹情况下会受到抑制^[70–71]。当出现干旱胁迫时,水分使得土壤微生物活性及呼吸速率降低,但微生物仍处于对水分的“代谢机敏状态”^[72],这说明在干旱区域,土壤微生物群落表现出一定的可塑性。研究显示:黄土高原随着土壤水分梯度的增加土壤细菌丰度会减少,但细菌多样性无显著变化,这意味着土壤微生物对水分的变化表现出应激性,即微生物群落对水分的变化具有一定的缓冲作用^[73]。也有研究表明,在水分变化时土壤真菌群落结构表现较为敏感,而放线菌群落结构则无显著差异^[74]。因此,微生物群落对水分的响应并不完全相同,不是所有的微生物群落都对水分变化敏感。土壤微生物群落对水分的响应机制可以总结为:土壤微生物活性能够改变土壤孔隙度,及增强土壤疏水性,使土壤表面性质发生改变,在土壤胶体尺度,土壤疏水性改变后,土壤水分分布将受到影响,造成土壤颗粒表面水膜厚度差异,进而影响微生物在孔隙中的分布及运移^[64–67]。在土壤剖面和团聚体尺度,土壤疏水性的改变和微生物对土壤孔隙的堵塞将影响微生物景观及其聚焦分布,进而影响土壤水分的分布特征;此外,土壤微生物(如细菌、真菌和微生物计量等)在水分的分配与转移过程中起着关键的

调节作用。

5 黄土高原土壤水-碳-微生物群落界面过程

生态系统水、碳交换主要发生在大气-土壤、大气-植被及土壤-根系界面,通过植物和微生物等的生理活动及物质代谢将生命体(植物、动物和微生物)、土壤有机碳、动植物分泌物、植物凋落物和土壤与大气的碳-水循环联结起来^[11-13]。其中主要包含的过程有:叶片对光能的捕获、植物自养呼吸与光合碳固定、冠层根系的养分吸收、凋落物分解与根系周转、土壤氧化还原、以及微生物对底物的竞争利用等^[75-76]。生态系统对碳-水循环的同向驱动、气孔对蒸腾-光合的共同控制及优化调控、碳水化合物的迁移及分解机制分别是生态系统碳-水耦合的生态学、生物物理学、生物化学基础,共同构成碳-水耦合的基本理论机制^[62]。

土壤微生物是生态系统中各生命活动的载体,同时也是物理、化学和生物过程的主要反应场所;一系列由生物参与其中的氧化还原反应过程构成了微生物介导的碳-水耦合过程^[77]。当前,黄土高原固碳与耗水的矛盾日益突出,降水显著影响着土壤微生物的代谢活动,这种调控涵盖了降水、植物水、土壤水和地表径流的相互转化及耦合过程,这之间存在着时空尺度效应。因此,土壤微生物群落在水-碳耦合关键过程中起着重要的调节作用,驱动着水-碳耦合过程(图3)。目前关于黄土高原土壤水文过程、碳稳定性与微生物群落演变对降水变化的响应过程仍不明晰,并且这种响应能够持续多久也成为遗留至今的问题。有研究基于稳定性同位素对生态系统碳-水耦合循环及其理论体系和逻辑框架已进行了初步阐述,两者之间具有密切的耦合作用^[12,78]。然而,黄土高原碳-水耦合的内涵及关键环节迄今为止还未能明晰地辨识,碳-水间的耦合关系和植物、微生物

