

DOI: 10.5846/stxb202204161016

张瀚曰,包维楷,胡斌,胡慧.植被类型变化对土壤微生物碳利用效率的影响研究进展.生态学报,2023,43(16):6878-6888.

Zhang H Y, Bao W K, Hu B, Hu H. Effect of vegetation type change on soil microbial carbon use efficiency: A review. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43 (16): 6878-6888.

植被类型变化对土壤微生物碳利用效率的影响研究进展

张瀚曰^{1,2}, 包维楷^{1,*}, 胡斌¹, 胡慧^{1,2}

1 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 植被类型变化强烈影响着土壤碳循环。土壤微生物碳利用效率(CUE)是微生物将从环境中获取的碳分配给自身生长的比例,是土壤碳循环的综合指标。研究植被类型变化对CUE的影响有助于从微生物视角理解该过程中的土壤碳动态,可以为评估植被类型变化对土壤质量及生态系统碳循环的影响提供基础,具有重要的理论及实际价值。通过系统查阅相关文献,综述了植被类型变化导致的CUE变化情况,以及该过程中影响CUE的因子与机制。目前,相关研究主要涉及以林地、草地和农业用地为起点或终点的植被变化类型。天然林(原生林、次生林)变化为人工林、林地变化为草地后CUE普遍下降,随终点植被的发展CUE可能恢复至起点水平。植被成熟度越高,发生转变时CUE变化越剧烈。植被类型变化以农业用地为起点或终点时,CUE变化方向的不确定性及幅度的变异性均增加。植被类型变化导致的CUE变化主要受到植被、土壤、微生物因子及其交互作用的驱动,指示CUE的指标、采样季节和土层也会一定程度上影响CUE的变化。今后相关研究应采用直接的CUE测定方法,拓宽研究气候区及植被变化类型,关注植被变化过程中CUE变化的土层差异及动态监测,深入对植被类型变化导致的生态环境因子变化与CUE的关系及作用机制的研究。

关键词: 植被类型变化;微生物碳利用效率;土壤碳循环

Effect of vegetation type change on soil microbial carbon use efficiency: A review

ZHANG Hanyue^{1,2}, BAO Weikai^{1,*}, HU Bin¹, HU Hui^{1,2}

1 Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Soil microbial carbon use efficiency (CUE) represents the proportion of microbes allocate carbon taken from the environment to their own growth. It is a synthesized index of ecosystem C cycling, because of the crucial role that microbes play in the decomposition and stabilization of soil organic C. Changes in vegetation types strongly influence soil physical and chemical properties and the composition of soil microbial community, and hence microbial CUE. Studying the effect of vegetation type conversion on microbial CUE could act as a lens through which to resolve the link between vegetation and ecosystem C cycling, and could provide the foundation for assessing the changes in soil quality caused by vegetation type shift. Therefore, it is of great theoretical and practical value to study the effect of vegetation type conversion on microbial CUE. Based on the systematic review of related literature, we summarized the changes in soil microbial CUE as a result of vegetation type conversion, as well as affecting factors and underlying mechanisms. At present, Most empirical studies

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32271654);国家重点研发计划项目(2017YFC0505103)

收稿日期: 2022-04-16; **网络出版日期:** 2023-06-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: baowk@cib.ac.cn

concerning the changes in microbial CUE due to vegetation conversion mainly involves the following 5 types: primary forest to secondary forest, natural forest (primary forest and secondary forest) to plantation, woodland to grassland, the conversion between woodland and agricultural land, and the degradation or restoration of grassland. Soil microbial CUE generally declines during the conversion from natural forests, including primary and secondary forests, to plantation, and from woodland to grassland, despite the microbial CUE would recover slowly to its original level as the vegetation develops after the conversions. The more mature the vegetation was, the more drastic the change of CUE would be when it changed. In addition, there are uncertainties in change directions and large variations when farmland abandonment and agricultural expansion are involved in conversion. The changes of CUE due to vegetation type conversion mainly driven by vegetation, edaphic and microbial factors and their interactions. However, many ambiguities still remain in the impact mechanism of vegetation type conversion on microbial CUE, such as the impact of plant diversity, litter quality and root, and many edaphic properties, e.g. soil temperature and pH. What's more, the research on how microbial community drives CUE change is very weak. Besides, different methods, e.g. CUE indices, sampling seasons and soil layers, used in studies affect the evaluation of CUE changes. Future related studies are needed to better understand the change dynamics of microbial CUE in different soil layers after vegetation conversion in a wide range of vegetation types and climatic zones by using the direct CUE determining methods, and particularly the mechanisms underlying the CUE dynamics.

Key Words: vegetation change; microbial carbon use efficiency; soil carbon cycle

植被类型变化伴随着土壤性质以及微生物群落的变化^[1-4],强烈影响生态系统碳循环^[5-7]。作为土地利用变化的主要过程^[5, 8],植被类型变化导致的碳循环改变会对全球变化产生重要的影响^[7-8]。

微生物在碳循环中扮演着重要的角色^[9],通过分解、吸收、合成、呼吸、死亡等系列生理代谢活动连接植物土壤互作系统^[10],驱动土壤碳的储存^[11-13]和释放^[14-15]。微生物将从环境中获取的碳分配给自身生长的比例被定义为土壤微生物碳利用效率(CUE),是土壤碳循环与周转的重要综合性指标^[16-18],在土壤质量评价体系^[19-21]及全球变化预测模型中越发受到重视^[22-23]。因此,探究植被类型变化导致的CUE变化,有助于从微生物代谢的角度揭示该过程中土壤碳的动态变化机制,深入了解植被类型变化对土壤质量及生态系统碳循环的影响。

然而,对于植被类型变化导致CUE变化的相关研究仍然较少,已有研究集中于某几种变化类型,并未引起广泛重视。因此,系统梳理、归纳现有植被类型变化导致CUE变化的研究进展是十分必要的。本文作者系统查阅了过去20年来植被类型变化对CUE影响的相关文献报道,试图综述以下方面的研究现状:(1)植被类型变化导致的土壤微生物碳利用效率变化情况。(2)植被类型变化过程中影响土壤微生物碳利用效率的因子及机制。从而进一步梳理当前已有结论与未来研究需聚焦的方向,为深入研究植被类型变化与CUE的关系及作用机制提供基础。

