

DOI: 10.20103/j.stxb.202111093149

何金红, 谭向平, 熊鑫, 聂彦霞, 倪秀玲, 危晖, 叶清, 申卫军. 森林土壤有机碳分解对模拟增温的响应. 生态学报, 2023, 43(22): 9539-9554.

He J H, Tan X P, Xiong X, Nie Y X, Ni X L, Wei H, Ye Q, Shen W J. Responses of soil organic carbon decomposition to experimental warming in forest ecosystems. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(22): 9539-9554.

森林土壤有机碳分解对模拟增温的响应

何金红^{1,2}, 谭向平^{2,*}, 熊鑫³, 聂彦霞², 倪秀玲², 危晖⁴, 叶清², 申卫军⁵

1 广州市林业和园林科学研究院 广东广州城市生态系统国家定位观测研究站, 广州 510405

2 中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650

3 中国科学院庐山植物园, 九江 332900

4 华南农业大学资源环境学院, 广州 510642

5 广西大学林学院, 南宁 530004

摘要: 由化石燃料燃烧和土地利用变化引起的全球气候变暖是地球上最严重的人为干扰之一, 对陆地生态系统结构和功能产生重要的影响。土壤有机碳(SOC)是陆地生态系统最大的碳库, 其微小变化都会影响全球碳平衡和气候变化。近 30 年来, 国内外学者在不同森林生态系统相继开展了野外模拟增温对 SOC 分解的影响及其调控机制研究。基于在全球建立的 26 个野外模拟气候变暖实验平台, 系统分析增温对森林生态系统 SOC 分解的影响格局和潜在机制, 发现增温通常促进森林 SOC 的分解, 对气候变暖产生正反馈作用。然而, 因增温方式和持续时间、土壤微生物群落结构和功能的多样性、SOC 结构和组成的复杂性、植物-土壤-微生物之间相互作用以及森林类型等不同而存在差异, 导致人们对森林 SOC 分解响应气候变暖的程度及时空格局变化缺乏统一的认识, 且各类生物和非生物因子的相对贡献尚不清楚。基于已有研究, 从土壤微生物群落结构和功能、有机碳组分以及植物-土壤-微生物互作 3 个方面构建了气候变暖影响 SOC 分解的概念框架, 并进一步阐述了今后的重点研究方向, 以期深入理解森林生态系统碳-气候反馈效应, 为制定森林生态系统管理措施和实现“碳中和”提供科学依据。1) 加强模拟增温对不同森林生态系统(特别是热带亚热带森林生态系统)SOC 分解的长期观测研究, 查明 SOC 分解的时空动态特征; 2) 加强土壤微生物功能群与 SOC 分解之间关系的研究, 揭示 SOC 分解对增温响应的微生物学机制; 3) 形成统一的 SOC 组分研究方法, 揭示不同碳组分对增温的响应特征和机制; 4) 加强森林生态系统植物-土壤-微生物间相互作用对模拟增温的响应及其对 SOC 分解调控的研究; 5) 加强模拟增温与其他全球变化因子(例如降水格局变化、土地利用变化、大气氮沉降)对 SOC 分解的交互作用, 为更好评估未来全球变化背景下森林土壤碳动态及碳汇功能的维持提供理论基础。

关键词: 增温; 森林; 土壤有机碳分解; 微生物; 颗粒有机碳; 矿质结合态有机碳

Responses of soil organic carbon decomposition to experimental warming in forest ecosystems

HE Jinhong^{1,2}, TAN Xiangping^{2,*}, XIONG Xin³, NIE Yanxia², NI Xiuling², WEI Hui⁴, YE Qing², SHEN Weijun⁵

1 Guangzhou Institute of Forestry and Landscape Architecture, Guangzhou Urban Ecosystem National Field Station, Guangzhou 510405, China

2 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

3 Lushan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang 332900, China

4 College of Natural Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

5 College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China

Abstract: Global climate warming, which arises from increased greenhouse gases because of fossil fuel combustion and land

基金项目: 广东省基础与应用基础研究基金(2022A1515110821); 国家自然科学基金(32271725)

收稿日期: 2021-11-09; **采用日期:** 2023-09-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tanxp@scbg.ac.cn

use change, is one of the most profound anthropogenic disturbances to our planet, seriously impacting the structure and function of terrestrial ecosystems. Soil organic carbon (SOC) is the largest carbon pool in terrestrial ecosystems, and its small changes will affect global carbon balance and climate changes. In the past 30 years, the mechanisms of increasing temperature on SOC decomposition have been studied in different forest ecosystems. In this study, we systematically analyzed the influence patterns and mechanisms of warming on SOC decomposition through 26 field warming experiments established in forest ecosystems worldwide. We found that warming generally promoted the decomposition of forest SOC and had a positive feedback effect on climate warming. However, due to the differences in warming types and durations, diversity of soil microbial community structure and function, the structure and composition of the SOC, plant-soil-microorganism interactions, and forest types, we still lack a comprehensive and mechanistic understanding of the extent and spatial-temporal pattern of forest SOC decomposition in response to climate warming. The relative contributions of these biological and abiotic factors are unclear. We developed a conceptual framework of SOC decomposition under the warming context and considered microbial community composition and function, SOC fractions, and plant-soil-microorganism interactions. To improve our understanding of the carbon-climate feedback of forest ecosystems under warming and provide the scientific basis for formulating forest ecosystem management practices and realizing “carbon neutrality”, we further proposed future research directions on SOC decomposition. 1) Investigate the long-term effects of warming on the SOC decomposition in different forest ecosystems, mainly tropical and subtropical forest ecosystems, to identify the spatial-temporal dynamic characteristics of SOC decomposition; 2) probe into relationships between SOC decomposition and microbial functional community and their adaptation to long-term warming, to reveal the microbial mechanisms of SOC decomposition in response to warming; 3) form a unified method of SOC fraction to reveal the response characteristics and mechanisms of different soil carbon components to warming; 4) clarify the responses of plant-soil-microorganism interactions to the simulated warming and their regulations on SOC decomposition in forest ecosystems; 5) explore the interactions of warming and other global change factors (e.g., precipitation regime changes, land use changes, and atmospheric nitrogen deposition) on SOC decomposition to provide a theoretical basis for better assessment of forest soil carbon dynamics and maintenance of carbon sink function under future global changes.