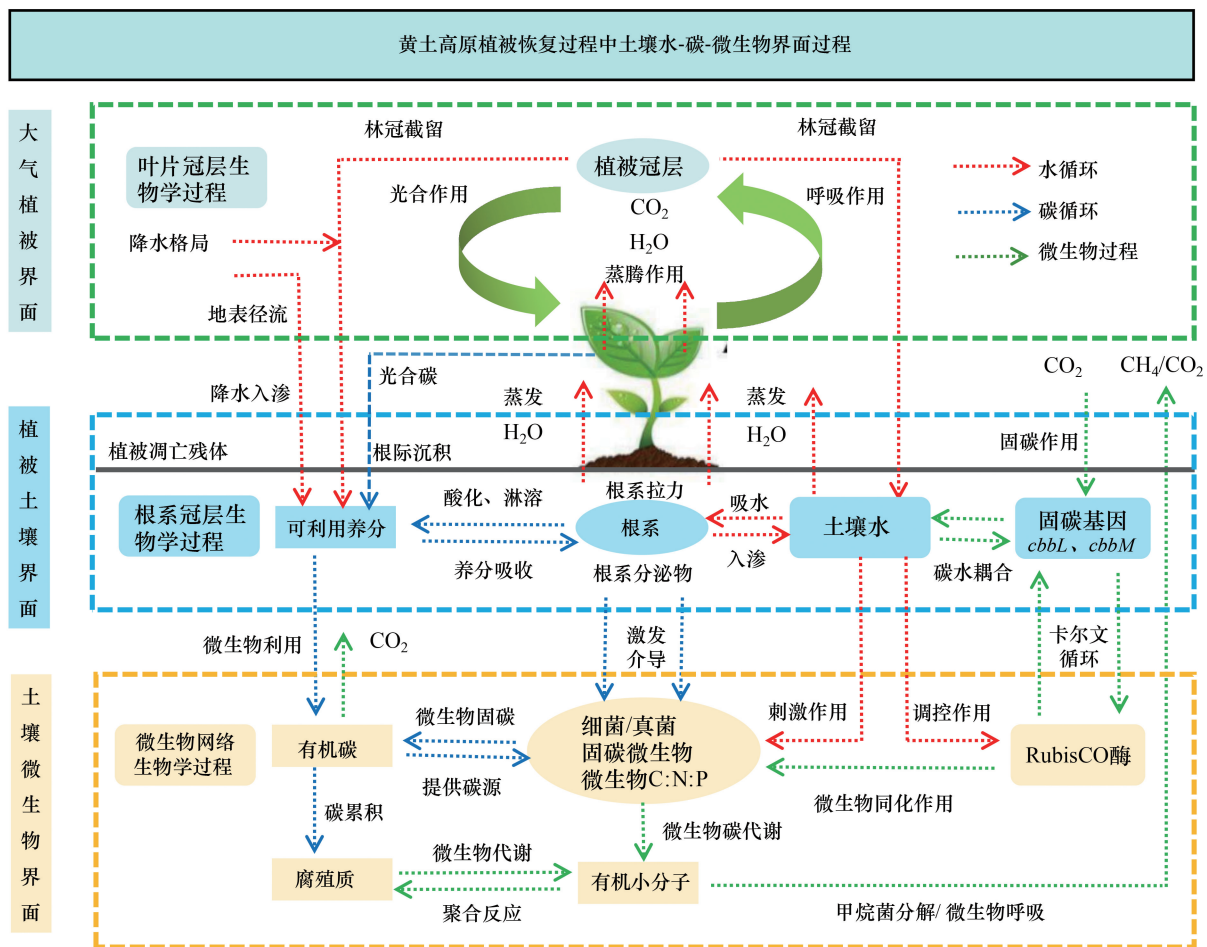


图3 黄土高原土壤水-碳-微生物界面过程

Fig.3 Process of soil water-carbon-microbial interface on the Loess Plateau

功能群网络结构之间的理论联系尚不清晰^[59,79],对于水、碳、微生物三者的耦合关系仍缺乏总体性的融合,大多只是将各个过程假设为相对独立的物理、化学或生物学过程,对其科学的认知存在较大的局限性,需要长期的科学考证。由此,在黄土高原降水格局的驱动下,利用现代化的科学技术手段,开展黄土高原降水格局对有机碳-微生物群落的耦合效应,整合分析植物群落叶片和根系冠层、微生物功能群网络的生物学过程,综合诊断黄土高原降水格局对不同界面尺度下的有机碳-微生物的耦合效应,更有利于黄土高原植被恢复后整个生态系统绿色化健康发展。

6 黄土高原土壤水-碳-微生物群落耦合模型

迄今为止,国内外已开发了大量生态模型和水文模型,大多数模型均采用模块化建模策略,这些模型为水-碳耦合模型研制提供了基础模块模型库。例如,夏永秋和邵明安^[80]将生物地球化学循环和生态水文过程结合起来,建立了土壤水分-植被承载力模型;付微^[81]以黄土高原典型植被柠条和沙柳为研究对象,利用 SHAW 模型(the Simultaneous Heat and Water)研究了植被盖度对土壤水碳循环过程的影响;梁浩等^[82]应用田间数据建立并检验了土壤-植物水碳氮过程 WHCNS 模型(Soil water heat carbon and nitrogen simulation);在此基础上,Feng 等^[5]预测了黄土高原水资源植被承载力的阈值;Hobley 等^[83]总结了植被恢复与水管理之间的调节机制。大量学者对生态系统碳-水耦合循环及其理论体系和逻辑框架已进行了初步阐述^[80-83];黄土高原水-碳循环和微生物群落之间并不是孤立的,而是相互影响及耦合的生态学过程;有研究发现在陆地生物圈模型中耦合土壤微生物过程可能会降低陆地对气候变化的正反馈强度,然而研究结果的不确定性较大,需要进一步论证^[84]。因此,如何在陆地生物圈模型中模拟土壤物理过程和微生物过程及其对水-碳的影响是研究热点和难点。

当前,黄土高原仍没有一套适用于该区域的土壤水-碳-微生物群落耦合模型;因此,笔者根据前人总结的水-碳耦合模型,并结合黄土高原自身的特点,尝试整合 ORCHIDEE(生态系统碳循环模型)^[85-86]、HYDRUS 模型(水文过程模型)^[23-26,87]和微生物生长动态特征^[88-90],基于稳定碳同位素技术初探黄土高原土壤水-碳-微生物耦合模型(图 4);在此过程中,采用模块化的结构管理和碳水的同位素示踪技术,实现对各过程的描述和变量的输入与输出,集成现有水文模型和生态模型,通过微生物种群增长模型实现水、碳、微生物过程的耦合,初步地将黄土高原生物地球化学循环、水文过程及植被动态等整合为一个独立、连续的框架,形成完整的土壤水-碳-微生物耦合模型系统。

