

土壤颗粒态有机碳与矿物结合态有机碳 对气候变暖响应的研究进展

张睿博^{1,2,4}, 汪金松^{2*}, 王全成², 胡健^{1,4}, 吴菲^{1,2,4}, 刘宁², 高章伟^{2,3},
时蓉喜^{1,2,4}, 刘梦洁², 周青平^{1,4}, 牛书丽²

(1. 西南民族大学草地资源学院, 成都 610041; 2. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络
观测与模拟重点实验室, 北京 100101; 3. 福建农林大学菌草与生态学院, 福州 350000;
4. 西南民族大学四川若尔盖高寒湿地生态系统国家野外科学观测研究站, 成都 610041)

摘要:提高陆地生态系统固碳增汇能力是如期实现“双碳”目标最为经济、绿色的途径之一。土壤颗粒态有机碳与矿物结合态有机碳作为重要的土壤有机碳组分,是精细诊断陆地生态系统碳循环变化的关键。已有研究表明气候变暖改变了陆地生态系统碳循环,同时对植物和微生物源有机碳输入产生影响,但关于土壤有机碳组分对气候变暖响应及其影响因素的研究尚未有统一结论。论文系统介绍了土壤颗粒态和矿物结合态有机质分组框架;阐述两种组分形成、转化和稳定过程;梳理目前学术界关于土壤颗粒态有机碳和矿物结合态有机碳对气候变暖响应及其影响因素的研究进展。在此基础上讨论现有研究的不足和未来面临的挑战,并提出目前亟需解决的关键科学问题及未来研究方向,以期为制定土壤有机碳管理措施和应对气候变化提供一定的理论参考。

关键词:土壤有机碳;气候变暖;土壤颗粒态有机碳;矿物结合态有机碳;微生物残体碳

自20世纪以来,由于气候变化和人类活动的加剧,全球平均气温升高超过1.1℃,预计到2100年将再增加1~5.7℃^[1],特别是在高纬度和高海拔地区增温幅度更大^[2]。进一步落实温室气体减排措施,加强陆地生态系统固碳增汇能力已成为全世界的共识^[3]。中国已向全世界庄严承诺:力争于2030年前二氧化碳排放达到峰值、2060年前实现“碳中和”^[4]。陆地生态系统固碳,是实现碳中和美好愿景最为经济可行和环境友好的途径。土壤碳库作为陆地生态系统最大的碳库,超过植被碳库和大气碳库的总和,是陆地生态系统固碳的主体^[5]。土壤同

时是陆地生态系统最大的碳排放源,每年的碳释放量约为60~80 Pg C(1 Pg=10亿t),是人类活动碳排放量的6~8倍。增温可能导致土壤向大气中释放温室气体(如二氧化碳、甲烷等),进而对气候变暖产生强烈的正反馈效应^[6]。因此,深入研究土壤不同碳库对气候变暖的响应规律,明晰植物和微生物来源底物对土壤有机碳的相对贡献,揭示不同碳库对气候变暖响应的生物和非生物调控机制刻不容缓。

目前,中国主要陆地生态系统(森林、草地、灌丛、农田)的土壤有机碳储量评估工作已取得较大突破,但对土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)库

收稿日期:2023-07-13;修订日期:2023-09-28。

基金项目:国家自然科学基金项目(32171593);西南民族大学中央高校基本科研业务费专项(2022NYXXS046)。[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No. 32171593; The Fundamental Research Funds for the Central Universities, Southwest Minzu University, No. 2022NYXXS046.]

第一作者简介:张睿博(1998—),男,硕士生,内蒙古乌海人,主要研究方向为土壤有机碳动态对全球变化的响应。

E-mail: zhangruibo@stu.swun.edu.cn

*通信作者简介:汪金松(1984—),男,博士,安徽天长人,副研究员,硕士生导师,主要研究方向为土壤碳循环与全球变化。

E-mail: wangjinsong@igsrr.ac.cn

引用格式:张睿博,汪金松,王全成,等.土壤颗粒态有机碳与矿物结合态有机碳对气候变暖响应的研究进展[J].地理科学进展,2023,42(12): 2471-2484. [Zhang Ruibo, Wang Jinsong, Wang Quancheng, et al. Responses of soil particulate and mineral-associated organic carbon to climate warming: A review. Progress in Geography, 2023, 42(12): 2471-2484.] DOI: 10.18306/dlkxjz.2023.12.015

的精细计量仍然不足,特别是对土壤不同有机碳组分的储量、形成和转化过程、稳定机制及其对气候变化的响应缺乏清楚的认识^[7]。理解土壤有机碳变化特征是认识土壤有机碳对气候变化响应的基础,近年来,关于土壤有机碳对气候变暖的响应已经引起科学界的广泛关注^[8-9]。不同陆地生态系统(如高寒草地、热带森林和北极苔原)增温控制实验结果表明,土壤有机碳对增温的响应不一致^[10-11]。由于土壤有机碳库容量大、周转时间长、来源和组分复杂且不同组分稳定性各异^[12],导致在短期内捕捉到土壤有机碳库的微小变化非常困难。考虑到土壤的高度异质性^[13-15],土壤有机碳不同组分对气候变暖的响应可能存在一定差异,进而影响土壤有机碳响应气候变暖的大小和方向^[14,16-17]。为更好地了解土壤有机质的形成机制及其对气候变化和人类活动的响应,研究者可依据侧重的科学问题,采用物理、化学、生物或多学科联合的划分依据对土壤有机碳进行分组研究。例如,由于自身生化难分解性、矿物保护和团聚体保护的差异^[18-19],土壤有机碳通常包含着不同周转时间的碳组分,依据有机碳周转速率,可将土壤有机碳划分为周转时间在0.1~0.5 a的活性碳库和周转时间在50~3000 a的惰性碳库^[20]。此外,亦可依据土层深度(表层土壤和深层土壤)、化学性质(如溶解性、水解性和氧化性)、物理结构(粒径和密度)和生物学特征(生物可利用性和来源性)对土壤有机碳进行划分。面对多样化的土壤有机碳分组方法,结合各自优缺点,近年来学术界开始尝试采用物理和化学相结合方法,将土壤有机碳划分为颗粒态有机碳与矿物结合态有机碳,以期对土壤有机碳组分精细化研究提供支持。

颗粒态有机碳(particulate organic carbon, POC)和矿物结合态有机碳(mineral-associated organic carbon, MAOC)作为土壤有机碳的两种物理组分,在来源、性质和功能方面截然不同。POC以未完全分解的植物残体为主,易被分解者获得;MAOC主要以低分子量化合物的“矿物吸附”为主,微生物源化合物较多,通常难以被微生物分解。MAOC和POC在保护机制方面的差异使得MAOC往往比POC的周转时间更长。由于陆地生态系统的复杂性以及研究手段的限制,SOC、POC和MAOC对气候变暖响应以及土壤、植物和微生物对POC和MAOC变化的调控机制还十分薄弱^[21]。基于土壤有机质(soil organic matter, SOM)的形成、稳定性、功能方面的差异,通过物理—化学联合的方法将SOM分