Key Words: warming; forest; soil organic carbon decomposition; microorganism; particulate organic carbon; mineral-associated organic carbon

自工业革命以来,全球地表温度上升约 1°C ,如果不采取有效措施控制温室气体的排放,预计在未来 20 年将达到或超过 1.5°C ^[1]。全球变暖会影响陆地生态系统的结构和功能,诸如改变植物物候、影响生物多样性和元素循环过程,从而对生态系统服务功能产生深刻的影响^[2]。森林生态系统是陆地生态系统的主体,也是陆地生态系统最重要的贮碳库^[3],据估算全球森林碳(C)储量约为 861 Pg,其中约 44% 存储于土壤^[3],其微小变化都可能引起大气二氧化碳(CO_2)浓度的波动^[4]。土壤有机碳(SOC)在微生物的作用下最终分解为 CO_2 返回到环境中,是陆地生态系统中极为关键的生态过程之一,该过程对气候变化的响应程度直接决定森林土壤有机碳库的大小及其稳定性。

土壤有机碳分解本质上是由微生物及其分泌的胞外酶参与的复杂生物化学反应,根据化学反应动力学理论,SOC 分解必然受到温度和其他环境因子(如水分、氧气等)的影响^[5]。已有大量的室内模拟实验表明 SOC 的化学性质、土壤微生物群落、土壤矿物性质、气候条件等决定了 SOC 的温度敏感性(Q_{10})^[6-8]。但利用 Q_{10} 难以准确估算原位 SOC 分解对增温的响应程度^[9-10],究其原因是 SOC 分解对增温的响应程度还受到其他生物(例如植物有机碳输入、微生物演替、植物-微生物互作)和非生物因子(碳库特性、增温作用时间、昼夜温差、水分等)的共同调节^[10-12]。近 30 年来,野外模拟增温实验极大提高了我们对森林生态系统响应全球变暖

的理解,发现模拟增温通常促进森林 SOC 分解^[13-14],潜在推动土壤中的碳向大气净流失,正的碳-气候反馈将加速气候变暖^[15]。然而,由于对土壤微生物群落结构和功能、SOC 组成和结构、植物-土壤-微生物相互作用等认识的不足,以及野外模拟实验平台采用的增温方式、持续时间、生态系统类型等的不同,导致人们对森林 SOC 分解响应气候变暖的程度及其时空格局变化仍缺乏统一的认识。例如,土壤微生物对长期增温的响应可能增加或减少增温诱导的碳损失^[16-17];在特定背景下,增温可能对森林表层 SOC 含量没有影响^[18],但刺激深层 SOC 分解^[10]。因此,面对气候持续变暖的情景下,明确森林 SOC 分解对增温的响应格局及机理,有助于提高地球系统模型对森林生态系统碳-气候反馈的预测能力^[19]。

本文基于上述科学问题,通过已有森林生态系统野外模拟增温实验的情况,系统梳理了增温方式和持续时间、微生物群落结构和功能、有机碳组分和结构、植物-土壤-微生物相互作用以及森林类型对 SOC 分解的影响,以期揭示模拟增温对 SOC 分解影响不确定性的来源,并构建气候变暖影响 SOC 分解的作用框架,为深入理解全球气候变暖背景下陆地生态系统碳-气候反馈提供理论依据。

1 森林土壤有机碳分解对模拟增温的响应格局

自 1991 年在 Harvard 森林建立的增温实验开始,国内外研究人员在不同森林生态系统相继设置了 26 项野外增温实验平台观察气候变暖对森林生态系统 SOC 分解的影响(表 1)。通过对已有观测结果的梳理发现,增温往往促进 SOC 的分解,但也有研究发现增温对森林土壤呼吸速率、碳储量以及 SOC 化学组成没有影响,甚至增加了 SOC 含量^[40-41]。在高纬度和高海拔的温带和北方森林,增温通常促进 SOC 分解,但土壤碳库呈现出增加、降低或者不变三种趋势^[16, 35, 46];在热带亚热带森林,增温主要促进 SOC 分解和降低土壤碳库^[9, 13]。

1.1 增温方式的影响

由表 1 可见,SOC 分解和土壤碳库对增温的响应程度,因增温方式不同而存在差异。当前在森林生态系统中的模拟增温实验主要采用主动增温(红外线辐射和加热电缆)、被动增温(温室、开顶式同化箱和土壤空间移位)以及全土壤剖面等方式进行^[56],增温幅度受到增温方式的限制,从而导致增温对 SOC 影响程度的不同(表 1)。在美国加利福尼亚州针叶林生态系统进行全土层增温实验的研究发现,增温刺激全土层土壤呼吸排放,并且深层(> 20 cm)土壤碳更易损失(约 33%),主要源于未经保护的颗粒有机碳(POC)和植物残体的分解^[10, 37]。采用加热电缆模拟增温的方式尽管促进温带森林的土壤呼吸,却未发现 SOC 的损失^[35, 39]。通过土壤空间移位的方法模拟增温实验显示,增温引起亚热带森林生态系统 SOC 含量降低 21.1%,主要与增温促进矿质结合态有机碳(MAOC)分解有关^[13]。