随着植被恢复,黄土高原土壤有机碳呈逐渐增加趋势^[41-42](图 5,黄色曲线)、土壤水分呈逐渐降低趋势^[23-26](图 5,红色曲线),土壤有机碳和水分与土壤微生物群落策略倾向有关,土壤微生物策略从 K-对策逐渐向 r-对策转变^[88-90](图 5,蓝色曲线)。将土壤水、有机碳和微生物动态等整合为一种独立、连续的框架结构,形成了基于生物化学动态的水、碳、微生物耦合模型的框架^[91-93]。其中,土壤水模型参考了 Hydrus-2D 模型,土壤碳模型参考了 ORCHEDEE 模型,土壤微生物参考了其种群动态生长模型,耦合模型的整体框架如图 5 所示。其中,Hydrus-2D 模型的土壤水文过程包括了降水分配、蒸散和土壤水分平衡三部分。降雨分配包括冠层截流和到达地表的穿透雨;水分从生态系统向大气边界层的散失即是蒸散发过程;水分在土壤中的径流与入渗为土壤水分平衡过程。ORCHIDEE 对碳循环的模拟主要包括生态系统植被、凋落物和土壤碳库、各碳库之间的碳通量和生态系统与大气之间的碳通量^[84-85]。碳库包括生物量碳库(根、茎、叶等)、凋落物碳库和土壤碳库(活性碳库、缓性碳库和惰性碳库)。土壤微生物种群增长动态主要取决于土壤微生物的演变特征,也即,随着植被的恢复,土壤微生物群落结构和繁殖策略发生了改变,从 K-策略向 r-策略的转变^[88-90]。

由于 Hydrus-2D 和 ORCHEDEE 模型中输入的土壤水和碳数据以点状数据为主,而土壤微生物为多维数据,因此,在模型使用过程中需要对点状数据进行尺度拓展,进而对土壤微生物数据进行匹配和归一^[84-85]。由于不同模型基于的机理(生态过程和原理)可能不同,会存在耦合阈值点、耦合数据类别的偏差,因此耦合模型的可信度存在不确定性。同时,由于模型自身的缺陷、模型参数误差和观测数据误差等原因,造成模拟结

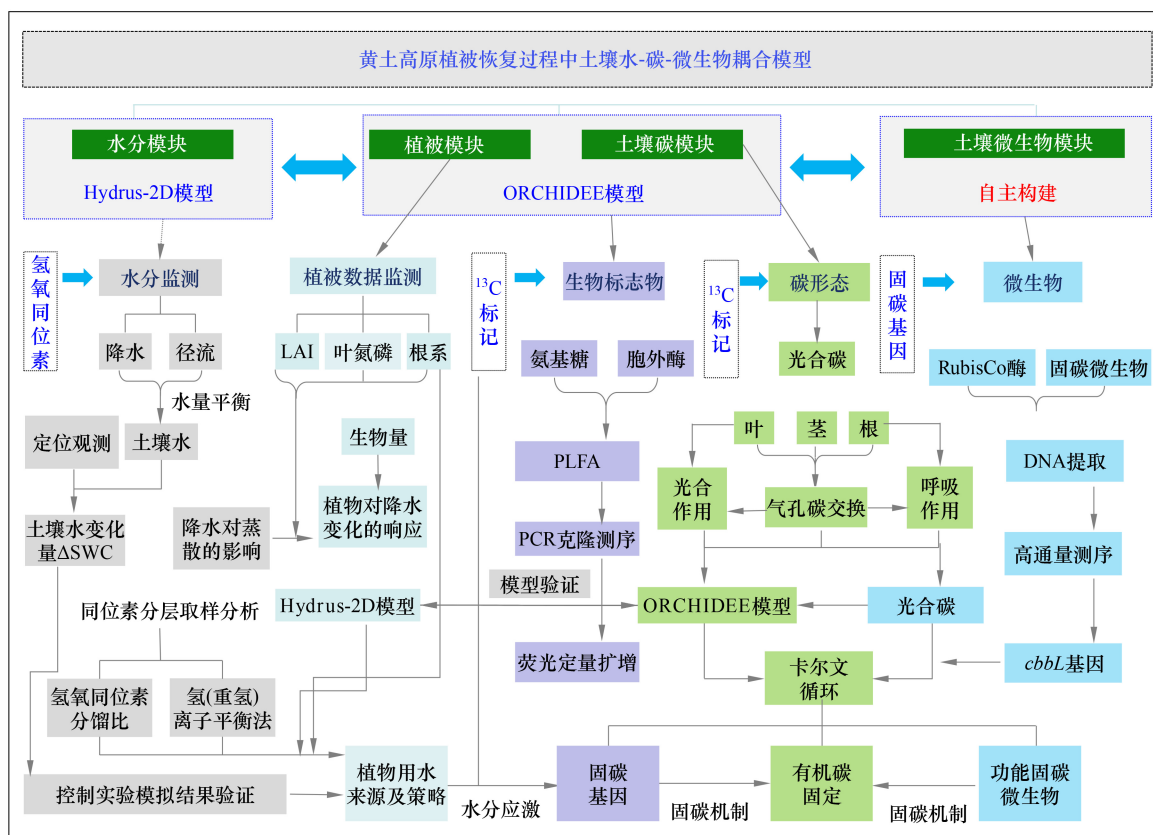


图4 黄土高原植被恢复过程中土壤水-碳-微生物耦合模型初探

Fig.4 Preliminary coupling model of soil water-carbon-microbial interface during vegetation restoration on the Loess Plateau