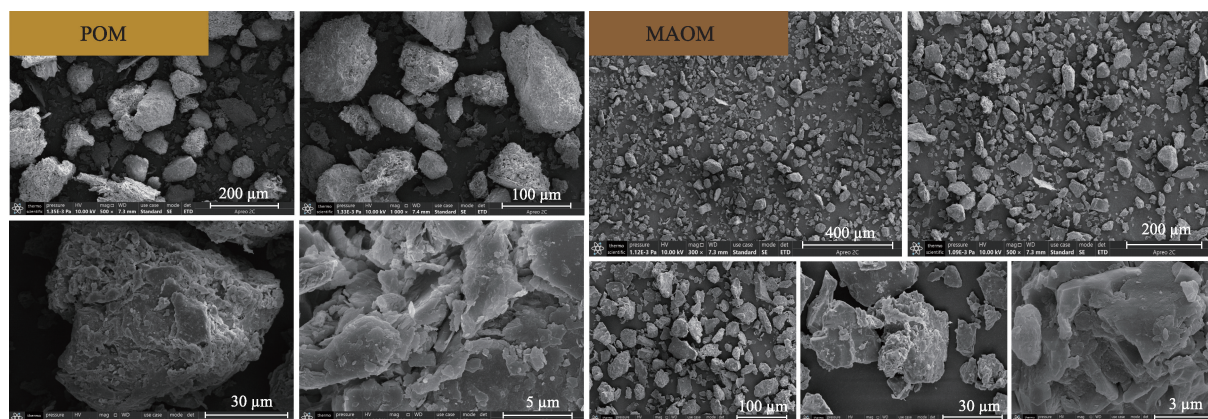
离为颗粒态有机质(particulate organic matter, POM)和矿物结合态有机质(Mineral-associated organic matter, MAOM)逐渐成为学术界共识^[22-24]。且土壤有机质物理—化学联合分组法可用于不同生态系统类型、不同土壤深度以及不同尺度土壤有机碳组分的比较,有助于更好地理解和预测气候变暖背景下土壤有机碳的动态变化^[25-26]。

1 土壤颗粒态与矿物结合态有机质的基本属性

土壤有机质包括各类腐殖物质(如胡敏酸、富里酸和胡敏素)和非腐殖物质(糖类、蛋白质和木质素等),不同化学结构的物质被分解的难易程度差异较大,且土壤有机质组分都存在一定程度的不均匀性^[27]。POM和MAOM均属于复杂化合物,两者在来源、组成、稳定性和功能等方面具有显著差异。依据土壤粒径大小和有机碳密度的物理分组方法可以在最大化保留不同有机质组分特性的同时,兼具较高的可操作性^[28]。

1.1 POM和MAOM的组成成分

对SOM组成成分的探讨可以追溯到20世纪中期,当时人们认为微生物可以合成一种“抗体”促进土壤“腐殖质”的稳定性,这也是早期关于微生物对SOM稳定性贡献研究的探索开端^[29]。随着物理化学技术的发展,同位素标记法开始被应用于研究土壤组成变化。研究发现,氨基糖作为土壤微生物细胞壁的重要成分,可以相对稳定地保留在土壤中^[30],这也为随后微生物标志物技术的产生和应用奠定了基础。在很长一段时间,定量分析微生物对SOM的贡献被认为是难以实现的壁垒,直到分子指纹图谱技术的发展,核磁共振仪的出现使得微生物源和植物源输入对SOM组分的贡献从“定性研究”走向“定量研究”。“腐殖质”一度被认为是微生物分解植物残体后的产物,也是土壤有机质的前体,但新的观点更倾向于将其定义为SOM形成或积累过程的某一阶段^[31-32]。换言之,SOM是植物残体、微生物残体及分泌物在土壤中不同分解时期的残留复杂化合物^[27,33-35]。随着POM和MAOM分组框架的推广,学术界开始逐渐关注这两个组分以及它们对气候变化的响应。多数研究认为,POM主要源于未分解、半分解的植物残体,其主要成分包括纤维素、半纤维素和植物来源的酚类物质(如木质素酚类等),以及土壤真菌来源的几丁质和木聚糖酶等(图1)。



注:土壤样品来自四川若尔盖高寒湿地生态系统国家野外科学观测研究站高寒草甸生态系统。

图1 POM和MAOM电镜扫描图

Fig.1 Scanning electron microscopy image of the interface of soil POM and MAOM

这些物质具有比重小、C/N 较高(约 10~40)、易被分解者获得等特点,但由于化学成分的复杂性和较高的活化能,通常很少能被植物利用^[36-37]。而 MAOM 主要由植物和微生物残体通过与土壤矿物结合或团聚体闭蓄形成^[38-39],其主要成分包括碳水化合物、蛋白质、脂类物质等,其中多糖和脂类物质分别占总 MAOM 的 18%~52% 和 3%~45%^[40-41],由于 MAOM 组成成分的 C/N 更低,养分浓度更高,且不需要过多解聚过程即可被微生物和植物利用,因此,分解的活化能相较 POM 更高^[24]。

1.2 POM 和 MAOM 的来源和形成过程

解析土壤有机质组分形成过程及其影响因素是理解土壤有机碳组分变化特征的根本。由于化学和物理性质的不同,POM 和 MAOM 形成的影响因素存在差异。关于 POM 和 MAOM 形成过程的认识逐渐转移至土壤微生物对植物残体分解以及微生物源有机质的形成和积累上^[42-43]。土壤 POM 主要通过植物残体在物理化学作用下的破碎过程从凋落物层(O 层)、土壤有机层(A 层)和根际进入矿物质土壤层(B 层)^[44]。其中部分植物残体在土壤微生物胞外酶的作用下发生分解,所产生的小分子植物源碳底物可以被微生物直接利用,此过程称为微生物对植物源碳的体外修饰途径^[45](图 2)。而通过微生物体外修饰后仍然不能被微生物利用的部分分解的植物残体,则在土壤矿物吸附的作用下形成较为稳定的植物源 MAOM^[46-47]。大分子植物源碳底物被微生物同化后,一部分经呼吸作用释放,另一部分用于合成微生物自身生物量。微生物在不断地生长、死亡这一周转过程中产生微生物残体输送

到土壤,此过程称为微生物对植物源碳的体内周转途径(图 2)。其中一部分微生物残体会被微生物活体再利用^[38],剩下的微生物残体连同微生物分解过程中产生的其他小分子代谢产物(如微生物分泌物),则与土壤矿物结合或以团聚体形式保留进而形成微生物源 MAOM^[48],还有小部分可溶性有机质(DOM)可以直接与土壤中的金属离子结合形成植物源 MAOM,并在土壤中积累(图 2)。

1.3 POM 和 MAOM 的稳定性

在土壤有机质组分的稳定机制方面,传统观点认为土壤有机质的分子结构决定土壤有机质组分的可分解性。随着研究的深入,空间隔离和微生物不可获得性作为两种主要稳定机制,已经成为受关注的热点方向之一^[49]。目前,学术界逐渐达成共识,认为土壤有机质组分的稳定性不仅受自身分子结构的影响,也受土壤基质的物理化学保护(如矿质结构或团聚体阻碍相关水解酶与有机质的化学反应)和微生物活性变化(如淹水导致的厌氧环境或极端温度对微生物活性的抑制作用)的共同调控^[32]。具体而言,土壤矿物的化学保护作用 and 土壤团聚体的闭蓄作用可以在微生物和底物之间起到隔离作用,土壤矿物与有机质的螯合作用形成的有机-无机复合体会显著抑制化学反应速率,团聚体或土壤矿物中 O₂ 浓度较低亦会限制微生物和胞外酶的反应活性^[50-51]。土壤有机碳所处环境条件,如冰冻或者淹水所产生的厌氧环境也是影响微生物能否顺利接触到有机碳以及自身活性的重要限制因素。理论上 POM 和 MAOM 可以同时闭蓄在团聚体中,但考虑到团聚体的闭蓄作用要小于