1.2 增温时间的影响

在时间尺度上,短期增温能够刺激 SOC 分解,而延长增温时间可能降低 SOC 的有效性,以及微生物驯化引起的碳利用效率(CUE)的提升,出现 SOC 分解的“热适应”现象,从而减缓森林生态系统对全球变暖的正反馈效应^[17, 57]。长期增温对 SOC 分解的影响呈现多元化(表 1)。高纬度地区的温带和北方森林生态系统出现“热适应”现象^[16, 58],例如增温 2—5 年通常促进森林 SOC 分解,但经过 5 年增温处理后这种正效应逐渐消失^[10, 17]。也有研究表明,长期增温(7 年)处理下,北方云杉林 SOC 分解并没有出现“热适应”现象^[18]。在 Harvard 森林长达 26 年的增温实验显示,SOC 分解速率对增温的响应呈现周期性波动的规律,大致可分为活性碳库大量消耗、微生物群落结构和功能变化、惰性底物成为微生物的主要碳源以及微生物群落变化加速惰性碳库分解四个阶段^[16]。在热带亚热带森林中,现有野外增温实验平台较少,且增温持续时间大多较短(≤ 5 年),尚未发现关于“热适应”现象的报道^[13, 50]。仅有一项研究表明 SOC 含量下降主要集中在增温处理的前 2 年,第 5 年 SOC 含量变化趋于平缓,但这其中 SOC 分解的贡献还不清楚^[52]。由此可见,当前对长期增温作用后果的认识仍然有限,特别是关于增温对热带亚热带森林生态系统 SOC 分解影响还缺乏全面系统的理解。

表 1 增温对森林土壤有机碳的影响
Table 1 Effects of warming on soil organic carbon in forest ecosystems

地点 Site	经纬度 Latitude and longitude	增温方式 Type	增温 Warming/°C	增温时间 Duration/ year	有机碳分 解响应 ^a Response of SOC decomposition	活性有机 碳库响应 Response of LSOC pool	惰性有机 碳库响应 Response of RSOC pool	土壤有机 碳库响应 Response of SOC pool	可能原因 Explanation	参考文献 References
Black spruce boreal forest, Alaska	63°55'N, 145°44'W	温室	0.5	13	—	—	—	↓ ^b	增温改变了真菌群落	[20]
Doory Forest, Ireland	52°57'N, 7°15'W	红外线辐射	2	2	↑	—	—	↓	凋落物周转速率增加相关	[21]
Northern Limestone Alps, Achenkirch, Austria	47°34'N, 11°38'E	加热电缆	4	2	↑	↓	—	↓	增温导致土壤老碳分解加快	[22]
				7	↑	—	—	—	高的 SOC 库和根系碳的输入促进微生物分解	[18]
				9	↑	—	—	—	富碳森林中不会出现微生物分解的热适应现象	[23]
Teshio Experimental Forest, Japan	44°55'N, 142°01'E	红外线辐射	3	4	↑	—	—	—	因为高的底物有效性和含水量	[24]
Southern Ontario, Canada	43°45'N, 79°15'W	加热电缆	5	1	—	↓	↓	↑	增温促进碳水化合物分解,真菌丰度增加促进土壤中的木质素分解	[25]
Harvard Forest, Massachusetts, USA	42°50'N, 72°18'W	加热电缆	5	2 和 18	—	—	—	↓	微生物对惰性 SOC 利用增加,但利用效率增加导致 SOC 分解热适应性	[26]
				4	—	↓	↓	—	刺激了微生物活性和木质素氧化	[27]
				5 和 20	—	↑	↓	↓	与土壤真菌功能群和分类群相对丰度变化相关	[28]
				10	↑	↓	—	↓ ^b , —	微生物活性增强且对不同碳组分利用发生改变	[29]
				10	↑	—	—	↓	SOC 分解产生热适应,因为土壤活性 SOC 库有限	[30]
				24	—	—	↓	↓ ^b , ↓	增温减弱了对 MAOC 的物理保护,增加微生物活性	[31]
				26	—	↓	↓	↓	增温导致 SOC 大量损失但各个阶段机理不同	[16]
Tomakomai experimental forest, Tomakomai, Japan	42°40'N, 141°36'E	加热电缆	4	8	↑	—	—	—	SOC 分解增加源于植物源碳(凋落物)的持续输入	[32]
Harvard Forest, Massachusetts, USA	42°28'N, 72°10'W	加热电缆	5	7	↑	—	—	↓	—	[33]

续表

地点 Site	经纬度 Latitude and longitude	增温方式 Type	增温 Warming/℃	增温时间 Duration/ year	有机碳分 解响应 ^a Response of SOC decomposition	活性有机 碳库响应 Response of LSOC pool	惰性有机 碳库响应 Response of RSOC pool	土壤有机 碳库响应 Response of SOC pool	可能原因 Explanation	参考文献 References
Shirakami Natural Science Park, Japan University of California Blodgett Experimental Forest	40°31'N, 140°13'E	红外线辐射	2.5	15	—	↓	—	↓	加速水溶性 SOC(特别是芳香族 和酚类化合物)的分解	[34]
				5	↑	—	—	—	丰富的 SOC 含量和土壤含水量是 增温产生持续刺激效应的原因	[35]
	38°54'N, 120°39'W	全土壤剖面	4	2	↑	—	—	—	主要源于“老”碳的分解	[36]
				4.5	—	—	—	↓	底层(>20 cm)SOC 损失主要源于 微生物对植物源有机质的降解 作用	[37]
Takayama field station, Gifu, Japan A oak forest of Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, Japan	36°08'N, 137°25'E	加热线缆	3	4.5	—	↓	—	↓	底层(>20 cm)SOC 损失主要源于 未经保护的 POC	[10]
				4.5	—	—	—	↓	底层(>20 cm)SOC 损失主要源于 复杂分子结构的降解	[38]
	34°24'N, 132°43'E	加热线缆	2.5	4	↑	—	—	—	增温对 SOC 分解的持续刺激源于 充足的 SOC 和根系生物量	[39]
				10	—	—	—	↑	长期增温促进 SOC 固存,源于增 温促进植物源碳的形成,而抑制微 生物源碳	[40]
Whitehall Forest, Georgia, USA 宝天曼自然保护区 Baotianman, Henan Province, China	33°53'N, 83°21'W	加热线缆	3 和 5	3	—	—	—	—	高度分化及碳贫乏土壤对增温不 敏感	[41]
				1	↑	—	—	—	交换性 SOC 供应增加	[42]
	33°20'—33°36'N, 111°47'—112°04'E	红外线辐射	1.23—1.66	2	↑	—	—	—	细根生物量和微生物生物量的 增加	[43]
				5	↑	—	—	—	微生物量和酶活性计量比降低导 致热适应性	[17]
平武县国家级自然保护区 Pingwu, Sichuan Province, China Miyazaki University Forest, Kyushu, Japan	32°49'—33°02'N, 103°55'—104°10'E	开顶式同化箱	0.43—0.95	4	↑	↓	↑	↑	MBC 增加促进活性 SOC 分解;促 进凋落物分解和养分释放,增加惰 性有机碳和 SOC 含量	[44]
				6	↑	—	—	—	源于该地区充足的 SOC 库	[14]