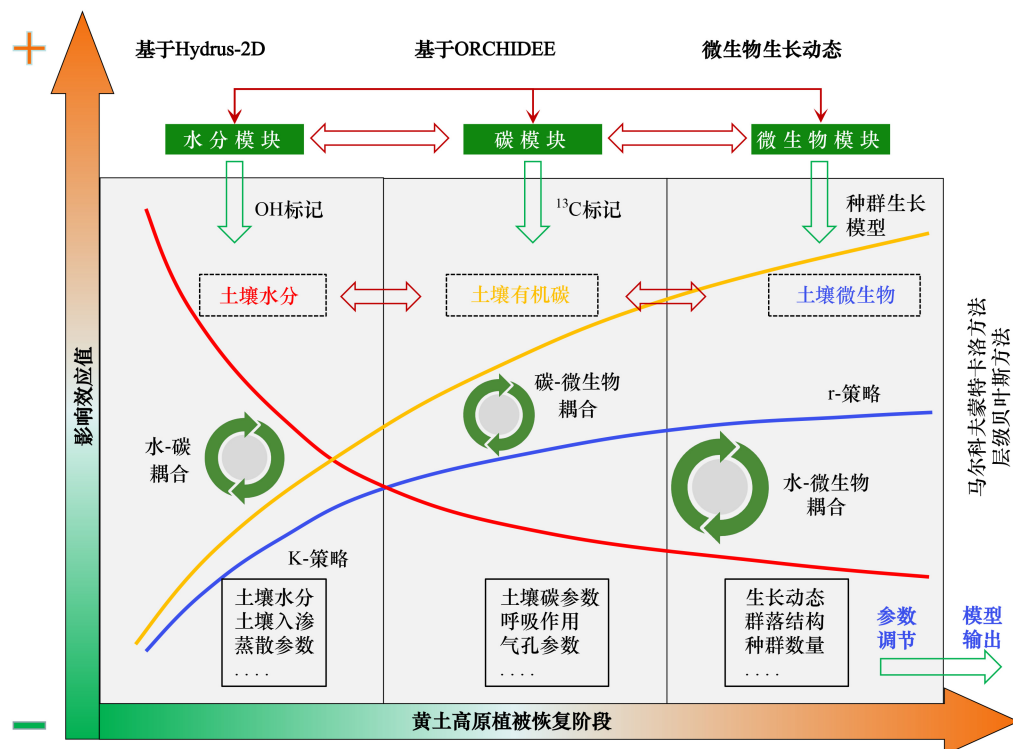


图5 黄土高原植被恢复土壤水-碳-微生物耦合模型输入-输出框架图

Fig.5 Frame diagram of the coupling model of soil water-carbon-microbial interface during vegetation restoration on the Loess Plateau

果差异较大^[91];另外,由于多源数据选取、处理过程以及模型所基于的理论和方法存在不确定性,因此,在微生物模型自主构建中存在许多不确定因素。近年来,随着统计学和计算机技术的发展,马尔科夫蒙特卡洛方法和层级贝叶斯方法为多源数据-模型融合方法的研究提供了新的框架和工具^[84—86]。马尔科夫蒙特卡洛方法和层级贝叶斯方法能有效地融合多源数据、多尺度过程和不确定性影响,并合理推断模型参数和难于直接测量的状态变量;并且二者在大气、海洋、环境科学领域的动态时空模型中也得到了广泛应用。然而,在土壤微生物动态特征中的研究还有待实验的验证。因此,“跨尺度多源数据、多尺度过程、多方法印证”的技术途径,发展高效的统计推断方法是实现黄土高原植被恢复过程中土壤水-碳-微生物模型耦合的重要基础。

7 结论

黄土高原植被恢复过程中土壤水分、有机碳和微生物均随之发生了非同步性演变。尽管植被恢复引起土壤有机碳和水分变化的研究已开展较多,土壤有机碳和水分受环境因素影响较大,表现出复杂的时空变化特征;再加上土壤微生物群落变化的复杂性,这增加了对该区域水-碳耦合理解的偏差。随着现代分子生物学技术“爆炸式”发展,基于氢氧同位素、稳定性碳同位素探针技术和宏基因/转录等高通量测序技术,初步构建了黄土高原植被恢复过程中土壤水-碳-微生物耦合模型的框架图,将土壤微生物群落信息直接与生态系统功能与过程相联系起来,实现黄土高原土壤水-碳-微生物耦合的界面调控过程的模拟与精确刻画,以应对极端气候变化和实现黄土高原植被恢复的绿色可持续发展。