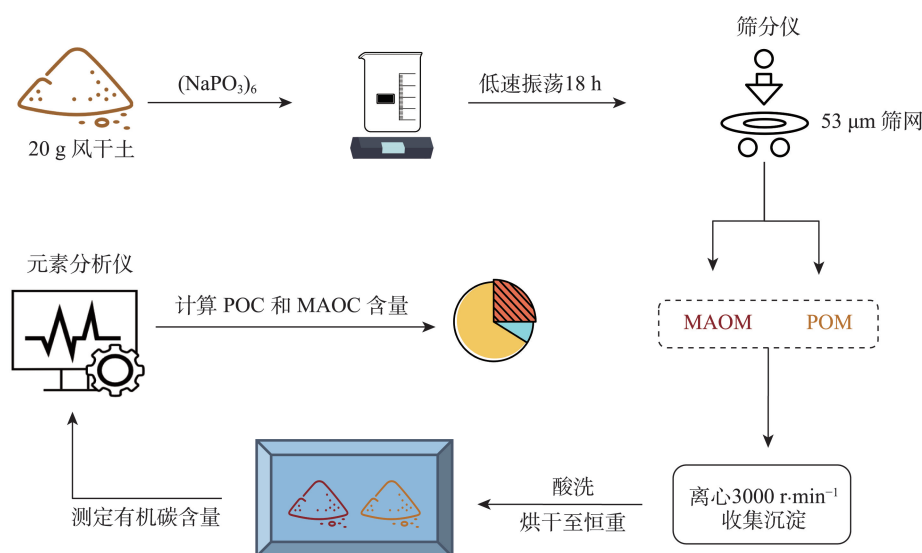


图3 土壤颗粒碳与矿物结合态有机碳分组流程示意图

Fig.3 Schematic diagram of the grouping process of soil particulate and mineral-associated organic carbon

无机碳), 去除烧杯重量后得到 POM 和 MAOM 质量, 并得出质量回收率。④ 研磨 POM 和 MAOM 固体至粉末状后过 100 目筛, 利用元素分析仪 (Elementar vario EL cube, 德国) 分别测定 POM 和 MAOM 中有机碳含量 (即 OC_{POM} 和 OC_{MAOM}), 基于土壤样品回收质量计算全土中 POC 和 MAOC 含量以及回收率。具体公式如下:

$$\text{质量回收率} = \frac{\text{Mass}_{POM} + \text{Mass}_{MAOM}}{\text{Mass}_{Bulk}} \times 100\% \quad (1)$$

$$POC(\text{mg C g}^{-1} \text{ 全土}) = \frac{\text{Mass}_{POM} \times OC_{POM}}{\text{Mass}_{Bulk} \times \text{质量回收率}} \quad (2)$$

$$MAOC(\text{mg C g}^{-1} \text{ 全土}) = \frac{\text{Mass}_{MAOM} \times OC_{MAOM}}{\text{Mass}_{Bulk} \times \text{质量回收率}} \quad (3)$$

$$\text{碳回收率} = \frac{OC_{POM} \times \text{Mass}_{POM} + OC_{MAOM} \times \text{Mass}_{MAOM}}{OC_{Bulk} \times \text{Mass}_{Bulk}} \times 100\% \quad (4)$$

式中: Mass_{POM} 、 Mass_{MAOM} 和 Mass_{Bulk} 分别代表筛分后烘干得到的 POM、MAOM 和全土质量 (即称取的 20 g 自然风干土), 单位为 g; OC_{POM} 、 OC_{MAOM} 和 OC_{Bulk} 分别表示 POM、MAOM 和全土中有机碳含量, 单位为 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

3 土壤颗粒态与矿物结合态有机碳对气候变暖的响应及机制

气候变暖如何影响土壤有机碳是当前全球变

化生态学研究的前沿科学问题之一。全球整合分析表明, 气候变暖对土壤碳库的影响受本底土壤有机碳含量的影响, 即土壤有机碳含量较高区域的土壤碳在气候变暖的背景下更容易丢失^[57]。但近年来亦有研究表明, 气候变暖促进土壤碳固存^[10]或者对土壤碳库的影响不大^[58-59]。土壤有机碳对气候变暖响应的不确定性可能是由土壤 POC 和 MAOC 对气候变暖的响应差异所致^[17,60]。

POC 与 MAOC 对气候变暖的响应受不同因素调控。通常可以划分为植物 (生物量、植物性状、根系分泌物和根际沉积) 和土壤微生物 (生物量、群落结构和酶活性) 等生物因素与土壤理化性质 (温湿度、植物营养元素、通气性、矿物含量)、土壤有机碳稳定性和温度敏感性等非生物因素^[13,21,61]。在生物因素中, 植物和微生物相互作用并共同影响着 POC 和 MAOC 对气候变暖的响应。植物作为大气和土壤碳交换的媒介, 可以通过光合作用将空气中的二氧化碳合成为自身生物量, 并最终通过植物残体或分泌物的形式将碳输入到土壤中。其中最具有代表性的是: Cotrufo 等^[28]基于欧洲森林与草地大范围取样发现, 草地生态系统 MAOM 对土壤有机碳的贡献较高, 且容易发生饱和, 而森林生态系统更多的土壤有机碳储存在 POM 中, 并且植物性状与菌根类型是影响 POC 和 MAOC 比例的关键因素。此外, POC 和 MAOC 对气候变化的敏感性存在显著差异, 其中针叶林在未来气候变化情景下 POC 更容易丢失^[26]。青藏高原高寒草甸的一项研究发现, 增温

后植物会将更多能量分配至地下部分,植物地下生物量的增大导致植物死根和分泌物输入增加,并有利于POC的积累,而对MAOC和SOC影响不大^[62]。另有研究表明,根际沉积能高效地与土壤矿物结合并以MAOC的形式在土壤中稳定,这意味着根际沉积会影响增温后MAOC的积累,但这种影响可能受限于根际沉积质量在土壤中的占比(通常可近似估算为50%根生物量)^[63]。另外,新碳输入增加会对微生物群落结构产生影响^[64],促进微生物源碳的产生和积累,从而对MAOC产生影响^[65-66]。微生物残体碳作为MAOC的主要前体物质,也会深刻影响MAOC对增温的响应。研究表明,表层和深层土壤微生物残体碳的调控机制也存在差异:表层或浅表层土壤(<20 cm)的微生物残体碳主要受土壤基质质量的影响,而深层土壤(>20 cm)微生物残体碳主要受矿物物理保护的调控^[67]。此外,细菌和真菌残体碳对土壤碳库的贡献也存在很大差异。青藏高原高寒草甸的另一项研究表明,表层土壤真菌和细菌残体碳对土壤有机碳库的贡献分别为5.7%和7.5%^[15];而温带草原的研究结果显示,真菌残体碳对土壤有机碳库的贡献率(44.2%)大于细菌残体碳(17.6%)^[68]。

在非生物调控因素中,增温引起的土壤水分降低和土壤氮、磷含量改变会促进植物根系生长^[69],进而可能增加POC输入,但水分减少亦会降低土壤有机碳的化学稳定性^[70],加剧土壤有机碳丢失。目前关于POC和MAOC对气候变化的研究主要集中在样点尺度,有关土壤有机碳组分大尺度空间格局的研究刚刚起步^[71-73]。最近的一项Meta分析表明:外源碳输入可以显著增加POC和MAOC的含量,但也会加剧MAOC的分解,不同生态系统土壤POC和MAOC对外源碳输入的敏感性存在差异,特别在森林土壤中,碳输入的增加对POC和MAOC含量的促进作用更明显^[74]。此外,增温对土壤矿物以及土壤季节动态的作用(如络合态铁、铝氧化物含量改变和冻融循环变化)可能会影响土壤有机碳矿物保护作用 and MAOC的积累^[75-76]。Liu等^[77]基于青藏高原热融塌陷序列和区域尺度上的观测结果,观察到热融塌陷的形成导致了POC大幅下降,而MAOC相对稳定。另一项研究发现,土壤氧气含量改变(气候变暖、湿地人工排水以及围湖造田均有可能导致土壤由厌氧环境转化为有氧环境)引起的亚铁氧化会促进SOC(特别是MAOC)的积累(“铁门机制”),同时会刺激好氧微生物更多地合