续表

地点 Site	经纬度 Latitude and longitude	增温方式 Type	增温 Warming/°C	增温时间 Duration/ year	有机碳分 解响应 ^a Response of SOC decomposition	活性有机 碳库响应 Response of LSOC pool	惰性有机 碳库响应 Response of RSOC pool	土壤有机 碳库响应 Response of SOC pool	可能原因 Explanation	参考文献 References
四川省阿坝州理县米亚罗林区 Aba, Sichuan Province, China	31°35'N, 102°50'E	开顶式同化箱	0.25	2	—	—	—	↓	酶活性的增加	[45]
四川省阿坝州理县米亚罗林区天然林			0.54	4	—	—	—	↑	降低了微生物生物量,改变了微生物群落结构和底物利用特性	[46]
四川省阿坝州理县米亚罗林区人工林			0.58	4	—	—	—	↓	增加了微生物生物量,改变了微生物群落结构和底物利用特性	
贡嘎山 Gongga, Sichuan Province, China	29°20'—30°20'N, 101°30'—102°15'E	开顶式同化箱	2—3	5	—	↑	↓	—	微生物量增加	[47]
福建三明 Sanming, Fujian Province, China	26°19'N, 117°36'E	加热线缆	5	1.5	—	↓	—	—	微生物群落结构改变和酶活性增加	[48]
				1.5	↑	—	—	—	与微生物量碳、丛枝菌根真菌和放线菌活性增加有关	[49]
广西友谊关 Yongyiguan, Guangxi Province, China	22°05'N, 106°86'E	红外线辐射	2	3	↑	—	—	↓	土壤水分降低	[50]
哀牢山 Ailaoshan, Yunnan Province, China	24°32'N, 101°01'E	红外线辐射	2.1	4	↑	—	—	—	底物有效性降低、细菌群落变化导致 SOC 的分解在第三年趋于稳定	[51]
			1.5	5	—	↓	↑	↓	土壤背景温度和水分影响增温的效应	[52]
鼎湖山 Dinghushan, Guangdong Province, China	23°09'—23°11'N, 112°30'—112°33'E	土壤空间移位	1.69	3	—	—	↓	↓	增温增加了真菌相对丰度和氧化酶活性,导致 MAOM 分解增加,从而导致 SOC 含量降低	[13]
Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico	18°20'N, 65°49'W	土壤空间移位	2.3	1	—	—	—	↓	—	[53]
Andes, Peruvian	12°49'—13°11'S, 69°16'—71°35'W	土壤空间移位	15	5	—	↓	↑	↓	增温通过提高水解酶活性,改变微生物群落结构和增加微生物碳利用效率从而促进活性 SOC 分解	[54]
Barro Colorado Island, Panama	9°9'N, 79°51'W	全土壤剖面	4	2	↑	—	—	↓	增温引起 SOC 损失与温度敏感性和微生物碳利用效率均无关	[9]
			3 和 8		↑	—	—	—	增温引起 SOC 损失与微生物多样性和群落对温度增加的适应性无关	[55]

—代表该指标在此文献中未涉及;↑代表该指标对增温响应不显著;↓代表增温的正效应;↑代表增温的负效应;a, SOC 分解通过土壤异养呼吸速率表示;b 代表土壤 0 层,没有标注为矿质土层;SOC;土壤有机碳 Soil organic carbon;LSOC;活性有机碳 Labile SOC;RSOC;惰性有机碳 Recalcitrant SOC;MAOC;矿质结合态有机碳 Mineral-associated organic carbon

2 森林土壤有机碳分解对模拟增温的响应机制

2.1 土壤微生物群落结构和功能

微生物是土壤中最活跃的组分之一,直接参与调控生物地球化学循环过程。土壤微生物群落结构和功能对气候变化响应敏感^[59],从而影响其介导的土壤生态过程^[60]。增温一方面可以直接影响微生物的生长代谢,在一定温度范围内微生物活性随温度增加而加强,提高其对 SOC 分解能力,向大气中释放更多的 CO₂,造成对气候变暖的正反馈^[61-62];另一方面微生物对增温的适应性可能缓解增温诱导的碳损失,从而形成对气候变暖的无反馈或者负反馈^[60, 63]。已有研究表明,土壤微生物生物量、群落结构、代谢功能及胞外酶活性的改变,是调控 SOC 分解响应增温的核心机制^[13, 50, 64]。因此,明确土壤微生物群落结构和功能对气候变暖的响应方向和机制,对于准确评估与预测未来气候变暖背景下陆地碳循环的特征及其对气候变暖的反馈作用具有十分重要的意义^[4]。