参考文献 (References):

- [1] Wu B, Chen X L, Zhou T J. Frontier issues on climate change science for supporting Future Earth. *Chinese Science Bulletin*, 2019, 64(19): 1967-1974.
- [2] Cheng H. Future earth and sustainable developments. *Innovation*; New York, 2020, 1(3): 100055.
- [3] 周大地, 高翔. 应对气候变化是改善全球治理的重要内容. *中国科学院院刊*, 2017, 32(9): 1022-1028.
- [4] Sun Q, Miao C, Duan Q, Ashouri H, Sorooshian S, Hu K L. A review of global precipitation data sets: Data sources, estimation, and intercomparisons. *Reviews of Geophysics*, 2018, 56(1), 79-107.
- [5] Feng X, Fu B, Piao S, Wang S, Ciais P, Zeng Z, Lü Y, Zeng Y, Li Y, Jiang X, Wu B. Revegetation in China's Loess Plateau is approaching sustainable water resource limits. *Nature Climate Change*, 2016, 6(11): 1019-1022.
- [6] Fu B J, Wang S, Liu Y, Liu J B, Liang W, Miao C Y. Hydrogeomorphic ecosystem responses to natural and anthropogenic changes in the loess plateau of China. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2017, 45: 223-243.
- [7] 师玉锋, 梁思琦, 彭守璋. 1901—2017 年黄土高原地区气候干旱的时空变化. *水土保持通报*, 2020, 40(1): 283-289.
- [8] 刘宪锋, 胡宝怡, 任志远. 黄土高原植被生态系统水分利用效率时空变化及驱动因素. *中国农业科学*, 2018, 51(2): 302-314.
- [9] 赵倩倩, 张京朋, 赵天保, 李建华. 2000 年以来中国区域植被变化及其对气候变化的响应. *高原气象*, 2021, 40(2): 292-301.
- [10] 赵风华, 于贵瑞. 陆地生态系统碳—水耦合机制初探. *地理科学进展*, 2008, 27(1): 32-38.
- [11] 于贵瑞, 方华军, 伏玉玲, 王秋风. 区域尺度陆地生态系统碳收支及其循环过程研究进展. *生态学报*, 2011, 31(19): 5449-5459.
- [12] 于贵瑞, 高扬, 王秋风, 刘世荣, 申卫军. 陆地生态系统碳氮水循环的关键耦合过程及其生物调控机制探讨. *中国生态农业学报*, 2013, 21(1): 1-13.
- [13] 于贵瑞, 王秋风, 方华军. 陆地生态系统碳-氮-水耦合循环的基本科学问题、理论框架与研究方法. *第四纪研究*, 2014, 34(4): 683-698.
- [14] 方精云, 于贵瑞, 任小波, 刘国华, 赵新全. 中国陆地生态系统固碳效应——中国科学院战略性先导科技专项“应对气候变化的碳收支认证及相关问题”之生态系统固碳任务群研究进展. *中国科学院院刊*, 2015, 30(6): 848-857.
- [15] Jia X X, Shao M A, Zhu Y J, Luo Y. Soil moisture decline due to afforestation across the Loess Plateau, China. *Journal of Hydrology*, 2017, 546: 113-122.
- [16] Zhu Y J, Shao M G. Variability and pattern of surface moisture on a small-scale hillslope in Liudaogou catchment on the northern Loess Plateau of China. *Geoderma*, 2008, 147(3/4): 185-191.
- [17] Zhu Y J, Jia X X, Qiao J B, Shao M A. What is the mass of loess in the Loess Plateau of China? *Science Bulletin*, 2019, 64(8): 534-539.
- [18] Wang Y Q, Shao M A, Zhu Y J, Liu Z P. Impacts of land use and plant characteristics on dried soil layers in different climatic regions on the Loess Plateau of China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(4): 437-448.