成生物量、产生分泌物以及残体的积累,进而有更多的微生物残体碳能够与土壤矿物结合形成MAOC(“微生物机制”)^[78]。POC和MAOC对增温响应也存在较大不确定性。现有研究表明,气候变暖引起土壤湿度降低和土壤氮、磷含量改变会促进植物根系生长^[62,69],提高植物地下净初级生产力,进而增加POC输入^[10]。增温带来的土壤理化性质改变和新碳输入可能会对微生物群落结构和生物活性产生影响^[57],促进微生物源有机碳的产生和积累^[65-66],同时会加剧土壤微生物矿化分解作用,导致土壤碳(POC和部分MAOC)的加速丢失^[79]。POC和MAOC对增温的响应可能还受环境因素(如冰冻、淹水、生物群落结构变化)的影响^[14]。这也意味着增温引起的土壤理化变化会通过一系列生物非生物途径影响POC和MAOC的形成和损失。尽管如此,目前基于大尺度的土壤POM和MAOM的空间格局研究仍然十分匮乏,这些碳组分的空间分布特征及其调控因素仍不清楚,极大地限制了地球系统模型对土壤有机碳动态的预测能力。

土壤有机碳温度敏感性(Q_{10} ,温度每升高10℃分解速率增加的倍数)作为土壤有机碳积累的关键属性参数之一,同样在近年来逐渐得到重视。一项关于土壤有机碳组分温度敏感性的研究发现,POC和MAOC对气候变化的敏感性存在差异。在未来气候变化下,土壤POC相比MAOC更容易丢失^[26]。另一项最新的研究表明,木质素(土壤植物源有机质的主要标志物)的周转主要受到温度调控,具有较高的温度敏感性;而土壤中植物脂类和黑炭(更多源于微生物)的周转主要受土壤矿物的影响,对温度变化不敏感。通过整合分析全球土壤轻组有机质和矿物结合态有机质¹⁴C数据,进一步证明POM和MAOM在土壤中保留形式和温度敏感性的不同使得两种组分的稳定性存在差异,并表明未来气候变暖可能加剧植物源有机质如木质素的降解^[80]。

更为重要的是,相比土壤有机质组分稳定性的空间分布格局,目前关于POM和MAOM垂直分异规律的研究还鲜见报道。当前,多数研究工作都聚焦于表层(0~30 cm)土壤有机碳,但全球约一半的有机碳都存储在较深的土层(>30 cm)^[81-82]。Wang等^[83]量化了全球0~2 m土壤剖面有机碳对长期变暖的响应,研究发现土壤有机碳对变暖的响应强烈地依赖于有机碳所处的土壤深度。具体而言,1℃变暖将分别导致0~30 cm、30~100 cm和100~200 cm土

壤有机碳损失 $6.0\% \pm 1.6\%$ 、 $4.8\% \pm 2.3\%$ 和 $1.3\% \pm 4.0\%$ 。随着变暖加剧, 0~30 cm、30~100 cm 和 100~200 cm 的土壤有机碳损失分别以 $4.2\% \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ 、 $2.2\% \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ 和 $1.4\% \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ 的速率增加。尽管如此, 土壤剖面有机碳的温度敏感性变化规律仍不明确^[84], 这可能也是大尺度 POC 和 MAOC 稳定性存在较大变异的内在原因之一。然而, 由于陆地生态系统的复杂性, 目前关于 POC 和 MAOC 对气候变暖响应的研究仍比较匮乏, 随着土壤微生物碳泵理论、微生物效率—基质稳定等框架的提出^[85], 更多以往被低估的参数被考虑在生物地球化学循环模型中, 也意味着研究结果正逐渐向 POC 和 MAOC 在真实环境下的形成过程趋近。

4 未来研究方向

4.1 土壤有机碳组分研究的不足与挑战

尽管学术界已开展大量的土壤碳循环相关研究与实验观测, 为我们理解土壤有机碳组分对气候变暖的响应提供了重要启示。但目前对于准确预测气候变暖下土壤有机碳组分的变化还存在诸多不足和挑战, 主要有以下三个方面:

(1) 相比表层土壤, 深层土壤有机碳组分对气候变暖的响应研究严重不足。深层土壤碳库约占全球土壤碳储量的 50% 以上^[82], 且越来越多的研究表明, 深层土壤 POC 和 MAOC 对气候变暖的响应可能比表层土壤更加敏感^[86-87]。但由于受研究手段和野外条件限制, 目前对深层土壤有机碳及其组分如何影响气候变暖考虑不足。迄今为止, 大部分野外增温控制实验均采用开顶箱增温^[14]或者电缆增温的方式^[88], 这可能只反映出表层土壤有机碳的状况, 尚不能准确反映深层土壤有机碳及其组分的变化。全球已开展的一些土壤剖面增温^[89]亦忽略了气候变暖引起的植物群落变化对土壤有机碳及其组分的影响。因此, 考虑到深层土壤有机碳库库容大且对气候变暖同样敏感, 亟需开展野外全生态系统增温控制实验^[90], 研究不同深度土壤 POC 和 MAOC 对气候变暖的响应及其机制。

(2) 气候变暖下土壤有机碳组分形成与转化过程的研究十分薄弱。以往研究大多关注气候变暖对土壤有机碳组分状态变量(如 POC 和 MAOC 含量或者储量)的影响, 而忽视了气候变暖对土壤有机碳组分形成与转化过程的影响。微生物作为土壤

碳循环的核心环节, 既可以作为分解者参与土壤 POC 和 MAOC 形成与转化, 其残体及分泌物亦可作为碳源输入到土壤中。目前已有一些研究开始关注气候变暖背景下土壤微生物群落结构对 POC 和 MAOC 形成的影响^[13-14]。但微生物对大分子植物源碳底物的利用、微生物残体积累和分解过程均影响 POC 和 MAOC 的形成, 这意味着未来亟需从微生物的生长、死亡、周转等方面多角度探讨气候变暖下土壤 POC 和 MAOC 的形成和转化过程及其含量或者储量的变化(图 4)。

(3) 土壤有机碳组分对气候变暖响应的生物学机制有待深入。以往野外增温控制实验大多基于土壤温湿度、土壤理化性质、矿物含量等非生物因素解释土壤 POC 和 MAOC 对气候变暖的响应, 而对调控土壤有机碳组分响应气候变暖的生物因素关注不够。近年来的研究表明, 植物性状^[48,91]、微生物内秉生理特征^[92-93]等生物因素均会影响土壤有机碳组分及其对气候变暖的响应。如根际分泌的有机酸会活化与矿物结合的有机碳, 降低 MAOM 的稳定性^[94]; 较高的根系生物量、根系长度和较大的根系表面积有助于土壤 MAOM 的形成^[95]; 微生物通过自身碳利用效率(CUE)影响微生物残体进而影响稳定土壤有机碳的形成^[96]。因此, 亟需从植物性状和微生物生理特征的角度深入揭示土壤 POC 和 MAOC 对气候变暖的响应机制。

4.2 气候变暖下土壤有机碳组分研究的主要方向

尽管目前学术界对 POC 和 MAOC 的形成、转化与稳定机制的认知取得了长足的进步, 但仍然存在一些亟需解决的科学问题, 主要有以下三个方面:

(1) 土壤有机碳组分形成与转化的微生物调控机制

土壤异养微生物在 POC 和 MAOC 的形成与转化过程中发挥着“引擎”作用(即土壤“微生物碳泵”)。在体外修饰途径中, 微生物对大分子植物源碳底物的利用效率(即微生物碳利用效率, CUE)决定着有多少植物源碳进入微生物碳循环中, 以及有多少未被微生物同化的植物残体与矿物结合后以植物源 MAOC 的形式稳定在土壤中(图 4)。在体内周转途径中, 微生物吸收利用小分子植物源碳底物合成自身生物量, 通过死亡周转过程生成微生物残体(图 2)。在体内周转途径中, 微生物残体积累效率(微生物残体量/微生物活体生物量, 表征微生物活