2.1.1 土壤微生物生物量和群落组成

Schindlbacher 等^[65]发现增温处理对成熟云杉林土壤微生物生物量和群落结构无影响。Frey 等^[66]发现,长期增温(12 年)处理导致土壤微生物生物量降低 26%,主要是因为真菌生物量和溶解性 SOC 含量的显著减少,同时也观察到真菌和细菌的相对丰度并未发生变化。然而,有研究表明增温提高了土壤真菌细菌比值^[48],真菌生物量的增加可能促进惰性有机碳的分解^[13],主要是因为真菌比细菌具有更高的碳氮比,需要更多的能源和营养来维持生长^[67]。此外,不同系统发育分类群对增温响应的不同也会影响 SOC 的分解,例如接合菌门真菌主要利用蔗糖等活性碳源,而担子菌门真菌则主要分解木质素等惰性碳源^[68-69]。对于细菌,增温能促使土壤细菌群落向更加适应利用惰性碳源的方向转变^[70]。长期增温(20 年)引起细菌多样性、优势细菌类群(如 α -变形菌和酸杆菌门)和木质素降解微生物丰度增加,促进惰性 SOC 的分解^[71-72]。然而,也有研究发现,增温会降低土壤微生物多样性,改变微生物群落组成和相互作用,使微生物生长能适应温度升高的环境^[55, 73]。此外,微生物群落生活史策略的变化也极大地影响 SOC 分解对增温的响应。由于 r-策略微生物生长速度快,底物亲和力低,对有效碳和养分输入反应迅速;k-策略微生物生长缓慢,能有效地利用惰性碳源^[74]。当温度升高时,活性碳源的快速消耗会导致 k-策略微生物占主导,刺激惰性 SOC 分解^[75]。在亚热带森林的研究显示,增温显著降低变形菌门(富营养型)相对丰度,增加绿弯菌门(贫营养型)相对丰度,使微生物群落向利用惰性有机碳的 k-策略转变^[73]。土壤微生物群落的多样性及其对增温的复杂响应,阻碍了对增温如何影响 SOC 分解的准确理解^[76]。

2.1.2 土壤微生物生理特征

气候变暖也会通过影响微生物功能改变 SOC 分解过程。基于宏基因组学的证据表明,增温潜在增加了南亚热带森林土壤纤维素酶基因的表达,有利于促进低质量植物凋落物的分解^[77]。Pold 等^[11]和 Dove 等^[78]也证实了增温会改变温带森林土壤微生物的碳代谢基因丰度,但由于微生物群落存在一定的功能冗余,可能减弱了微生物群落组成对增温的响应,从而维持增温对 SOC 分解的刺激效应^[78]。Romero-Olivares 等^[79]利用宏转录组技术观察到,长期土壤增温背景下,北方森林土壤真菌资源分配策略发生改变,以减少分解为代价将资源分配给细胞代谢的维持。基于宏蛋白组学的研究也支持这一观点,认为微生物倾向于增加参与能量产生和转化的蛋白质丰度,以应对增温带来的环境胁迫^[80]。另一方面,土壤微生物细胞膜结构对增温的响应也会影响微生物对 SOC 的分解作用。微生物细胞膜由多种具有不同熔点的脂肪酸组成,其中饱和直链脂肪酸熔点相对较高,而不饱和脂肪酸熔点相对较低^[81-82]。因此,当环境温度升高时,微生物倾向于通过调控脂肪酸组成(如增加饱和脂肪酸,降低不饱和脂肪酸比例),来降低细胞膜流动性和维持细胞结构,潜在地影响 SOC 分解和温室气体排放过程^[83-84]。

增温对 SOC 分解的影响还受到微生物 CUE 的调控。微生物 CUE 被定义为土壤微生物代谢过程中碳在呼吸和生长之间分配的重要生态学参数,是微生物群落代谢的综合表征^[26]。增温会降低微生物 CUE,主要由

于温度升高对微生物呼吸的促进作用大于生长速率^[85-86],也有研究表明增温对微生物 CUE 没有影响^[87],或者通过改变微生物群落组成增加微生物 CUE^[88]。例如,r-策略微生物表现出更低的 CUE,这主要由于他们具有更高的能量需求,而 k-策略微生物展现更高的 CUE^[89]。Pold 等^[90]的研究表明,增温会增加低 CUE 类群的 CUE,而降低高 CUE 类群的 CUE。此外,微生物 CUE 也会对温度升高表现出适应性,Frey 等^[26]发现增温处理 18 年后微生物 CUE 降低程度要低于第 2 年增温的影响。可见,深入探讨土壤微生物群落、生理特征与 SOC 的相互作用关系是研究增温对 SOC 分解影响的关键。