1 文献收集及整理

通过Web of Science网站使用检索式("CUE" OR "carbon use efficiency" OR "carbon utilization efficiency" OR "substrate use efficiency" OR "substrate utilization efficiency" OR "growth efficiency" OR "growth yield" OR "microbial yield" AND "land use" OR "land cover" OR "vegetation change" OR "vegetation conver *" OR "vegetation succession" OR "degrad *" OR "recover *" OR "restor *" AND "soil microbial" OR "soil microbe"),收集并选择了2022年3月前发表的研究论文。根据以下标准在收集到的文献中筛选出适当的研究:(1)必须存在明确表征CUE的数据。(2)必须存在植被类型的变化,且提供变化前后相配对的数据。

目前,指示土壤微生物碳利用效率(CUE)的指标包括:微生物碳利用效率、底物利用效率、微生物生长效率、热力学效率、微生物代谢商、微生物商等。其指标内涵意义、与CUE的关系、单位、本文中使用该指标的案

例数量、代表文献如表 1 所示。其中,微生物代谢商(qCO_2)越高,表示 CUE 越低^[32–33],其它指标均正向指示 CUE。由于各指标内涵、测算方法、单位不同,难以比较变化绝对值,因此本文计算植被类型变化前后 CUE 指标的相对变化幅度,以便于进一步整理和归纳。CUE 相对变化幅度 $\Delta CUE(\%)$ 计算公式为: $\Delta CUE(\%) = (I_{after} - I_{before}) / I_{before}$

表 1 相关研究中涉及的 CUE 指标

Table 1 The indicators of soil mircobial CUE involved in related research

指标 Indicators	意义 Meaning	单位 Unit	与 CUE 的关系 The relationship with CUE	案例数量 The number of cases	代表文献 Representative literature
碳利用效率(化学计量比算法) CUE (biogeochemical equilibrium Model)	微生物将从环境中吸收的 C 分配给自身生长的比例。该方法结合土壤、微生物、酶化学计量比计算 CUE。	%	+	18	[24–25]
碳利用效率 CUE	土壤 PLFA 含量与矿化率的比值。	$\mu\text{mol PLFA}/\text{mmol CO}_2$	+	2	[26]
底物利用效率 Substrate use efficiency (SUE)	微生物从底物中吸收的 C 分配给生物量的比例。	%	+	15	[21]
热力学效率 Thermodynamic efficiency	微生物利用的能量(除代谢产热消耗外)占从底物中吸收的能量的比值。	%	+	2	[27]
细菌生长效率 Bacteria growth efficiency	由细菌驱动的将 SOC 分配给自身生长的比例为细菌生长效率。	%	+	2	[28]
微生物代谢商 Microbial metabolic quotient(qCO_2)	单位时间内,每单位微生物量的呼吸量。	$\text{CO}_2\cdot\text{C}\cdot\text{MBC}^{-1}\text{ t}^{-1}$	–	55	[29–30]
微生物商 Microbial quotient	土壤微生物量 C 与土壤有机碳的比值。	%	+	10	[30–31]

CUE: Soil microbial carbon use efficiency

2 原生林转变为次生林、天然林转变为人工林土壤微生物碳利用效率(CUE)变化

目前仅热带^[31]及温带^[30]地区少量研究发现,原生林转变为次生林后 CUE 下降^[30]或维持相同水平^[31]。天然林包括原生林和次生林两种类型。关于原生林转变为人工林后 CUE 的研究在热带^[31,34]、亚热带^[35–36]和温带^[30, 37]地区均有开展,CUE 相对变化幅度在(–)433% —(+)43.5% 之间。CUE 在原生林转变为人工林后普遍下降^[31,34–37],随种植年限延长,人工林与原生林间 CUE 差距缩小^[34–35],恢复^[30,34,37]至原生林 CUE 水平。值得注意的是,在原生针阔混交林转变为人工针阔混交林研究中观察到土壤微生物商(MBC/SOC)提高的现象^[30]。次生林转变为人工林土壤微生物 CUE 变化的研究聚焦于亚热带常绿阔叶林转变为人工针叶林,CUE 相对变化幅度在(–)144.4% —(–)9.5%之间,降低^[38–39]或维持^[39]原水平。

此外,在天然林转变为人工林的少量研究中观察到土层及采样季节对于 CUE 变化方向和幅度的影响。土层方面,亚热带地区原生米楮林转变为人工马尾松林、杉木林 40 年后,0—10 cm 土层 CUE 显著降低,而 10—20 cm 土层未发生明显变化^[36],而相同地区的次生常绿落叶阔叶林转变为杉木林 40 年后,0—20 cm 土层 CUE 维持原水平,60—80 cm 土层的 CUE 显著降低^[39]。采样季节方面,热带地区原生林退化为桉树林后,旱季 CUE 下降幅度高于雨季^[34]。

总体而言,原生林转变为次生林 CUE 下降或维持原有水平,天然林转变为人工林 CUE 下降,但随着人工林种植年限增长 CUE 可能恢复至原有水平。CUE 的变化幅度受到转变年限、植被类型、土层、采样季节、指示指标等多方面因素的影响,具有较大的变异。

3 林地转变为草地过程土壤微生物碳利用效率(CUE)的变化

林地转变为草地包括天然林和人工林转变为草地两种类型。目前关于天然林转变为草地后 CUE 变化的研究集中于热带和亚热带地区,CUE 相对变化幅度在(–)166.7%—(+)31.8%之间,草地 CUE 相对于天然林

降低^[21,31,40]或维持原水平^[21,29]。少量研究观察到土层和 CUE 指标对变化方向的影响。例如,热带地区次生林退化为草地后 0—60 cm 土层土壤底物利用效率(SUE)未发生明显变化,而 60—90 cm 土层 SUE 降低^[21]。亚热带栎类次生林转变为草地后土壤微生物代谢商($q\text{CO}_2$)未发生明显变化,微生物商(MBC/SOC)显著降低^[40],指示着两种不同的 CUE 变化方向。

热带^[31]、亚寒带地区^[27]人工林转变为草地后 CUE 相对变化幅度在(-)14.2%—(-)2.8%之间,下降^[27,31]或维持原水平^[31]。变化方向受到人工林年限的影响,初期人工林 CUE 与草地无显著差异,较成熟人工林 CUE 显著高于草地^[31]。

林地转变草地后 CUE 下降或维持与林地相同水平。天然林转变为草地后 CUE 的变化受到土层的影响,深层土壤变化明显。人工林转变为草地后 CUE 的变化受到人工林年限的影响,人工林种植年限越长,转变为草地后 CUE 的下降幅度越大。