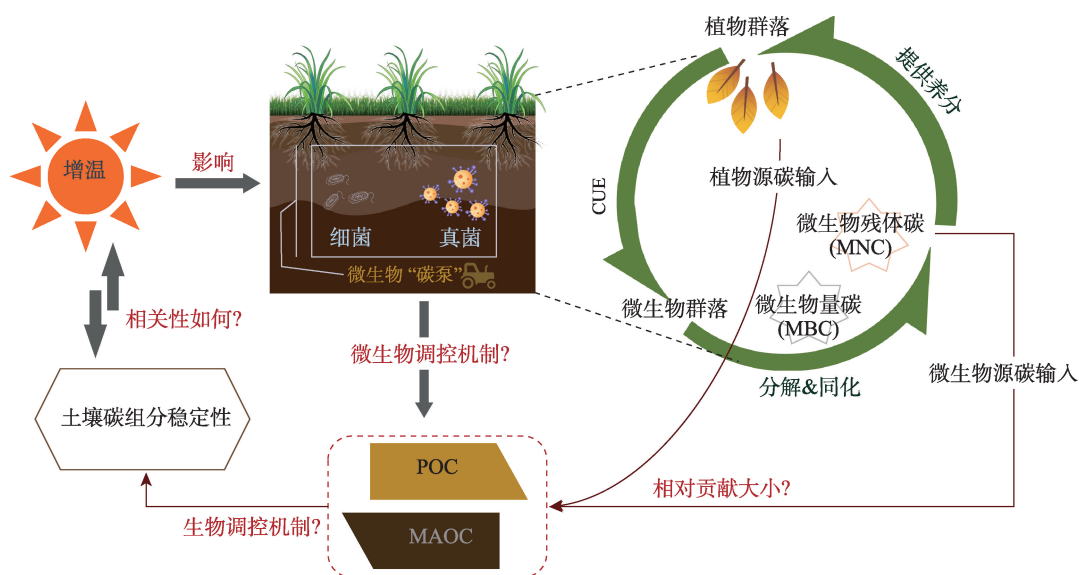


图4 土壤微生物对土壤有机碳组分形成与转化的影响

Fig.4 The effects of soil microbes on the formation and transformation of soil organic carbon fractions

体生物量转化为残体量的效率)^[96]、微生物残体分解速率则决定着有多少微生物源 MAOC 稳定在土壤中^[97]。以往研究通常只关注微生物残体与有机碳组分的关系^[71]或者微生物 CUE 与土壤有机碳的关系^[96,98],关于微生物对有机碳组分调控机制的理解是未来研究的重点之一。微生物 CUE 高只代表微生物更多地利用植物源碳用于自身生长,但是这些同化的碳有多少形成微生物源 MAOC 还取决于微生物残体的生成和分解过程。因此从微生物生长、死亡和周转的角度探讨 POC 和 MAOC 形成与转化机制有助于明晰微生物在土壤有机碳组分周转过程的调控作用。此外,一项研究报道表明,真菌残体的分解速率低于细菌残体,且真菌的 CUE 高于细菌^[97],理论上真菌残体对微生物源 MAOC 的贡献要高于细菌残体。在 POC 和 MAOC 的形成过程中,真菌和细菌的相对贡献如何?在土壤微生物量碳 (MBC)、POC 和 MAOC 的转化过程中,真菌和细菌活体生物量形成残体的效率如何(图4),均是未来亟需解决的科学问题。

(2) 植物源碳输入和微生物源碳输入对土壤有机碳组分形成的相对贡献

目前,土壤有机碳组分的来源已基本清楚,但不同来源有机碳输入对 POC 和 MAOC 的相对贡献仍值得深入了解。传统观点认为地上凋落物输入是土壤 POC 和 MAOC 的主要来源^[99],而近年来随着地下生态学的发展,越来越多的研究开始强调地下

根系碳输入对稳定土壤有机碳组分的贡献^[39,100]。最近的一项研究表明,来源于根际沉积的碳输入可以与土壤矿物直接结合,其形成 MAOC 的效率(46%)远高于根系(9%)和地上凋落物输入(7%)^[63]。此外,培养实验也证实了根系分泌物对 MAOC 的贡献显著高于地上和地下凋落物^[39]。除了地上和地下植物源碳输入,微生物残体作为稳定土壤有机碳贡献者的角色也逐渐得到重视^[85]。实验和模型数据均证明了大多数生态系统土壤微生物残体碳对 SOC 的贡献与植物源碳的贡献相当甚至更高^[68,101]。但也有证据表明土壤 MAOC 中微生物源有机碳的比例仅为 38%,其更多地来自植物源碳输入^[40]。例如在寒冷、缺氧的生态系统(如冻土、湿地)中,植物残体经微生物同化的效率较低,可能导致更多的植物源 MAOC 储存在土壤中^[49]。目前生物标志物技术可以很好地指征土壤有机碳的来源^[102],但该技术并不能定量地解析植物源碳和微生物源碳的相对贡献(图4)。开展野外原位同位素标记实验,结合标记的植物残体和微生物残体解析不同来源碳对土壤 POC 和 MAOC 形成的相对贡献有助于精确量化植物和微生物在土壤碳循环中的作用。

(3) 土壤有机碳组分稳定性的生物调控机制

相比 POC 和 MAOC 的形成,关于其稳定性研究相对薄弱。针对 POC 和 MAOC 的稳定性,以往研究主要关注其分子结构、土壤温度、水分和矿物含量的影响^[73,103],而植物和微生物如何影响土壤有

机碳组分的稳定性还需要深入了解^[90]。已有研究表明,植物碳输入可以显著影响土壤有机碳的稳定性^[104],根系也可以通过一系列物理化学和生物过程影响土壤POC和MAOC的稳定性^[105]。此外,不同的土壤微生物类群亦具有不同的底物利用偏好,一般土壤中真菌的C/N(4.5~15)高于细菌的C/N(3.0~5.0),其更倾向于利用难分解碳,而细菌倾向于利用易分解碳^[28]。同时,不同微生物类群的底物利用效率也存在差异,真菌的CUE一般高于细菌^[97]。因此,土壤微生物的群落组成及其生理特性也可能影响POC和MAOC的稳定性。尽管如此,植物和微生物如何影响POC和MAOC的稳定性还有待进一步探讨(图4)。

综上所述,目前学术界对土壤POC和MAOC的来源已经有比较清楚的认识,但未来研究仍需在土壤有机碳不同组分形成与转化的微生物学机制、不同来源碳(地上/地下、植物源/微生物源)的相对贡献、土壤有机碳组分稳定性的生物调控机制等方面有所突破。

参考文献(References)