2.1.3 土壤胞外酶活性

土壤微生物分泌的胞外酶是 SOC 分解的直接参与者,其活性的高低潜在决定 SOC 的分解速率。温度作为影响酶催化活性的重要因素之一^[91],在特定范围内酶活性通常随温度增加而升高^[13, 92]。然而,土壤胞外酶活性对增温的响应也因酶自身特性(温度敏感性)、土壤水热状况及理化性质不同而异^[93-94]。在酸性森林土壤中发现, β -葡萄糖苷酶和磷酸单酯酶比纤维二糖水解酶和氨基肽酶对增温更为敏感^[95]。Allison 和 Treseder^[96]指出增温引起土壤水分的降低限制了胞外酶或底物的扩散速率,从而抑制纤维素酶活性^[97],但增温也可以通过改变土壤 pH 和水分有效性,促进亚热带冷杉林土壤氧化酶活性^[98]。整合分析结果表明,增温主要刺激了氧化酶活性,对水解酶活性的影响则因生态系统类型、增温持续时间和环境因子等而异^[92, 99]。例如,短期增温强烈刺激催化糖苷键分解的水解酶(如纤维素酶)活性,中长期增温主要促进降解惰性分子的氧化酶(如酚氧化酶)活性^[92]。也有观点认为,短期增温对酶活性的正效应将被增温持续时间延长引起的酶失活和底物消耗而抵消^[61],也可能是因为增温引起的土壤微生物群落结构的变化,导致其分泌胞外酶种类的改变而影响 SOC 分解^[100]。在南亚热带森林的研究发现,增温使土壤真菌丰度增加,刺激氧化酶活性从而加速惰性 SOC 分解^[13],主要是因为大多数腐生真菌依靠分泌氧化酶来分解惰性有机质获取能量和营养物质^[100]。Nottingham 等^[54]则指出增温提高了放线菌丰度,促进水解酶活性,从而促进活性 SOC 分解。综上所述,在较短时间尺度上,由于土壤酶自身温度敏感性以及在土壤中的稳定性特征,会直接影响 SOC 分解对增温的响应;随着增温时间的延长,微生物群落变化主导胞外酶种类及数量的变化,导致土壤酶活性与 SOC 分解之间的关系更为复杂。从生态学角度来讲,对微生物群落结构认识的最终目的是为了理解其生态功能^[101]。然而,在全球变暖的背景下,对微生物群落结构和功能之间关系的变化是如何影响土壤生态过程,以及微生物活性与 SOC 质量之间关系的认识仍较为缺乏^[102]。因此,未来需加强探索微生物群落结构和功能对短期增温的响应和对长期增温的适应机制,从而加深我们对 SOC 分解响应增温的认识^[80, 103]。

2.2 土壤有机碳组成与结构

根据 SOC 理化性质、稳定性及周转速率^[104],可大致分为活性和惰性 SOC^[105]。活性 SOC 易被土壤微生物分解利用,对环境变化敏感^[106-107];而惰性 SOC 具有较高的稳定性或复杂的化学结构,难以被土壤微生物利用,有利于在土壤中积累和固存^[108]。当前流行的观点是建议将 SOC 大致分为 POC 和 MAOC,这样能更好地解释 SOC 分解对增温的响应,有利于深入了解土壤碳流失途径^[109]。POC 被认为是由相对未分解的植物片段组成,其还可以进一步划分为游离颗粒有机碳(fPOC 或轻组 POC),闭蓄态($>53 \mu\text{m}$)颗粒有机碳(oPOC 或重组 POC);MAOC 由植物浸出物和微生物残体与土壤矿物结合形成。两者在物理化学性质以及功能上存在显著的区别,MAOC 由小分子组成,尽管容易被微生物和植物利用(即化学惰性低),但通过与土壤矿物质的结合而受到保护;POC 由低质量的植物碎片组成,尽管难以被微生物和植物直接利用(即化学惰性高),但缺乏土壤矿物的保护,反而容易被微生物和土壤酶分解^[109]。由此可见,增温对 SOC 分解的影响程度主要取决于二者的综合变化。针对美国加州内华达山脉的针叶混交林设置的全土壤增温实验发现,fPOC 分解是导致深层 SOC 损失的关键途径,且在不同土层中,增温对不同组分 SOC 分解的影响迥异(即增温与土层深度存在交互作用)^[10]。在美国东北部温带落叶林的研究发现,增温优先消耗土壤中的 MAOC,并改变其分子结构特征^[31]。在增温条件下,POC 和 MAOC 的稳定性,主要受到生物(微生物、根系分泌物等)和非生物(水分、矿物特性、团聚体稳定性等)因子改变的影响。例如,长期增温不利于土壤团聚体结构的稳定^[31],潜在导致 oPOC

失去团聚体的保护,从而促进寡营养型微生物对它的分解。因此,未来亟需加强这方面的研究,通过碳组分更好地揭示气候变暖对 SOC 分解的影响^[19, 110]。

另外,增温引起的 SOC 损失也可能与 SOC 分子结构的复杂性密切相关。由于 SOC 不同含碳官能团结构对分解的抗性不同,使得不同分子结构有机质在环境中留存时间存在很大的差异。传统观点认为,具有复杂分子结构的有机碳(如木质素)在增温下相对更稳定,因为它们比简单有机碳需要更多的能量进行分解^[5]。然而,近年来的研究却发现,气候变暖会刺激深层土壤中植物衍生的复杂聚合物和热解碳的快速损失,主要是因为惰性有机碳具有更高的温度敏感性^[5]。Jia 等^[111]对比研究了 SOC 主要分子组分(包括木质素、脂类、黑炭)的周转时间及其温度敏感性,发现与矿质结合的植物脂类和黑炭在土壤剖面中的周转时间可达上万年,显著长于木质素周转时间,证明了矿物保护作用对土壤碳周转及温度敏感性的重要调控作用^[38, 112]。可见,生态系统中不存在绝对稳定的 SOC,其稳定性受到生物和非生物多种因素综合调控。

2.3 植物-土壤-微生物相互作用

植物生长、繁殖、物候、群落结构和生理特征对增温的响应,可能会通过调节基质供应进而影响土壤微生物群落结构和功能^[113]。研究发现,全球气候变暖导致植物春季物候提前,秋季物候延迟,降低植物多样性,促使土壤微生物群落的分异^[114—116]。增温也能够改变植物的生长速率,提高植被生产力和碳固定能力,进而增加了森林凋落物的产量和质量,导致微生物的生长和活性发生改变,最终影响 SOC 分解^[117]。基于草原生态系统的研究发现,增温处理导致土壤微生物生物量、植物群落多样性和丰富度降低,但微生物丰度和 SOC 呈现增加趋势^[118]。由于乔木具有较长的生活史,短期很难观测到其群落结构的变化,因此不少研究倾向探讨其功能性状变化对 SOC 的影响。温带混交林全土层增温实验发现,增温降低深层土壤(>20 cm)中细根生物量,伴随着植物源碳输入的减少以及芳香化合物和植物源脂肪酸分解的加速,这一现象潜在导致植物来源碳减少,留下相对更稳定的微生物来源碳^[37]。也有研究表明植物地下生物量不影响森林 SOC 对增温的响应^[52]。