- [19] Wang Y Q, Hu W, Zhu Y J, Shao M A, Xiao S, Zhang C C. Vertical distribution and temporal stability of soil water in 21-m profiles under different land uses on the Loess Plateau in China. *Journal of Hydrology*, 2015, 527: 543-554.
- [20] Wang Y Q, Shao M A, Zhu Y J, Sun H, Fang L C. A new index to quantify dried soil layers in water-limited ecosystems: a case study on the Chinese Loess Plateau. *Geoderma*, 2018, 322: 1-11.
- [21] 邵明安, 贾小旭, 王云强, 朱元骏. 黄土高原土壤干层研究进展与展望. *地球科学进展*, 2016, 31(1): 14-22.
- [22] Huang L M, Shao M A. Advances and perspectives on soil water research in China's Loess Plateau. *Earth-Science Reviews*, 2019, 199: 102962.
- [23] 王云强, 邵明安, 刘志鹏. 黄土高原区域尺度土壤水分空间变异性. *水科学进展*, 2012, 23(3): 310-316.
- [24] Wang Y Q, Shao M A, Shao H B. A preliminary investigation of the dynamic characteristics of dried soil layers on the Loess Plateau of China. *Journal of Hydrology*, 2010, 381(1/2): 9-17.
- [25] Wang Y Q, Shao M A, Liu Z P. Vertical distribution and influencing factors of soil water content within 21-m profile on the Chinese Loess Plateau. *Geoderma*, 2013, 193/194: 300-310.
- [26] 姜会飞. 农业气象学. 北京: 科学出版社, 2008.
- [27] 王佳瑞, 孙从建, 郑振婧, 李晓明. 近 57 年来黄土高原干旱特征及其与大气环流的关系. *生态学报*, 2021, 41(13): 5340-5351.
- [28] Deng L, Liu G B, Shangguan Z P. Land-use conversion and changing soil carbon stocks in China's 'Grain-for-Green' Program: a synthesis. *Global Change Biology*, 2014, 20(11): 3544-3556.
- [29] Chen Y, Wang K, Lin Y, Shi W, Song Y, He X. Balancing green and grain trade. *Nature Geoscience*, 2015, 8(10): 739-741.
- [30] Feng X M, Li J X, Cheng W, Fu B J, Wang Y Q, Lü Y H, Shao M A. Evaluation of AMSR-E retrieval by detecting soil moisture decrease following massive dryland re-vegetation in the Loess Plateau, China. *Remote Sensing of Environment*, 2017, 196: 253-264.
- [31] Deng L, Shangguan Z P, Sweeney S. "Grain for Green" driven land use change and carbon sequestration on the Loess Plateau, China. *Scientific Reports*, 2014, 4: 7039.
- [32] Jiao J Y, Zhang Z G, Bai W J, Jia Y F, Wang N. Assessing the ecological success of restoration by afforestation on the Chinese loess plateau. *Restoration Ecology*, 2012, 20(2): 240-249.
- [33] Fu X L, Shao M G, Wei X R, Horton R. Soil organic carbon and total nitrogen as affected by vegetation types in Northern Loess Plateau of China. *Geoderma*, 2010, 155(1/2): 31-35.
- [34] Lü Y, Fu B J, Feng X M, Zeng Y, Liu Y, Chang R Y, Sun G, Wu B F. A policy-driven large scale ecological restoration: quantifying ecosystem services changes in the Loess Plateau of China. *PLoS One*, 2012, 7(2): e31782.
- [35] Fu B J, Liu Y, Lü Y H, He C S, Zeng Y, Wu B F. Assessing the soil erosion control service of ecosystems change in the Loess Plateau of China. *Ecological Complexity*, 2011, 8(4): 284-293.
- [36] Feng X, Fu B, Lu N, Zeng Y, Wu B. How ecological restoration alters ecosystem services: an analysis of carbon sequestration in China's Loess Plateau. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2846.
- [37] Ouyang Z Y, Zheng H, Xiao Y, Polasky S, Liu J G, Xu W H, Wang Q, Zhang L, Xiao Y, Rao E M, Jiang L, Lu F, Wang X K, Yang G B, Gong S H, Wu B F, Zeng Y, Yang W, Daily G C. Improvements in ecosystem services from investments in natural capital. *Science*, 2016, 352(6292): 1455-1459.
- [38] 李妙宇, 上官周平, 邓蕾. 黄土高原地区生态系统碳储量空间分布及其影响因素. *生态学报*, 2021, 41(17): 6786-6799.
- [39] 闫丽娟, 李广, 吴江琪, 马维伟, 王海燕. 黄土高原 4 种典型植被对土壤活性有机碳及土壤碳库的影响. *生态学报*, 2019, 39(15): 5546-5554.
- [40] 董凌勃, 海旭莹, 汪晓珍, 邓蕾, 李斌斌, 刘玉林, 李继伟, 李妙宇, 吕文文, 上官周平. 黄土高原退耕还草地植物群落动态对生态系统碳储量的影响. *生态学报*, 2020, 40(23): 8559-8569.
- [41] Deng L, Shangguan Z P, Wu G L, Chang X F. Effects of grazing exclusion on carbon sequestration in China's grassland. *Earth-Science Reviews*, 2017, 173: 84-95.
- [42] Jin Z, Dong Y S, Wang Y Q, Wei X R, Wang Y F, Cui B L, Zhou W J. Natural vegetation restoration is more beneficial to soil surface organic and inorganic carbon sequestration than tree plantation on the Loess Plateau of China. *Science of the Total Environment*, 2014, 485/486: 615-623.
- [43] Lange M, Eisenhauer N, Sierra C A, Bessler H, Engels C, Griffiths R I, Mellado-Vázquez P G, Malik A A, Roy J, Scheu S, Steinbeiss S, Thomson B C, Trumbore S E, Gleixner G. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, 2015, 6: 6707.
- [44] Wiesmeier M, Hübner R, Spörlein P, Geuß U, Hangen E, Reischl A, Schilling B, von Lützow M, Kögel-Knabner I. Carbon sequestration potential of soils in southeast Germany derived from stable soil organic carbon saturation. *Global Change Biology*, 2014, 20(2): 653-665.
- [45] Hu P L, Liu S J, Ye Y Y, Zhang W, Wang K L, Su Y R. Effects of environmental factors on soil organic carbon under natural or managed vegetation restoration. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(3): 387-397.