- [1] Doblas-Reyes F J, Sörensson A A, Almazroui M, et al. Linking global to regional climate change [M]// Masson-Delmotte V P, Zhai P, Pirani S L, et al. IPCC, 2021: Summary for policymakers. New York, USA: Cambridge University Press, 2021: 1363-1512.
- [2] Cheng F, Garzzone C, Li X Z, et al. Alpine permafrost could account for a quarter of thawed carbon based on Plio-Pleistocene paleoclimate analogue [J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 1329. doi: 10.1038/s41467-022-29011-2.
- [3] Beillouin D, Cardinael R, Berre D, et al. A global overview of studies about land management, land-use change, and climate change effects on soil organic carbon [J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(4): 1690-1702.
- [4] 于贵瑞, 郝天象, 朱剑兴. 中国碳达峰、碳中和行动方略之探讨 [J]. *中国科学院院刊*, 2022, 37(4): 423-434. [Yu Guirui, Hao Tianxiang, Zhu Jianxing. Discussion on action strategies of China's carbon peak and carbon neutrality. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2022, 37(4): 423-434.]
- [5] Sanderman J, Hengl T, Fiske G J. Soil carbon debt of 12000 years of human land use [J]. *PNAS*, 2017, 114(36): 9575-9580.
- [6] Lenton T M. Land and ocean carbon cycle feedback effects on global warming in a simple Earth system model [J]. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 2000, 52(5): 1159-1188.
- [7] Angst G, Mueller K E, Castellano M J, et al. Unlocking complex soil systems as carbon sinks: Multi-pool management as the key [J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 2967. doi: 10.1038/s41467-023-38700-5.
- [8] Bradford M A, Wieder W R, Bonan G B, et al. Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change [J]. *Nature Climate Change*, 2016, 6(8): 751-758.
- [9] Kpemoua T P I, Leclerc S, Barré P, et al. Are carbon-storing soils more sensitive to climate change? A laboratory evaluation for agricultural temperate soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 183: 109043. doi: 10.1016/j.soilbio.2023.109043.
- [10] Chen Y, Feng J G, Yuan X, et al. Effects of warming on carbon and nitrogen cycling in alpine grassland ecosystems on the Tibetan-Plateau: A meta-analysis [J]. *Geoderma*, 2020, 370: 114363. doi: 10.1016/j.geoderma.2020.114363.
- [11] Hartley I P, Hill T C, Chadburn S E, et al. Temperature effects on carbon storage are controlled by soil stabilisation capacities [J]. *Nature Communications*, 2021, 12: 6713. doi: 10.1038/s41467-021-27101-1.
- [12] Lehmann J, Hansel C M, Kaiser C, et al. Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity [J]. *Nature Geoscience*, 2020, 13(8): 529-534.
- [13] Walker T W N, Kaiser C, Strasser F, et al. Microbial temperature sensitivity and biomass change explain soil carbon loss with warming [J]. *Nature Climate Change*, 2018, 8(10): 885-889.
- [14] Yuan X, Chen Y, Qin W K, et al. Plant and microbial regulations of soil carbon dynamics under warming in two alpine swamp meadow ecosystems on the Tibetan Plateau [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 790: 148072. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.148072.
- [15] Chang R Y, Liu S G, Chen L Y, et al. Soil organic carbon becomes newer under warming at a permafrost site on the Tibetan Plateau [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 152: 108074. doi: 10.1016/j.soilbio.2020.108074.
- [16] Chen H, Ju P J, Zhu Q A, et al. Carbon and nitrogen cycling on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Nature Reviews Earth and Environment*, 2022, 3(10): 701-716.
- [17] Guan S, An N, Zong N, et al. Climate warming impacts on soil organic carbon fractions and aggregate stability in a Tibetan alpine meadow [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 224-236.
- [18] 周正虎, 刘琳, 侯磊. 土壤有机碳的稳定和形成: 机制和模型 [J]. *北京林业大学学报*, 2022, 44(10): 11-22.

- [Zhou Zhenghu, Liu Lin, Hou Lei. Soil organic carbon stabilization and formation: Mechanism and model. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(10): 11-22.]
- [19] Angst G, Mueller K E, Nierop K G J, et al. Plant-or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 156: 108189. doi: 10.1016/j.soilbio.2021.108189.
- [20] Lu X F, Hou E Q, Guo J Y, et al. Nitrogen addition stimulates soil aggregation and enhances carbon storage in terrestrial ecosystems of China: A meta-analysis [J]. Global Change Biology, 2021, 27(12): 2780-2792.
- [21] Nottingham A T, Meir P, Velasquez E, et al. Soil carbon loss by experimental warming in a tropical forest [J]. Nature, 2020, 584: 234-237.
- [22] Baldock J A, Skjemstad J O. Role of the soil matrix and minerals in protecting natural organic materials against biological attack [J]. Organic Geochemistry, 2000, 31(7/8): 697-710.
- [23] Christensen B T. Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover [J]. European Journal of Soil Science, 2001, 52(3): 345-353.
- [24] Lavalley J M, Soong J L, Cotrufo M F. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century [J]. Global Change Biology, 2020, 26(1): 261-273.
- [25] King A E, Congreves K A, Deen B, et al. Quantifying the relationships between soil fraction mass, fraction carbon, and total soil carbon to assess mechanisms of physical protection [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 135: 95-107.
- [26] Lugato E, Lavalley J M, Haddix M L, et al. Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter [J]. Nature Geoscience, 2021, 14(5): 295-300.
- [27] von Lützow M, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, et al. SOM fractionation methods: Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(9): 2183-2207.
- [28] Cotrufo M F, Ranalli M G, Haddix M L, et al. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter [J]. Nature Geoscience, 2019, 12(12): 989-994. doi: 10.1038/s41561-019-0484-6.
- [29] Waksman S A. What is humus? [J]. PNAS, 1925, 11(8): 463-468.
- [30] Bremner J M. Amino sugars in soil [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 1958, 9(8): 528-532.
- [31] Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter [J]. Nature, 2015, 528(7580): 60-68.
- [32] Schmidt M W I, Torn M S, Abiven S, et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property [J]. Nature, 2011, 478: 49-56.
- [33] Kelleher B P, Simpson A J. Humic substances in soils: Are they really chemically distinct? [J]. Environmental Science and Technology, 2006, 40(15): 4605-4611.
- [34] Marschner B, Brodowski S, Dreves A, et al. How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? [J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2008, 171(1): 91-110.
- [35] Sutton R, Sposito G. Molecular structure in soil humic substances: The new view [J]. Environmental Science and Technology, 2005, 39(23): 9009-9015.
- [36] Jilling A, Keiluweit M, Contosta A R, et al. Minerals in the rhizosphere: Overlooked mediators of soil nitrogen availability to plants and microbes [J]. Biogeochemistry, 2018, 139: 103-122.
- [37] Williams E K, Fogel M L, Berhe A A, et al. Distinct bioenergetic signatures in particulate versus mineral-associated soil organic matter [J]. Geoderma, 2018, 330: 107-116.
- [38] 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.
- [39] Sokol N W, Sanderman J, Bradford M A. Pathways of mineral-associated soil organic matter formation: Integrating the role of plant carbon source, chemistry, and point of entry [J]. Global Change Biology, 2019, 25(1): 12-24.
- [40] Angst G, Mueller K E, Kögel-Knabner I, et al. Aggregation controls the stability of lignin and lipids in clay-sized particulate and mineral associated organic matter [J]. Biogeochemistry, 2017, 132(3): 307-324.
- [41] Geng J, Cheng S L, Fang H J, et al. Different molecular characterization of soil particulate fractions under N deposition in a subtropical forest [J]. Forests, 2019, 10(10): 914. doi: 10.3390/f10100914.
- [42] 梁超, 朱雪峰. 土壤微生物碳泵储碳机制概论 [J]. 中国科学: 地球科学, 2021, 51(5): 680-695. [Liang Chao, Zhu Xuefeng. The soil microbial carbon pump as a new concept for terrestrial carbon sequestration. Science China Earth Sciences, 2021, 51(5): 680-695.]
- [43] 周国逸, 熊鑫. 土壤有机碳形成机制的探索历程 [J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 481-490. [Zhou Guoyi, Xiong Xin. Exploration history of soil organic carbon formation mechanisms. Journal of Tropical and Subtropical