植物-微生物互作(菌根真菌)以及叶、细根凋落物、根系分泌物的输入,可以通过调控微生物活性间接影响 SOC 的分解^[119]。菌根真菌在 SOC 分解过程中发挥着重要作用,能够直接或者间接参与 SOC 分解过程。例如,当环境中养分匮乏或不足时,菌根真菌将采取分解 SOC 以满足自身生长养分需求的策略;当植物源活性碳供给充足时,菌根真菌则可以通过激发效应加速 SOC 分解^[120]。然而,随着全球变暖的不断加剧,土壤菌根真菌群落结构和多样性受到强烈影响,进而改变其参与的 SOC 分解过程。此外,植物还可以通过根系分泌物改变有机碳的有效性从而直接调控 SOC 的分解。植物根系分泌物约由 200 多种低分子化合物和高分子量蛋白质、黏胶等组成,是根际微生物的主要碳源,在调控根际微生态系统结构与功能方面发挥着重要作用^[121]。已有研究发现,增温引起植物碳向下分配加速根系分泌物的分泌,同时改变其化学组成,从而提高了根际微生物活性及其对 SOC 的分解(即正的根际激发效应)^[122—123],而且不同分泌物成分产生的激发效应存在显著差异,表现为氨基酸>简单糖类和低分子有机酸>酚类物质^[124]。根系分泌物还可以通过化学方式来破坏受保护的碳,使其被微生物分解利用,间接提高激发效应。例如,Keiluweit 等^[125]发现植物通过分泌草酸(一种常见的根系分泌物),释放与矿物质结合的有机化合物,增强了微生物对以前矿物保护化合物的接触,从而加速碳的损失。在氮可利用性较低的环境中,植物与微生物之间对氮的竞争,会促使土壤微生物对含氮丰富有机质的挖掘导致 SOC 分解^[126]。然而,也有研究发现增温会降低有机质丰富土壤中的根际激发效应,导致 SOC 分解受到抑制^[127],可能是因为增温提高氮素有效性,降低植物光合产物向根系的分配,从而减弱微生物活性和功能,导致负的根际激发效应抑制 SOC 分解^[128—130]。

可见,植物-土壤-微生物的相互作用可能强烈地影响生态系统的碳动态,进而促进或减缓全球变暖的影响^[119]。尽管,近年来围绕植物-微生物、植物-土壤之间相互作用对增温响应的研究已经取得一定的进展^[131—132],但在森林生态系统中,植物-土壤-微生物间相互作用如何响应增温及其对 SOC 分解的影响还不清楚,尤其是森林植物根际微生物群落结构和功能与根系分泌物(有机酸、类黄酮和酸性磷酸酶)组成和含量之

间的关系亟待阐明。

3 总结与展望

全球变暖对 SOC 分解的影响是一个复杂且长期的过程,由于增温方式和持续时间、土壤微生物群落结构和功能、SOC 组成与结构、植物-土壤-微生物之间相互作用以及森林类型等因素的影响(图 1),导致目前 SOC 分解对增温的响应及反馈机制还缺乏整体性和系统性的认识,在未来需在以下几个方面加强探索:

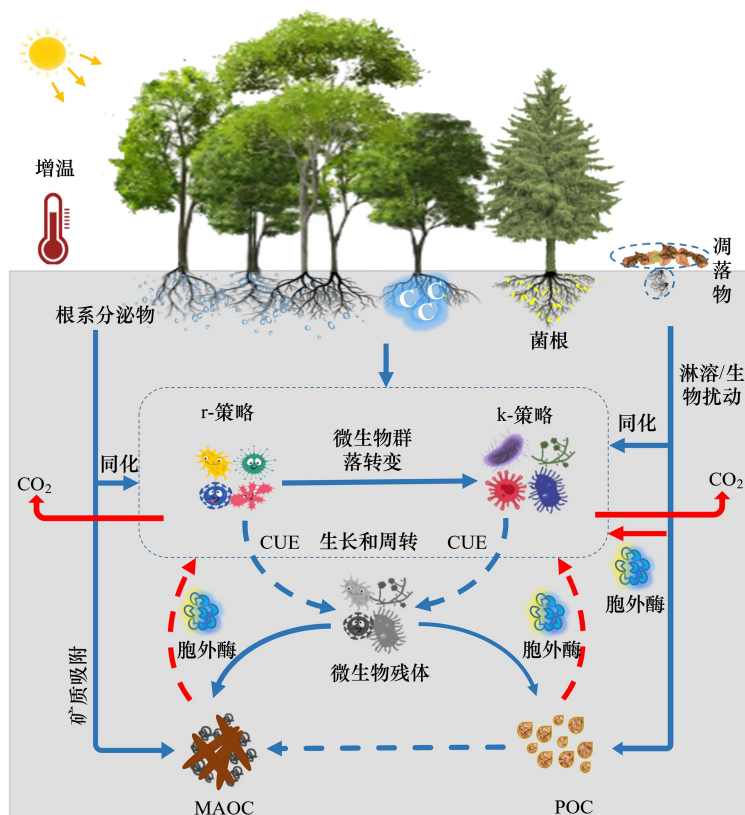


图 1 森林土壤有机碳分解响应增温的主要机制

Fig.1 Primary mechanisms of soil organic carbon decomposition to warming in forest ecosystems