- [46] Chen Y Z, Feng X M, Fu B J, Wu X T, Gao Z. Improved global maps of the optimum growth temperature, maximum light use efficiency, and gross primary production for vegetation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2021, 126(4): e2020JG005651.
- [47] Chen Y Z, Feng X M, Tian H Q, Wu X T, Gao Z, Feng Y, Piao S L, Lv N, Pan N Q, Fu B J. Accelerated increase in vegetation carbon sequestration in China after 2010: a turning point resulting from climate and human interaction. *Global Change Biology*, 2021, 27(22): 5848-5864.
- [48] Fang J Y, Yu G R, Liu L L, Hu S J, Chapin F S 3rd. Climate change, human impacts, and carbon sequestration in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4015-4020.
- [49] 黄玫, 侯晶, 唐旭利, 郝曼. 中国成熟林植被和土壤固碳速率对气候变化的响应. *植物生态学报*, 2016, 40(4): 416-424.
- [50] Cook B I, Smerdon J E, Seager R, Coats S. Global warming and 21st century drying. *Climate Dynamics*, 2014, 43(9/10): 2607-2627.
- [51] Bossio D A, Cook-Patton S C, Ellis P W, Fargione J, Sanderman J, Smith P, Wood S, Zomer R J, von Unger M, Emmer I M, Griscom B W. The role of soil carbon in natural climate solutions. *Nature Sustainability*, 2020, 3(5): 391-398.
- [52] 陈龙飞, 何志斌, 杜军, 杨军军, 朱喜. 土壤碳循环主要过程对气候变暖响应的研究进展. *草业学报*, 2015, 24(11): 183-194.
- [53] 孙美美, 关晋宏, 吴春荣, 岳军伟, 李国庆, 杜盛. 黄土高原西部 3 个降水量梯度近成熟油松人工林碳库特征. *生态学报*, 2017, 37(8): 2665-2672.
- [54] 梁彩群, 刘国彬, 王国梁, 孟敏, 魏芙蓉. 黄土高原人工刺槐林土壤团聚体中不同活性有机碳从南到北的变化特征. *环境科学学报*, 2020, 40(3): 1095-1102.
- [55] Post W M, Kwon K C. Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential. *Global Change Biology*, 2000, 6(3): 317-327.
- [56] Garten C T, Post W M, Hanson P J, Cooper L W. Forest soil carbon inventories and dynamics along an elevation gradient in the southern Appalachian Mountains. *Biogeochemistry*, 1999, 45(2): 115-145.
- [57] 任广琦, 贾小旭, 贾玉华, 郭成久. 黄土高原南北样带土壤有机碳空间变异及其影响因素. *干旱区研究*, 2018, 35(3): 524-531.
- [58] 孙龙, 张光辉, 栾莉莉, 李振炜, 耿韧. 黄土丘陵区表层土壤有机碳沿降水梯度的分布. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 532-538.
- [59] Tuo D F, Gao G Y, Chang R Y, Li Z S, Ma Y, Wang S, Wang C, Fu B J. Effects of revegetation and precipitation gradient on soil carbon and nitrogen variations in deep profiles on the Loess Plateau of China. *Science of the Total Environment*, 2018, 626: 399-411.
- [60] Wang C, Wang S, Fu B J, Li Z S, Wu X, Tang Q. Precipitation gradient determines the tradeoff between soil moisture and soil organic carbon, total nitrogen, and species richness in the Loess Plateau, China. *Science of the Total Environment*, 2017, 575: 1538-1545.
- [61] Jia X X, Yang Y, Zhang C C, Shao M G, Huang L M. A state-space analysis of soil organic carbon in China's loess plateau. *Land Degradation & Development*, 2017, 28(3): 983-993.
- [62] Han X Y, Gao G Y, Chang R Y, Li Z S, Ma Y, Wang S, Wang C, Lü Y H, Fu B J. Changes in soil organic and inorganic carbon stocks in deep profiles following cropland abandonment along a precipitation gradient across the Loess Plateau of China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, 258: 1-13.
- [63] 朱永官, 沈仁芳, 贺纪正, 王艳芬, 韩兴国, 贾仲君. 中国土壤微生物组: 进展与展望. *中国科学院院刊*, 2017, 32(6): 554-565, 542.
- [64] Wertin T M, Young K, Reed S C. Spatially explicit patterns in a dryland's soil respiration and relationships with climate, whole plant photosynthesis and soil fertility. *Oikos*, 2018, 127(9): 1280-1290.
- [65] Cook F J, Orchard V A. Relationships between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(5): 1013-1018.
- [66] Moyano F E, Manzoni S, Chenu C. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: an exploration of processes and models. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 59: 72-85.
- [67] Nobili M, Contin M, Mondini C, Brookes P C. Soil microbial biomass is triggered into activity by trace amounts of substrate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(9): 1163-1170.
- [68] Miranda J D, Armas C, Padilla F M, Pugnaire F I. Climatic change and rainfall patterns: effects on semi-arid plant communities of the Iberian Southeast. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(12): 1302-1309.
- [69] Schjønning P, Thomsen I K, Moldrup P, Christensen B T. Linking soil microbial activity to water- and air-phase contents and diffusivities. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67(1): 156-165.
- [70] Zhao Q, Jian S G, Nunan N, Maestre F T, Tedersoo L, He J H, Wei H, Tan X P, Shen W J. Altered precipitation seasonality impacts the dominant fungal but rare bacterial taxa in subtropical forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53(2): 231-245.
- [71] Chen D, Wei W, Chen L D. Effects of terracing practices on water erosion control in China: a meta-analysis. *Earth-Science Reviews*, 2017, 173: 109-121.
- [72] Karhu K, Auffret M D, Dungait J A J, Hopkins D W, Prosser J I, Singh B K, Subke J A, Wookey P A, Ågren G I, Sebastià M T, Gouriveau F, Bergkvist G, Meir P, Nottingham A T, Salinas N, Hartley I P. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature*, 2014, 513(7516): 81-84.