- Botany, 2019, 27(5): 481-490.]
- [44] 汪景宽, 徐英德, 丁凡, 等. 植物残体向土壤有机质转化过程及其稳定机制的研究进展 [J]. 土壤学报, 2019, 56(3): 528-540. [Wang Jingkuan, Xu Yingde, Ding Fan, et al. Process of plant residue transforming into soil organic matter and mechanism of its stabilization: A review. *Acta Pedologica Sinica*, 2019, 56(3): 528-540.]
- [45] Liang C. Soil microbial carbon pump: Mechanism and appraisal [J]. *Soil Ecology Letters*, 2020, 2: 241-254.
- [46] Witzgall K, Vidal A, Schubert D I, et al. Particulate organic matter as a functional soil component for persistent soil organic carbon [J]. *Nature Communications*, 2021, 12: 4115. doi: 10.1038/s41467-021-24192-8.
- [47] Yu W J, Huang W J, Weintraub-Leff S R, et al. Where and why do particulate organic matter (POM) and mineral-associated organic matter (MAOM) differ among diverse soils? [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 172: 108756. doi: 10.1016/j.soilbio.2022.108756.
- [48] Sokol N W, Whalen E D, Jilling A, et al. Global distribution, formation and fate of mineral-associated soil organic matter under a changing climate: A trait-based perspective [J]. *Functional Ecology*, 2022, 36(6): 1411-1429.
- [49] Keiluweit M, Wanzek T, Kleber M, et al. Anaerobic microsites have an unaccounted role in soil carbon stabilization [J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 1771. doi: 10.1038/s41467-017-01406-6.
- [50] Hemingway J D, Rothman D H, Grant K E, et al. Mineral protection regulates long-term global preservation of natural organic carbon [J]. *Nature*, 2019, 570: 228-231.
- [51] Kleber M, Bourg I C, Coward E K, et al. Dynamic interactions at the mineral-organic matter interface [J]. *Nature Reviews Earth and Environment*, 2021, 2(6): 402-421.
- [52] 李娜, 盛明, 尤孟阳, 等. 应用 ^{13}C 核磁共振技术研究土壤有机质化学结构进展 [J]. 土壤学报, 2019, 56(4): 796-812. [Li Na, Sheng Ming, You Mengyang, et al. Advancement in research on application of ^{13}C NMR techniques to exploration of chemical structure of soil organic matter. *Acta Pedologica Sinica*, 2019, 56(4): 796-812.]
- [53] Cerli C, Celi L, Kalbitz K, et al. Separation of light and heavy organic matter fractions in soil-testing for proper density cut-off and dispersion level [J]. *Geoderma*, 2012, 170: 403-416.
- [54] Totsche K U, Amelung W, Gerzabek M H, et al. Microaggregates in soils [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2018, 181: 104-136.
- [55] Soong J L, Parton W J, Calderon F, et al. A new conceptual model on the fate and controls of fresh and pyrolyzed plant litter decomposition [J]. *Biogeochemistry*, 2015, 124: 27-44.
- [56] Chen H, Kong W D, Shi Q, et al. Patterns and drivers of the degradability of dissolved organic matter in dryland soils on the Tibetan Plateau [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2022, 59(3): 884-894.
- [57] Crowther T W, Todd-Brown K E O, Rowe C W, et al. Quantifying global soil carbon losses in response to warming [J]. *Nature*, 2016, 540: 104-108.
- [58] Chen Y, Han M G, Yuan X, et al. Warming has a minor effect on surface soil organic carbon in alpine meadow ecosystems on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(4): 1618-1629.
- [59] Van Gestel N, Shi Z, Van Groenigen K J, et al. Predicting soil carbon loss with warming [J]. *Nature*, 2018, 554: E4-E5. doi: 10.1038/nature25745.
- [60] Lajtha K, Townsend K L, Kramer M G, et al. Changes to particulate versus mineral-associated soil carbon after 50 years of litter manipulation in forest and prairie experimental ecosystems [J]. *Biogeochemistry*, 2014, 119: 341-360.
- [61] Ding J Z, Chen L Y, Ji C J, et al. Decadal soil carbon accumulation across Tibetan permafrost regions [J]. *Nature Geoscience*, 2017, 10(6): 420-424.
- [62] Liu H Y, Mi Z R, Lin L, et al. Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production [J]. *PNAS*, 2018, 115(16): 4051-4056.
- [63] Villarino S H, Pinto P, Jackson R B, et al. Plant rhizodeposition: A key factor for soil organic matter formation in stable fractions [J]. *Science Advances*, 2021, 7(16). doi: 10.1126/sciadv.abd3176.
- [64] Chen J, Luo Y Q, Xia J Y, et al. Differential responses of ecosystem respiration components to experimental warming in a meadow grassland on the Tibetan Plateau [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 220: 21-29.
- [65] Ding X L, Chen S Y, Zhang B, et al. Warming increases microbial residue contribution to soil organic carbon in an alpine meadow [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 13-19.
- [66] Zhu E X, Cao Z J, Jia J, et al. Inactive and inefficient: Warming and drought effect on microbial carbon processing in alpine grassland at depth [J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(10): 2241-2253.
- [67] Ni X Y, Liao S, Tan S Y, et al. The vertical distribution and control of microbial necromass carbon in forest soils [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(10): 1829-1839.
- [68] Liang C, Amelung W, Lehmann J, et al. Quantitative as-

- assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter [J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(11): 3578-3590.
- [69] Keuper F, Dorrepaal E, van Bodegom P M, et al. Experimentally increased nutrient availability at the permafrost thaw front selectively enhances biomass production of deep-rooting subarctic peatland species [J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(10): 4257-4266.
- [70] 王晖, 王健, 杨予静, 等. 穿透雨减少对红椎人工林土壤有机碳含量和化学组分的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 2022, 44(10): 102-111. [Wang Hui, Wang Jian, Yang Yujing, et al. Effects of throughfall reduction on soil organic carbon concentration and chemical compositions in the *Castanopsis hystrix* plantation. *Journal of Beijing Forestry University*, 2022, 44(10): 102-111.]
- [71] Chen J G, Ji C J, Fang J Y, et al. Dynamics of microbial residues control the responses of mineral-associated soil organic carbon to N addition in two temperate forests [J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 748: 141318. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.141318.
- [72] Chen J G, Xiao W, Zheng C Y, et al. Nitrogen addition has contrasting effects on particulate and mineral-associated soil organic carbon in a subtropical forest [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107708. doi: 10.1016/j.soilbio.2020.107708.
- [73] Ye C L, Chen D M, Hall S J, et al. Reconciling multiple impacts of nitrogen enrichment on soil carbon: Plant, microbial and geochemical controls [J]. *Ecology Letters*, 2018, 21(8): 1162-1173.
- [74] Zhang F T, Chen X, Yao S H, et al. Responses of soil mineral-associated and particulate organic carbon to carbon input: A meta-analysis [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 829: 154626. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.154626.
- [75] 陈瑞, 杨梅学, 万国宁, 等. 基于水热变化的青藏高原土壤冻融过程研究进展 [J]. *地理科学进展*, 2020, 39(11): 1944-1958. [Chen Rui, Yang Meixue, Wan Guoning, et al. Soil freezing-thawing processes on the Tibetan Plateau: A review based on hydrothermal dynamics. *Progress in Geography*, 2020, 39(11): 1944-1958.]
- [76] 周志勇, 徐梦瑶, 王勇强, 等. 山西太岳山油松林土壤质量与有机碳稳定性随林龄的演变特征 [J]. *北京林业大学学报*, 2022, 44(10): 112-119. [Zhou Zhiyong, Xu Mengyao, Wang Yongqiang, et al. Evolutionary characteristics of soil quality and organic carbon stability with forest stand age for *Pinus tabulaeformis* forests in the Taiyue Mountain of Shanxi Province, Northern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2022, 44(10): 112-119.]
- [77] Liu F T, Qin S Q, Fang K, et al. Divergent changes in particulate and mineral-associated organic carbon upon permafrost thaw [J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 5073. doi: 10.1038/s41467-022-32681-7.
- [78] Liu C Z, Wang S M, Zhao Y P, et al. Enhanced microbial contribution to mineral-associated organic carbon accrual in drained wetlands: Beyond direct lignin-iron interactions [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 185: 109152. doi: 10.1016/j.soilbio.2023.109152.
- [79] Cheng L, Zhang N F, Yuan M T, et al. Warming enhances old organic carbon decomposition through altering functional microbial communities [J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(8): 1825-1835.
- [80] Jia J, Liu Z G, Haghipour N, et al. Molecular ^{14}C evidence for contrasting turnover and temperature sensitivity of soil organic matter components [J]. *Ecology Letters*, 2023, 26(5): 778-788.
- [81] Henneron L, Balesdent J, Alvarez G, et al. Bioenergetic control of soil carbon dynamics across depth [J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 7676. doi: 10.1038/s41467-022-34951-w.
- [82] Jackson R B, Lajtha K, Crow S E, et al. The ecology of soil carbon: Pools, vulnerabilities, and biotic and abiotic controls [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2017, 48: 419-445.
- [83] Wang M M, Guo X W, Zhang S, et al. Global soil profiles indicate depth-dependent soil carbon losses under a warmer climate [J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 5514. doi: 10.1038/s41467-022-33278-w.
- [84] Li X J, Yang T H, Hicks L C, et al. Latitudinal patterns of particulate and mineral-associated organic matter down the soil profile in drylands [J]. *Soil and Tillage Research*, 2023, 226: 105580. doi: 10.1016/j.still.2022.105580.
- [85] 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. doi: 10.1038/nmicrobiol.2017.105.
- [86] Hicks Pries C E, Castanha C, Porras R C, et al. The whole-soil carbon flux in response to warming [J]. *Science*, 2017, 355: 1420-1423.
- [87] Li J Q, Pei J M, Pendall E, et al. Rising temperature may trigger deep soil carbon loss across forest ecosystems [J]. *Advanced Science*, 2020, 7(19): 2001242. doi: 10.1002/adv.202001242.
- [88] Melillo J M, Frey S D, DeAngelis K M, et al. Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world [J]. *Science*, 2017, 358: 101-105.