4 林地与农业用地转变过程中土壤微生物碳利用效率(CUE)的变化

关于林地转变为农业用地后 CUE 变化的研究在热带^[21,41]、亚热带^[26,40]、温带^[28]、亚寒带^[27]地区均有开展,CUE 相对变化幅度在(-)581.8%—(+)144.1% 之间,变化方向复杂,降低^[21,27,37,40—41],维持^[21,28],提高^[26,28,42]现象均存在。CUE 下降的案例中发现耕作强度增加导致下降幅度提高^[27,40—41],而 CUE 维持或提高的案例中农耕地土壤养分含量及可利用性的提高对变化方向的影响则更为突出^[26,28]。

现有关于农业用地转变为林地后 CUE 变化的研究集中在亚热带^[43—44]、温带地区^[24—25],CUE 相对变化幅度在(-)35.3%—(+)44.6%之间,普遍发现 CUE 的提高^[24,43—44],少数案例发现 CUE 维持原水平^[25,43]或下降^[25]。林地植被类型影响着 CUE 的变化方向,例如亚热带地区农耕地转变为槟榔及柚木人工林 CUE 显著提高,而自然恢复为次生林和人工橡胶林后 CUE 未发生显著变化^[43]。荟萃分析发现,造林恢复年限对土壤微生物呼吸商影响强烈^[45],少有的农业用地恢复至林地过程中 CUE 动态的研究也证明了这一观点^[24—25]。两项研究均在温带地区开展,却观察到相反的变化趋势。玉米田转变为刺槐林后 CUE 随着林龄的延长逐渐提高^[24],而农田恢复为灌草丛、灌丛、早期森林和成熟森林的过程中,CUE 均低于农田,直至演替顶级森林 CUE 恢复至与农田同一水平^[25]。

林地与农业用地互相转变的过程中,CUE 的变化方向复杂,相对变化幅度变异较大。耕作措施及强度、植被类型及成熟度均会对 CUE 的变化产生影响。

5 草地退化及恢复土壤微生物碳利用效率(CUE)的变化

现有关于草地退化导致 CUE 变化的研究涉及草地—裸地、草地—荒漠、草地盐碱化、草地—农业用地 4 种类型。草地退化为裸地后 CUE 提高^[6]和降低^[46]的现象均有发现。草地荒漠化导致 CUE 提高^[47],盐渍化则会导致 CUE 降低^[20,48]。草地退化为农耕地,CUE 降低^[20,40]提高^[49]的情况均存在,而农业用地转变为草地后 CUE 提高^[25]。

少量关于草地恢复为林地后 CUE 变化的研究在温带^[25]和亚热带^[46]地区开展,CUE 提高^[46]和降低^[25]的现象均存在。例如,亚热带干旱区草地恢复为豆科灌丛后,CUE 显著提高 157.7%,而温带黄土高原地区草地恢复为灌草丛、灌丛、早期森林和成熟森林后,CUE 下降 13.7%—42.3%,随林龄延长 CUE 下降幅度减小^[25]。

从现有报道来看,草地退化(恢复)过程中 CUE 的变化均只有少量零散研究,难以得出共性的结论。

6 植被变化过程中影响土壤微生物碳利用效率(CUE)的因子与机制

全球及区域尺度的研究发现,不同植被类型的 CUE 具有较大差异^[50—51]。植被类型变化是土地利用变化中的重要环节,该过程中植被和土壤的变化共同影响着碳氮等元素的生物地球化学循环^[6],从而导致 CUE 的变化。通过总结现有研究进展,植被类型变化过程中影响 CUE 的因子主要包括植被、土壤性质、微生物群落,

它们相互影响,共同驱动着 CUE 变化(图 1)。

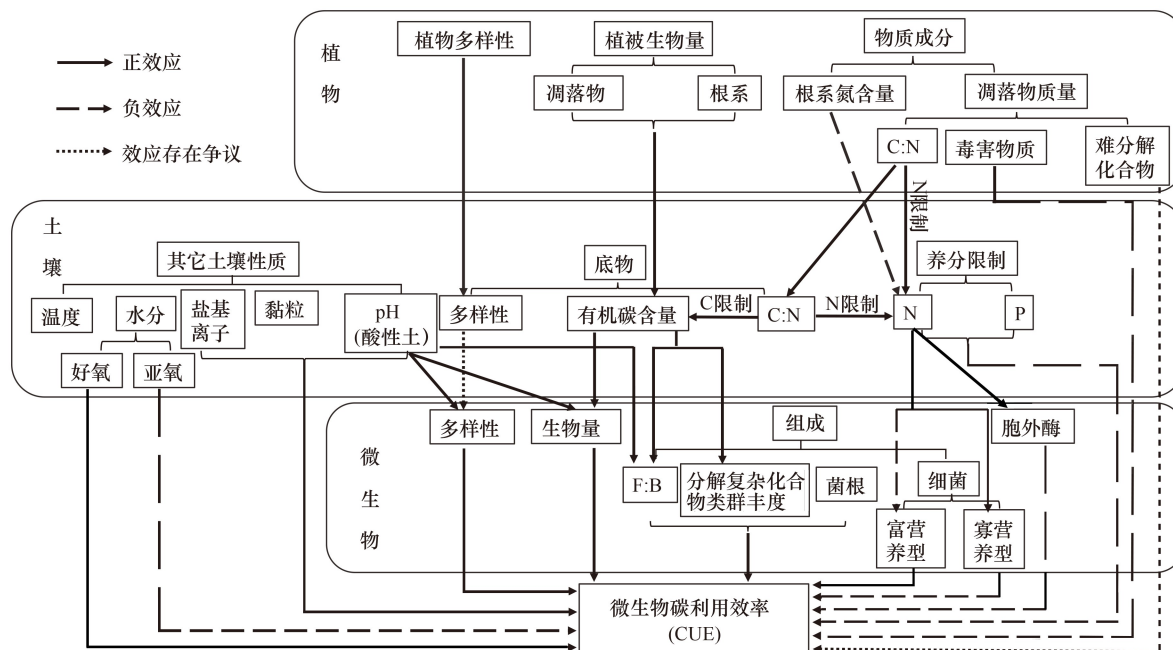


图 1 植被类型变化对土壤微生物碳利用效率 (CUE) 的影响机制

Fig.1 Mechanisms of vegetation type change on soil microbial carbon use efficiency (CUE)

C:N: 碳氮比 Carbon-to-Nitrogen ratio; pH: 酸碱度 acidity; C: 碳; N: 氮; P: 磷; F:B: 真菌细菌比 Fungi-to-Bacteria ratio