- [73] Moreno-Cornejo J, Zornoza R, Doane T A, Faz Á, Horwath W R. Influence of cropping system management and crop residue addition on soil carbon turnover through the microbial biomass. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, 51(7): 839-845.
- [74] Moore S, Adu-Bredu S, Duah-Gyamfi A, Addo-Danso S D, Ibrahim F, Mbou A T, de Grandcourt A, Valentini R, Nicolini G, Djagbletey G, Owusu-Afriyie K, Gvozdevaite A, Oliveras I, Ruiz-Jaen M C, Malhi Y. Forest biomass, productivity and carbon cycling along a rainfall gradient in West Africa. *Global Change Biology*, 2018, 24(2): e496-e510.
- [75] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, 149(1): 78-90.
- [76] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in Photosynthesis Research*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1987: 221-224.
- [77] Fierer N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15(10): 579-590.
- [78] 林光辉. 稳定同位素生态学. 北京: 高等教育出版社, 2013.
- [79] 贺纪正, 袁超磊, 沈菊培, 张丽梅. 土壤宏基因组学研究方法与进展. *土壤学报*, 2012, 49(1): 155-164.
- [80] 夏永秋, 邵明安. 黄土高原半干旱区柠条(*Caragana korshinskii*)树干液流动态及其影响因素. *生态学报*, 2008, 28(4): 1376-1382.
- [81] 付微. 黄土高原水蚀风蚀交错带土壤水碳循环对植被盖度的响应研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2011.
- [82] 梁浩, 胡克林, 李保国, 刘海涛. 土壤-作物-大气系统水热碳氮过程耦合模型构建. *农业工程学报*, 2014, 30(24): 54-66.
- [83] Hobley E, Garcia-Franco N, Hübner R, Wiesmeier M. Reviewing our options: managing water-limited soils for conservation and restoration. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(4): 1041-1053.
- [84] 彭书时, 岳超, 常锦峰. 陆地生物圈模型的发展与应用. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 436-448.
- [85] 彭书时, 朴世龙, 于家烁, 刘永稳, 汪涛, 朱高峰, 董金玮, 缪驰远. 地理系统模型研究进展. *地理科学进展*, 2018, 37(1): 109-120.
- [86] 骆亦其, 夏建阳. 陆地碳循环的动态非平衡假说. *生物多样性*, 2020, 28(11): 1405-1416.
- [87] 白晓, 贾小旭, 邵明安, 赵春雷. 黄土高原北部土地利用变化对长期土壤水分平衡影响模拟. *水科学进展*, 2021, 32(1): 109-119.
- [88] Zhang C, Liu G B, Xue S, Wang G L. Soil bacterial community dynamics reflect changes in plant community and soil properties during the secondary succession of abandoned farmland in the Loess Plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 97: 40-49.
- [89] Yang Y, Li T, Wang Y Q, Dou Y X, Cheng H, Liu L X, An S S. Linkage between soil ectoenzyme stoichiometry ratios and microbial diversity following the conversion of cropland into grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 314: 107418.
- [90] Li H, Yang S, Semenov M V, Yao F, Ye J, Bu R C, Ma R A, Lin J J, Kurganova I, Wang X G, Deng Y, Kravchenko I, Jiang Y, Kuzyakov Y. Temperature sensitivity of SOM decomposition is linked with a K-selected microbial community. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2763-2779.
- [91] 于贵瑞, 王秋风, 于振良. 陆地生态系统水-碳耦合循环与过程管理研究. *地球科学进展*, 2004, 19(5): 831-839.
- [92] 刘宁, 孙鹏森, 刘世荣. 陆地水-碳耦合模拟研究进展. *应用生态学报*, 2012, 23(11): 3187-3196.
- [93] 胡健, 曹全恒, 刘小龙, 陈雪玲, 孙梅玲, 周青平, 吕一河. 草灌植被转变对草地生态系统及其水碳过程的影响研究进展. *生态学报*, 2022, 42(11): 1-10.