- [89] Soong J L, Castanha C, Hicks Pries C E, et al. Five years of whole-soil warming led to loss of subsoil carbon stocks and increased CO₂ efflux [J]. *Science Advances*, 2021, 7(21): eabd1343. doi: 10.1126/sciadv.abd1343.
- [90] Hanson P J, Riggs J S, Nettles W R, et al. Attaining whole-ecosystem warming using air and deep-soil heating methods with an elevated CO₂ atmosphere [J]. *Biogeosciences*, 2017, 14(4): 861-883.
- [91] Adamczyk B, Sietiö O M, Straková P, et al. Plant roots increase both decomposition and stable organic matter formation in boreal forest soil [J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 3982. doi: 10.1038/s41467-019-11993-1.
- [92] Guo X, Gao Q, Yuan M T, et al. Gene-informed decomposition model predicts lower soil carbon loss due to persistent microbial adaptation to warming [J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 4897. doi: 10.1038/s41467-020-18706-z.
- [93] Kallenbach C M, Frey S D, Grandy A S. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls [J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 13630. doi: 10.1038/ncomms13630.
- [94] Keiluweit M, Bougoure J J, Nico P S, et al. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates [J]. *Nature Climate Change*, 2015, 5(6): 588-595.
- [95] Yang C B, Zhang X P, Ni H J, et al. Soil carbon and associated bacterial community shifts driven by fine root traits along a chronosequence of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) plantations in subtropical China [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 752: 142333. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.142333.
- [96] Wang C, Qu L R, Yang L M, et al. Large-scale importance of microbial carbon use efficiency and necromass to soil organic carbon [J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(10): 2039-2048.
- [97] Wang C, Wang X, Pei G T, et al. Stabilization of microbial residues in soil organic matter after two years of decomposition [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107687. doi: 10.1016/j.soilbio.2019.107687.
- [98] Malik A A, Puissant J, Buckeridge K M, et al. Land use driven change in soil pH affects microbial carbon cycling processes [J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 3591. doi: 10.1038/s41467-018-05980-1.
- [99] Cotrufo M F, Soong J L, Horton A J, et al. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss [J]. *Nature Geoscience*, 2015, 8 (10): 776-779.
- [100] Sokol N W, Kuebbing S E, Karlsen Ayala E, et al. Evidence for the primacy of living root inputs, not root or shoot litter, in forming soil organic carbon [J]. *New Phytologist*, 2019, 221(1): 233-246.
- [101] Klink S, Keller A B, Wild A J, et al. Stable isotopes reveal that fungal residues contribute more to mineral-associated organic matter pools than plant residues [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 168: 108634. doi: 10.1016/j.soilbio.2022.108634.
- [102] 冯晓娟, 王依云, 刘婷, 等. 生物标志物及其在生态系统研究中的应用 [J]. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 384-394. [Feng Xiaojuan, Wang Yiyun, Liu Ting, et al. Biomarkers and their applications in ecosystem research. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(4): 384-394.]
- [103] Ma T, Zhu S S, Wang Z H, et al. Divergent accumulation of microbial necromass and plant lignin components in grassland soils [J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 3480. doi: 10.1038/s41467-018-05891-1.
- [104] Chen L Y, Fang K, Wei B, et al. Soil carbon persistence governed by plant input and mineral protection at regional and global scales [J]. *Ecology Letters*, 2021, 24 (5): 1018-1028.
- [105] Dijkstra F A, Zhu B A, Cheng W X. Root effects on soil organic carbon: A double-edged sword [J]. *New Phytologist*, 2020, 230(1): 60-65.

Responses of soil particulate and mineral-associated organic carbon to climate warming:

A review

ZHANG Ruibo^{1,2,4}, WANG Jinsong^{2*}, WANG Quancheng², HU Jian^{1,4}, WU Fei^{1,2,4}, LIU Ning²,
GAO Zhangwei^{2,3}, SHI Rongxi^{1,2,4}, LIU Mengjie², ZHOU Qingping^{1,4}, NIU Shuli²

(1. College of Grassland Resources, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China;

2. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences
and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China;

3. Fujian Agriculture And Forestry University, College of JunCao Science and Ecology, Fuzhou 350000, China;

4. Sichuan Zoige Alpine Wetland Ecosystem National Observation and Research Station,
Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China)

Abstract: Improving the carbon sequestration and sink capacity of terrestrial ecosystems is one of the most economical and green ways to achieve the carbon peaking and carbon neutrality goals on schedule. Soil particulate organic carbon (POC) and mineral-associated organic carbon (MAOC), as important soil organic carbon fractions, are the key to understanding changes in the carbon cycle in terrestrial ecosystems. Previous studies have shown that climate warming has changed the carbon cycle of terrestrial ecosystems and affected the input of organic carbon from plants and microorganisms at the same time, but there is no unified conclusion on the response of soil organic carbon components to climate warming and their controlling factors. This article systematically introduced the framework of soil particulate and mineral-associated organic matter. The formation, transformation, and stabilization of the two components were described. The article reviewed current research progresses on the response of soil particulate and mineral-associated organic carbon to climate warming and their influencing factors. On this basis, the shortcomings of existing research and future challenges were discussed, and the key scientific issues that need to be solved urgently at present and future research directions were proposed, in order to provide a theoretical reference for the formulation of soil organic carbon management and solutions to climate change.

Keywords: soil organic carbon; climate warming; particulate organic carbon; mineral-associated organic carbon; microbial necromass carbon