6.1 植被的影响

植被类型变化通过改变光合作用通量和初级净生产力以及改变包括植物根系呼吸、凋落物分解、土壤微生物呼吸在内的呼吸作用过程^[52]影响生态系统碳循环^[8],调控 CUE。

6.1.1 生物量与群落多样性的影响

植被变化过程中生产力的变化强烈调控着 CUE。植被退化导致的地上生物量、凋落物量降低导致 CUE 下降^[31, 34—36, 38, 41],恢复过程中凋落物生物量提高促进 CUE 提高^[46]。植被变化导致的群落多样性变化对 CUE 的影响存在争议,研究发现植物多样性提高会促进 CUE 提高^[30—31, 53],但也有研究发现在土壤养分限制的情况下,植物多样性并不会影响 CUE^[54]。植物多样性对 CUE 的影响有待进一步研究。

6.1.2 凋落物质量的影响

植被变化导致的凋落物质量变化也是调控 CUE 的重要因子^[55—56]。植被转变后凋落物养分与成分变化与 CUE 变化有关。研究发现,若植被变化后固氮植物多度提高,凋落物 N 含量提高将促进 CUE 的提高^[28, 46]。凋落物中丹宁等会对微生物造成生理毒害的物质增多会导致 CUE 下降^[53]。凋落物分解难易程度的改变也将引起 CUE 的变化。一般认为,微生物在分解复杂化合物时需要分泌更多胞外酶,增强呼吸代谢,从而导致 CUE 降低^[57—60]。但植被变化导致的凋落物分解难易程度变化对 CUE 的影响存在争议,有研究发现难分解的凋落物会刺激 CUE 提高^[56]。以凋落物 C:N 反应凋落物分解的难易程度^[61],在林地转变为农耕地^[26],天然林转变为人工林^[38]过程中均发现 CUE 与凋落物 C:N 的负相关关系,但也有研究发现在生态系统长期发展过程中,凋落物 C:N 与 CUE 正相关^[62]。凋落物 C:N 变化对 CUE 的影响效应可能与研究区土壤微生物主要受到碳限制还是养分限制有关^[60, 63]。植被变化过程中凋落物质量对 CUE 的影响仍有待更深入的研究。

6.1.3 根系的影响

植物根系作为连接植物与土壤的重要媒介,根系及其分泌物的变化强烈影响土壤碳循环^[12, 64—66]。但目前仅有少量研究将植被类型变化导致的根系变化与 CUE 相联系。发现植被恢复过程中,根系生物量提高将

促进 CUE 提高^[67],死亡根系氮含量提高及根系养分重吸收速率的下降会引起 CUE 提高^[68]。上述研究均以表层土壤为对象,关于根系对深层土壤 CUE 影响效应的研究十分贫乏。已有研究发现植被类型变化过程中 CUE 变化在土层之间的差别^[21, 36, 39],以及根系死亡分解对于深层土壤碳组分及微生物活动的剧烈影响^[69—70],因此对植被变化后深层土壤根系变化对 CUE 影响的研究是十分必要的。

6.2 土壤的影响

6.2.1 土壤有机碳及养分的影响

土壤有机碳作为微生物活动重要的碳源,强烈影响着 CUE^[15]。在次生林转变为人工林^[31, 34, 36, 38],林地转变为草地^[31, 40]、裸地^[32]或农业用地^[41],草地转变为农业用地^[40]等过程中均发现土壤有机碳损失,与 CUE 的下降密切相关^[31, 34, 36, 40—41]。

在植被类型变化导致的 CUE 变化过程中,土壤氮、磷养分含量及其可利用性也扮演着重要的角色^[15]。在草地转变为灌丛^[46]、林地转变为农业用地^[26, 28]过程中均发现土壤氮含量提高会促进微生物 CUE 提高。由于施肥作用^[21, 26]或作物的固氮属性^[28],农耕地可利用性 N 含量提高,缓解土壤 N 限制^[21]。因此农耕地 CUE 仍可以维持林地水平^[21]甚至高于林地^[26]。在林地与农业用地相互转变^[24—25, 42]以及林地转变为草地过程^[29]中均有发现土壤磷对 CUE 的促进作用,土壤低磷会限制微生物对碳的利用。

目前关于植被类型变化后土壤化学计量比变化对 CUE 影响的研究聚焦于 C:N。一般认为,无外源养分添加,高土壤 C:N 将导致较低的 CUE^[60]。在原生林退化为次生林^[30]及林地与农业用地互相转变的过程^[24, 26, 28]中土壤 C:N 与 CUE 的关系也证明了这一点。

6.2.2 其它土壤理化性质的影响

植被类型变化导致的其它土壤性质变化^[71—72]通过改变微生物生境驱动 CUE 变化。植被变化过程中土壤水分可以通过直接和间接作用影响 CUE。直接作用体现在,植被变化后土壤含水量、持水能力降低导致 CUE 降低^[36, 43],而当土壤水分含量过高时,该关系逆转。比如,沼泽湿地转化转变为水田 CUE 降低,而转变为旱田 CUE 提高^[73]。这可能是由于水分含量过高土壤处于亚氧环境,从而导致 CUE 大幅下降^[74]。间接作用体现在,植被恢复后期土壤水分提高促进植物生长,导致土壤 P 限制加剧,CUE 下降^[25]。已有研究发现植被类型变化会改变 CUE 对温度的响应^[75],但尚缺乏该过程中温度变化直接影响 CUE 的研究。

土壤质地会影响 CUE 对植被变化的敏感程度。黏土上发育的植被发生退化时,CUE 下降幅度低于砂土上发育的植被^[21]。土壤黏粒含量越高,CUE 越高,越能抵抗植被退化造成的负面影响^[20]。少量研究关注该过程中土壤 pH 与 CUE 的关系^[38, 62],均在酸性土壤上发育的植被中开展。发现天然林退化为人工林后,土壤 pH 降低导致交换性 H^+ 和 Al^{3+} 增加与 CUE 降低有关^[38]。植被长期演替过程中土壤 pH 与 CUE 的关系表现为单峰型,在 pH 为 4.7 时 CUE 达到峰值,而后随 pH 升高而降低^[62]。中性、碱性土壤上发育的植被变化后土壤 pH 与 CUE 的关系有待更深入的研究。盐基离子含量变化也会驱动 CUE 变化,土壤盐基离子的流失、盐渍化均会导致微生物 CUE 下降^[20, 48]。

6.3 微生物群落的影响

土壤微生物群落是 CUE 重要的驱动因子^[76]。生物量方面,天然林转变为人工林、林地转变为草地后均发现土壤微生物量与 CUE 同步下降^[21, 31, 34, 36]。多样性方面,多种植被类型变化的研究中发现土壤微生物多样性与 CUE 的正向同步变化^[24, 29, 40]。

植被类型变化后,微生物群落组成变化对 CUE 的影响包括真菌细菌比、真菌、细菌类群丰度变化 3 个方面。首先,植被类型变化后土壤真菌丰度^[27, 29, 38]、真菌细菌比的提高^[27]会促进 CUE 提高。该现象支持真菌主导土壤比细菌主导土壤具有更高 CUE 的观点^[77—78],但与 Margarida 等人^[79]报道的细菌主导土壤 CUE 更高相悖。第二,目前已发现部分真菌类群的重要作用。菌根真菌^[26, 48]、与复杂化合物分解相关的真菌丰度提高^[31]均会促进 CUE 提高。第三,CUE 与细菌类群的资源利用策略紧密关联^[56]。植被变化后土壤细菌群落中富营养型(copiotrophic)丰度提高将促进 CUE 的提高^[24, 80]。富营养细菌是土壤有机质和复杂化合物重要的

分解者^[81-82],在资源丰富的环境中丰度更高^[81, 83]。此外,该过程中还发现与复杂化合物分解有关的细菌类群丰度^[31]、革兰氏阴性菌丰度^[26-27, 32]对 CUE 的促进作用。

6.4 交互作用

据现有报道,植被转变后,植被—土壤—微生物对 CUE 影响的交互作用遵循该模式:植被变化引起土壤底物、养分及环境的变化,从而影响微生物群落组成及生理活动,导致 CUE 改变。现以植被转变后生物量、多样性、物质成分的变化作为起点,对影响 CUE 的交互作用机制进行总结。

生物量方面,若植被类型变化后凋落物、根系生物量降低,将引起土壤有机碳的同步下降。这意味着供给微生物活动的碳源减少,微生物需要消耗更多能量来获取碳源^[31, 34],造成微生物量^[21, 31, 34, 36]和分解复杂化合物的微生物类群丰度降低^[31],因此 CUE 降低^[31, 34-36, 38, 41]。

多样性方面,若植被类型变化后植物多样性提高,凋落物多样性也会提高,从而引起土壤底物多样性提高。但底物多样性提高是否会带动土壤微生物多样性提高存在争议,一种情况是底物多样性提高后微生物多样性同步提高,CUE 提高^[30-31, 40, 53];另一种情况是在养分限制的情况下,即使底物多样性提高微生物多样性也不会发生改变,因此不会对 CUE 造成影响^[54]。

物质成分方面,若植被类型变化后凋落物、根系养分含量提高会促进土壤养分含量提高,缓解养分限制,微生物 CUE 提高^[28, 32, 46, 68]。若植被类型变化后凋落物 C:N 提高,会引起土壤底物 C:N 的提高。但该过程中底物 C:N 变化对微生物群落组成和生理活动的影响存在两种情况。一种是养分限制情况下,土壤底物 C:N 提高会加剧底物和微生物间的化学计量比不平衡,N 限制加剧,刺激微生物分泌更多胞外酶^[60],呼吸消耗更多能量以获取养分^[84],造成微生物 CUE 下降^[24, 26, 28, 30]。另一种是 C 限制情况下,底物 C:N 提高向微生物提供更多的碳源,缓解 C 限制,土壤微生物 CUE 提高^[62]。

植被类型转变过程中还发现了土壤理化性质与微生物交互作用对 CUE 的影响。在酸性土壤中,若植被变化引起土壤酸化,土壤中的交换性 H^+ 和 Al^{3+} 增加,其对微生物的生理毒害作用将导致微生物活性、多样性及生物量降低,主导土壤有机质分解的菌群由真菌转变为细菌,导致 CUE 降低^[38]。由于黏粒的吸附作用,黏土比砂土更能抵抗植被变化可能引起的有机碳流失,因此黏粒含量越高的土壤中,植被变化导致的 CUE 变化幅度更小^[20-21]。植被变化过程中,其它交互作用对 CUE 的影响还有待进一步研究。

7 结论和展望

7.1 认知与结论

从过去 20 余年来植被类型变化对 CUE 的影响及其驱动因子的研究可以归纳出一些初步认知与结论。

(1) 目前关于植被类型变化导致 CUE 变化的研究主要涉及原生林-次生林、天然林(原生林、次生林)-人工林、林地-草地、林地-农业用地、草地退化和恢复这 5 类植被变化类型。原生林变化为次生林、天然林(原生林、次生林)变化为人工林、林地变化为草地后土壤微生物 CUE 下降,随变化终点植被发展时间延长,CUE 可能恢复至起点植被类型水平。林地/草地与农业用地相互转变导致的 CUE 变化方向复杂,下降、提高、保持原水平 3 种情况均存在。

(2) 土壤 CUE 相对变化幅度(林地-农业用地)>(原生林-人工林)>(草地-农业用地)>(天然林-草地)>(次生林-人工林)>(原生林-次生林)>(农业用地-林地)>(人工林-草地)。高成熟度植被发生转变时 CUE 的变化比低成熟度植被更加剧烈。植被类型变化以农业用地为起点或终点时 CUE 的变化幅度具有较大的变异性。

(3) 植被类型变化后 CUE 的变化主要由植被、土壤、微生物因子及其交互作用的驱动,指示 CUE 的指标、采样季节及土层也会在一定程度上影响其变化方向及幅度。

7.2 不足与展望

7.2.1 采用更直接的微生物 CUE 测定方法

现有相关研究中用于指示 CUE 的指标较多,各指标本身稳定性和代表性不一,导致研究结果的不确定

性^[27, 32]。建议在今后采用更为直接的同位素标记法测定 CUE, 有利于更准确地评估植被类型变化导致的 CUE 变化方向及幅度。

7.2.2 拓宽研究气候区及植被演替类型

目前对于寒带及干旱区的植被类型变化导致 CUE 变化的研究十分贫乏。涉及的植被变化类型有限, 对植被恢复过程的研究较少, 退化过程中多以林地为起点, 以灌丛及草地为起点的研究十分缺乏。建议在今后的研究中有针对性地拓宽研究气候区及植被变化类型。

7.2.3 土壤微生物 CUE 变化的动态监测

目前相关研究多采用空间代替时间的方法将植被类型变化起点和终点 CUE 进行对比, 十分缺乏 CUE 变化的动态监测研究, 对该过程中 CUE 动态变化的认识严重不足。此外, 已有研究发现植被类型变化导致的 CUE 变化具有季节性差异^[34, 41, 48], 因此深入开展 CUE 变化季节动态研究也是十分有必要的。

7.2.4 土壤微生物 CUE 变化的土层差异

已有少量研究发现, 植被类型变化导致 CUE 的变化情况在土层之间存在差异^[21, 36, 39], 但是研究结果存在争议, 有待更深入的研究。

7.2.5 植被类型变化导致的生态环境变化影响 CUE 的效应及机制

植被类型变化过程中植被、土壤、微生物对 CUE 的影响途径及机制仍然存在较多不明之处。目前大部分研究关注单因子的效应, 且仍存在较多争议, 对因子间的交互作用机制还有待深入。后续可重点关注植被类型变化过程中(1)植物根系、凋落物质量对 CUE 变化的影响机制。(2)土壤母质对 CUE 敏感性的影响。(3)土壤碳氮磷组分变化对 CUE 的影响机制。(4)土壤温度、物理结构变化对 CUE 的影响机制。(5)植被、土壤因子等外因与微生物组成、活动等内因对 CUE 变化的交互作用。深入研究植被类型变化导致 CUE 变化的驱动机制, 有助于模拟和预测植被类型变化对生态系统碳循环的影响。

致谢: 感谢中国科学院成都生物研究所刘鑫、黎小娟、杜燕、李丽等帮助写作, 特此致谢。

参考文献(References):

- [1] Chabrierie O, Laval K, Puget P, Desaire S, Alard D. Relationship between plant and soil microbial communities along a successional gradient in a chalk grassland in north-western France. *Applied Soil Ecology*, 2003, 24(1): 43-56.
- [2] 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.
- [3] Cutler N A, Chaput D L, van der Gast C J. Long-term changes in soil microbial communities during primary succession. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 69: 359-370.
- [4] Zhong Y, Yan W M, Wang R W, Wang W, Shangguan Z P. Decreased occurrence of carbon cycle functions in microbial communities along with long-term secondary succession. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 123: 207-217.
- [5] 潘英杰, 何志瑞, 刘玉林, 董凌勃, 吕文文, 上官周平, 邓蕾. 黄土高原天然次生林植被演替过程中土壤团聚体有机碳动态变化. *生态学报*, 2021, 41(13): 5195-5203.
- [6] Thomson B C, Ostle N J, McNamara N P, Oakley S, Whiteley A S, Bailey M J, Griffiths R I. Plant soil interactions alter carbon cycling in an upland grassland soil. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 253.
- [7] Guo L B, Gifford R M. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology*, 2002, 8(4): 345-360.
- [8] 白娥, 薛冰. 土地利用与土地覆盖变化对生态系统的影响. *植物生态学报*, 2020, 44(5): 543-552.
- [9] Palomo A, Jane Fowler S, Gülay A, Rasmussen S, Sicheritz-Ponten T, Smets B F. Metagenomic analysis of rapid gravity sand filter microbial communities suggests novel physiology of *Nitrospira* spp. *The ISME Journal*, 2016, 10(11): 2569-2581.
- [10] Voříšková J, Baldrian P. Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *The ISME Journal*, 2013, 7(3): 477-486.
- [11] Kallenbach C M, Frey S D, Grandy A S. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 2016, 7: 13630.

- [12] 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.
- [13] Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, 2010, 3 (5): 336-340.
- [14] Gleixner G. Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies. *Ecological Research*, 2013, 28(5): 683-695.
- [15] Widdig M, Schleuss P M, Biederman L A, Borer E T, Crawley M J, Kirkman K P, Seabloom E W, Wragg P D, Spohn M. Microbial carbon use efficiency in grassland soils subjected to nitrogen and phosphorus additions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 146: 107815.
- [16] Finn D, Kopittke P M, Dennis P G, Dalal R C. Microbial energy and matter transformation in agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 111: 176-192.
- [17] Geyer K M, Kyker-Snowman E, Grandy A S, Frey S D. Microbial carbon use efficiency: accounting for population, community, and ecosystem-scale controls over the fate of metabolized organic matter. *Biogeochemistry*, 2016, 127(2): 173-188.
- [18] Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, 2010, 3 (5): 336-340.
- [19] Guillaume T, Marangut D, Murtlaksono K, Kuzyakov Y. Sensitivity and resistance of soil fertility indicators to land-use changes: new concept and examples from conversion of Indonesian rainforest to plantations. *Ecological Indicators*, 2016, 67: 49-57.
- [20] Goenster S, Grindler C, Buerkert A, Joergensen R G. Soil microbial indicators across land use types in the river oasis Bulgan sum center, Western Mongolia. *Ecological Indicators*, 2017, 76: 111-118.
- [21] Okolo C C, Dippold M A, Gebresamuel G, Zenebe A, Haile M, Bore E. Assessing the sustainability of land use management of northern Ethiopian drylands by various indicators for soil health. *Ecological Indicators*, 2020, 112: 106092.
- [22] Xu X F, Schimel J P, Janssens I A, Song X, Song C C, Yu G R, Sinsabaugh R L, Tang D D, Zhang X C, Thornton P E. Global pattern and controls of soil microbial metabolic quotient. *Ecological Monographs*, 2017, 87(3): 429-441.
- [23] Wieder W R, Allison S D, Davidson E A, Georgiou K, Hararuk O, He Y J, Hopkins F, Luo Y Q, Smith M J, Sulman B, Todd-Brown K, Wang Y P, Xia J Y, Xu X F. Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models. *Global Biogeochemical Cycles*, 2015, 29(10): 1782-1800.
- [24] Zhong Z K, Li W J, Lu X Q, Gu Y Q, Wu S J, Shen Z Y, Han X H, Yang G H, Ren C J. Adaptive pathways of soil microorganisms to stoichiometric imbalances regulate microbial respiration following afforestation in the Loess Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: 108048.
- [25] Cui Y X, Wang X, Zhang X C, Ju W L, Duan C J, Guo X B, Wang Y Q, Fang L C. Soil moisture mediates microbial carbon and phosphorus metabolism during vegetation succession in a semiarid region. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 147: 107814.
- [26] Marti-Roura M, Hagedorn F, Rovira P, Romanyà J. Effect of land use and carbonates on organic matter stabilization and microbial communities in Mediterranean soils. *Geoderma*, 2019, 351: 103-115.
- [27] Bölscher T, Wadsö L, Börjesson G, Herrmann A M. Differences in substrate use efficiency: impacts of microbial community composition, land use management, and substrate complexity. *Biology and Fertility of Soils*, 2016, 52(4): 547-559.
- [28] Lee Z M, Schmidt T M. Bacterial growth efficiency varies in soils under different land management practices. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 69: 282-290.
- [29] Hafich, Perkins, Hauge, Barry, Eaton. Implications of land management on soil microbial communities and nutrient cycle dynamics in the lowland tropical forest of northern *Costa Rica*. *Tropical Ecology*, 2012, 53(2): 215-224.
- [30] Fang X M, Yu D P, Zhou W M, Zhou L, Dai L M. The effects of forest type on soil microbial activity in Changbai Mountain, Northeast China. *Annals of Forest Science*, 2016, 73(2): 473-482.
- [31] Eaton W D, McGee K M, Donnelly R, Lemenze A, Karas O, Hajibabaei M. Differences in the soil microbial community and carbon-use efficiency following development of *Vochysia guatemalensis* tree plantations in unproductive pastures in *Costa Rica*. *Restoration Ecology*, 2019, 27(6): 1263-1273.
- [32] Hamer U, Makeschin F, An S, Zheng F L. Microbial activity and community structure in degraded soils on the Loess Plateau of China. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2009, 172(1): 118-126.
- [33] Anderson T H, Domsch K H. The metabolic quotient for CO_2 ($q\text{CO}_2$) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1993, 25(3): 393-395.
- [34] Cortez C T, Nunes L A P L, Rodrigues L B, Eisenhauer N, Araújo A S F. Soil microbial properties in *Eucalyptus grandis* plantations of different

- ages. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2014, 14: 734-742.
- [35] Chen G S, Yang Y S, Yang Z J, Xie J S, Guo J F, Gao R, Yin Y F, Robinson D. Accelerated soil carbon turnover under tree plantations limits soil carbon storage. *Scientific Reports*, 2016, 6: 19693.
- [36] 纪娇娇, 郑蔚, 杨智杰, 王全成, 熊德成, 胥超, 杨玉盛. 亚热带森林转换对土壤微生物呼吸及其熵值的影响. *生态学报*, 2020, 40(3): 800-807.
- [37] Fang X M, Wang Q L, Zhou W M, Zhao W, Wei Y W, Niu L J, Dai L M. Land use effects on soil organic carbon, microbial biomass and microbial activity in Changbai Mountains of Northeast China. *Chinese Geographical Science*, 2014, 24(3): 297-306.
- [38] Xu G, Liu Y, Long Z J, Hu S L, Zhang Y B, Jiang H. Effects of exotic plantation forests on soil edaphon and organic matter fractions. *Science of the Total Environment*, 2018, 626: 59-68.
- [39] Lyu M K, Xie J S, Ukonmaanaho L, Jiang M H, Li Y Q, Chen Y, Yang Z J, Zhou Y X, Lin W S, Yang Y S. Land use change exerts a strong impact on deep soil C stabilization in subtropical forests. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(9): 2305-2317.
- [40] Lagomarsino A, Benedetti A, Marinari S, Pompili L, Moscatelli M C, Roggero P P, Lai R, Ledda L, Grego S. Soil organic C variability and microbial functions in a Mediterranean agro-forest ecosystem. *Biology and Fertility of Soils*, 2011, 47(3): 283-291.
- [41] Pabst H, Gerschlaue F, Kiese R, Kuzyakov Y. Land use and precipitation affect organic and microbial carbon stocks and the specific metabolic quotient in soils of eleven ecosystems of Mt. Kilimanjaro, Tanzania. *Land Degradation & Development*, 2016, 27(3): 592-602.
- [42] Mganga K Z, Razavi B S, Kuzyakov Y. Land use affects soil biochemical properties in Mt. Kilimanjaro region. *CATENA*, 2016, 141: 22-29.
- [43] Lungmuana, Singh S B, Choudhury B U, Vanthawmliana, Saha S, Hnamte V. Transforming jhum to plantations: effect on soil microbiological and biochemical properties in the foot hills of North Eastern Himalayas, India. *CATENA*, 2019, 177: 84-91.
- [44] Zhang Q, Wu J J, Yang F, Lei Y, Zhang Q F, Cheng X L. Alterations in soil microbial community composition and biomass following agricultural land use change. *Scientific Reports*, 2016, 6: 36587.
- [45] Zhao F Z, Ren C J, Han X H, Yang G H, Wang J, Doughty R, Wang Z T. Trends in soil microbial communities in afforestation ecosystem modulated by aggradation phase. *Forest Ecology and Management*, 2019, 441: 167-175.
- [46] Cable J M, Ogle K, Tyler A P, Pavao-Zuckerman M A, Huxman T E. Woody plant encroachment impacts on soil carbon and microbial processes: results from a hierarchical Bayesian analysis of soil incubation data. *Plant and Soil*, 2009, 320(1): 153-167.
- [47] 吴秀芝, 阎欣, 王波, 刘任涛, 安慧. 荒漠草地沙漠化对土壤-微生物-胞外酶化学计量特征的影响. *植物生态学报*, 2018, 42(10): 1022-1032.
- [48] de Barros Silva Leite M C, dos Santos Freire M B G, de Queiroz J V J, Maia L C, Duda G P, de Medeiros E V. Mycorrhizal *Atriplex nummularia* promote revegetation and shifts in microbial properties in saline Brazilian soil. *Applied Soil Ecology*, 2020, 153: 103574.
- [49] Hamer U, Makeschin F, Stadler J, Klotz S. Soil organic matter and microbial community structure in set-aside and intensively managed arable soils in NE-Saxony, Germany. *Applied Soil Ecology*, 2008, 40(3): 465-475.
- [50] Takriti M, Wild B, Schneckner J, Mooshammer M, Knoltsch A, Lashchinskiy N, Eloy Alves R J, Gentsch N, Gittel A, Mikutta R, Wanek W, Richter A. Soil organic matter quality exerts a stronger control than stoichiometry on microbial substrate use efficiency along a latitudinal transect. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 121: 212-220.
- [51] Qiao Y, Wang J, Liang G P, Du Z G, Zhou J, Zhu C, Huang K, Zhou X H, Luo Y Q, Yan L M, Xia J Y. Global variation of soil microbial carbon-use efficiency in relation to growth temperature and substrate supply. *Scientific Reports*, 2019, 9: 5621.
- [52] Quesada B, Arneeth A, Robertson E, de Noblet-Ducoudré N. Potential strong contribution of future anthropogenic land-use and land-cover change to the terrestrial carbon cycle. *Environmental Research Letters*, 2018, 13(6): 064023.
- [53] Fernández-Alonso M J, Curiel Yuste J, Kitzler B, Ortiz C, Rubio A. Changes in litter chemistry associated with global change-driven forest succession resulted in time-decoupled responses of soil carbon and nitrogen cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 120: 200-211.
- [54] Prommer J, Walker T W N, Wanek W, Braun J, Zezula D, Hu Y T, Hofhansl F, Richter A. Increased microbial growth, biomass, and turnover drive soil organic carbon accumulation at higher plant diversity. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 669-681.
- [55] Manzoni S. Flexible carbon-use efficiency across litter types and during decomposition partly compensates nutrient imbalances-results from analytical stoichiometric models. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 661.
- [56] Fanin N, Bertrand I. Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 94: 48-60.
- [57] Öquist M G, Erhagen B, Haei M, Sparman T, Ilstedt U, Schleucher J, Nilsson M B. The effect of temperature and substrate quality on the carbon use efficiency of saprotrophic decomposition. *Plant and Soil*, 2017, 414(1): 113-125.
- [58] Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 45(2): 115-131.

- [59] 陈智, 于贵瑞. 土壤微生物碳素利用效率研究进展. 生态学报, 2020, 40(3): 756-767.
- [60] Manzoni S, Taylor P, Richter A, Porporato A, Ågren G I. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 79-91.
- [61] 杨万勤, 邓仁菊, 张健. 森林凋落物分解及其对全球气候变化的响应. 应用生态学报, 2007, 18(12): 2889-2895.
- [62] Oliver E E, Houlton B Z, Lipson D A. Controls on soil microbial carbon use efficiency over long-term ecosystem development. *Biogeochemistry*, 2021, 152(2): 309-325.
- [63] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, Peñuelas J, Richter A, Sardans J, Wanek W. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 133-155.
- [64] Wang H, Liu S R, Wang J X, Shi Z M, Lu L H, Zeng J, Ming A G, Tang J X, Yu H L. Effects of tree species mixture on soil organic carbon stocks and greenhouse gas fluxes in subtropical plantations in China. *Forest Ecology and Management*, 2013, 300: 4-13.
- [65] Vesterdal L, Schmidt I K, Callesen I, Nilsson L O, Gundersen P. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(1): 35-48.
- [66] Xue Z J, An S S, Cheng M, Wang W Z. Plant functional traits and soil microbial biomass in different vegetation zones on the Loess Plateau. *Journal of Plant Interactions*, 2014, 9(1): 889-900.
- [67] de Feudis M, Falsone G, Vianello G, Vittori Antisari L. The conversion of abandoned chestnut forests to managed ones does not affect the soil chemical properties and improves the soil microbial biomass activity. *Forests*, 2020, 11(8): 786.
- [68] Xu M P, Jian J N, Wang J Y, Zhang Z J, Yang G H, Han X H, Ren C J. Response of root nutrient resorption strategies to rhizosphere soil microbial nutrient utilization along *Robinia pseudoacacia* plantation chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 2021, 489: 119053.
- [69] Fontaine S, Barot S, Barré P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 2007, 450(7167): 277-280.
- [70] Lü M K, Xie J S, Wang C, Guo J F, Wang M H, Liu X F, Chen Y, Chen G S, Yang Y S. Forest conversion stimulated deep soil C losses and decreased C recalcitrance through priming effect in subtropical China. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, 51(7): 857-867.
- [71] Huang D, Wang K, Wu W L. Dynamics of soil physical and chemical properties and vegetation succession characteristics during grassland desertification under sheep grazing in an agro-pastoral transition zone in Northern China. *Journal of Arid Environments*, 2007, 70(1): 120-136.
- [72] Peng X H, Tamura K, Asano M, Takano A, Kawagoe M, Kamijo T. Changes in soil physical and chemical properties during vegetation succession on Miyake-Jima island. *Forests*, 2021, 12(11): 1435.
- [73] 宫超, 宋长春, 谭稳稳, 张加双. 三江平原沼泽湿地垦殖对土壤微生物学性质影响研究. 生态环境学报, 2015, 24(6): 972-977.
- [74] Zheng Q, Hu Y T, Zhang S S, Noll L, Böckle T, Richter A, Wanek W. Growth explains microbial carbon use efficiency across soils differing in land use and geology. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 45-55.
- [75] Bölscher T, Ågren G I, Herrmann A M. Land-use alters the temperature response of microbial carbon-use efficiency in soils: a consumption-based approach. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 140: 107639.
- [76] Domeignoz-Horta L A, Pold G, Liu X J A, Frey S D, Melillo J M, DeAngelis K M. Microbial diversity drives carbon use efficiency in a model soil. *Nature Communications*, 2020, 11: 3684.
- [77] Strickland M S, Rousk J. Considering fungal: bacterial dominance in soils-Methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1385-1395.
- [78] Malik A A, Chowdhury S, Schlager V, Oliver A, Puissant J, Vazquez P G M, Jehmlich N, von Bergen M, Griffiths R I, Gleixner G. Soil fungal: bacterial ratios are linked to altered carbon cycling. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1247.
- [79] Soares M, Rousk J. Microbial growth and carbon use efficiency in soil: links to fungal-bacterial dominance, SOC-quality and stoichiometry. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 195-205.
- [80] Yaghoubi Khanghahi M, Cucci G, Lacolla G, Lanzellotti L, Crecchio C. Soil fertility and bacterial community composition in a semiarid Mediterranean agricultural soil under long-term tillage management. *Soil Use and Management*, 2020, 36(4): 604-615.
- [81] Dong W Y, Liu E K, Yan C R, Tian J, Zhang H H, Zhang Y Q. Impact of no tillage *vs.* conventional tillage on the soil bacterial community structure in a winter wheat cropping succession in Northern China. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 80: 35-42.
- [82] Rampelotto P H, de Siqueira Ferreira A, Barboza A D M, Roesch L F W. Changes in diversity, abundance, and structure of soil bacterial communities in Brazilian savanna under different land use systems. *Microbial Ecology*, 2013, 66(3): 593-607.
- [83] McHugh T A, Schwartz E. Changes in plant community composition and reduced precipitation have limited effects on the structure of soil bacterial and fungal communities present in a semiarid grassland. *Plant and Soil*, 2015, 388(1): 175-186.
- [84] Jiang X Y, Deneff K, Stewart C E, Cotrufo M F. Controls and dynamics of biochar decomposition and soil microbial abundance, composition, and carbon use efficiency during long-term biochar-amended soil incubations. *Biology and Fertility of Soils*, 2016, 52(1): 1-14.