DOC: 可溶性有机碳 Dissolved organic carbon; CO₂: 二氧化碳 Carbon dioxide; CUE: 碳利用效率 Carbon use efficiency; POC: 颗粒有机碳 Particulate organic carbon; MAOC: 矿质结合态有机碳 Mineral-associated organic carbon ① 土壤微生物群落结构和功能对 SOC 分解响应增温的调控机制。增温改变微生物群落结构,从 r-策略微生物向 k-策略微生物转变,调节微生物 CUE,从而影响微生物对 SOC 的分解;增温刺激氧化酶活性,促进 MAOC 分解。② 植物-土壤-微生物相互作用对 SOC 分解响应增温的调控机制。一方面,植物凋落物和根系分泌物通过激发效应刺激微生物对 SOC 的分解。另一方面,植物通过分泌根系分泌物调节土壤性质(如 pH),直接影响 MAOC 的吸附和解吸过程。其中,红色路径表示 SOC 分解过程;蓝色路径表示 SOC 固存过程;虚线路径表示该过程有待进一步加强

1) 加强模拟气候变暖对森林生态系统影响的长期研究。温度升高对森林生态系统的影响是一个长期的过程,但现有在森林生态系统模拟气候变暖实验大多持续时间较短(≤5 年),特别是在热带亚热带森林生态系统。短期实验无法真实体现自然条件下长期气温升高对森林 SOC 动态的影响,且研究结果的有效性和可靠性还有待验证。热带亚热带森林碳储量占陆地植被碳储量的 2/3,陆地生态系统土壤碳储量的 1/3,在调节气候变化和维持碳平衡过程中发挥着重要的作用。生态模型模拟结果强调热带地区碳循环过程将是未来气候变化研究的“优先区域”,因此亟需扩展在热带亚热带森林的相关研究成果^[133]。

2) 加强土壤微生物功能群与 SOC 分解之间关系的研究。土壤微生物群落结构复杂,具有重要的代谢功能。随着分子生物学技术的发展,我们对土壤微生物群落结构有了较深入的认识,而对其功能的认识多局限

于参与特定代谢途径的微生物功能群、功能基因数量和种类、土壤酶活性。多组学方法联用可以从基因组水平推断其功能潜能,从转录组、蛋白组和代谢组角度追踪其功能基因表达,并结合稳定同位素探针和功能基因芯片技术,将微生物群落结构与功能整合起来,有助于深入揭示微生物调控 SOC 分解过程对增温的响应规律和机制。

3) 形成统一的 SOC 组分研究方法。土壤有机碳由于自身的复杂性,从物理、化学、生物以及分子结构等方面形成多样化的 SOC 组分研究方法,致使温度升高对 SOC 分解的影响尚未达成一致,同时也导致不同研究之间结果缺乏可比性。因此,未来在进行相关研究时,建议将 SOC 统一分为 POC 和 MAOC。鉴于这两类 SOC 在形成、存留和功能等方面的显著区别,它们能更系统地揭示不同尺度上 SOC 分解对增温的响应规律和机制;同时也能增加各研究之间的可比性,以期更全面地认识未来气候变暖背景下森林生态系统的碳-气候反馈。

4) 加强全球气候变暖情境下,森林生态系统植物-土壤-微生物间相互作用的研究。植物和土壤微生物是陆地生态系统的重要组成部分,其相互作用连接着生态系统地上和地下部分,并形成统一的整体,在调控生态系统结构和功能中起着不可替代的作用。目前,关于增温对森林生态系统各组分的影响机制已有一定认识,但将植物-土壤-微生物作为统一的整体进行研究还较为缺乏。因此,迫切需要结合新的技术与方法,如代谢组学、宏蛋白组学以及跨域网络等方法探究植物-土壤-微生物之间的相互作用,为森林 SOC 分解响应增温提供新的视角。

5) 加强增温与其他全球变化因子的耦合研究。现有模拟全球变化对森林生态系统影响的研究大多集中在单因子或两因子之间的耦合作用,多个因子之间的相互作用研究并不充分。一项基于 meta 分析的结果显示,土壤微生物多样性和碳循环功能基因丰度不受增温的影响,但受增温和 CO₂ 浓度升高交互作用的影响,并且两者表现为协同效应^[134]。然而,多个全球变化因子之间相互作用对森林 SOC 分解过程和机制的影响是协同或拮抗还缺乏实证研究。因此,关注气候变暖与其他全球变化因子之间的耦合作用有助于更好评估未来全球变化背景下森林土壤碳动态及碳汇功能的维持。

参考文献 (References):

- [1] Masson-Delmotte V, Zhai P M, Pirani A, Connors S L, Péan C, Chen Y, Goldfarb L, Gomis M I, Matthews J B R, Berger S, Huang M T, Yelekçi O, Yu R, Zhou B Q, Lonnoy E, Maycock T K, Waterfield T, Leitzell K, Caud N. Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press.
- [2] 杨玉盛. 全球环境变化对典型生态系统的影响研究: 现状、挑战与发展趋势. 生态学报, 2017, 37(1): 1-11.
- [3] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, McGuire A D, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. Science, 2011, 333(6045): 988-993.
- [4] Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. Nature, 2015, 528: 60-68.
- [5] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. Nature, 2006, 440: 165-173.
- [6] Wei H, Guenet B, Vicca S, Nunan N, AbdElgawad H, Pouteau V, Shen W J, Janssens I A. Thermal acclimation of organic matter decomposition in an artificial forest soil is related to shifts in microbial community structure. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 71: 1-12.
- [7] Qin S Q, Kou D, Mao C, Chen Y L, Chen L Y, Yang Y H. Temperature sensitivity of permafrost carbon release mediated by mineral and microbial properties. Science Advances, 2021, 7(32): eabe3596.
- [8] Wei H, Guenet B, Vicca S, Nunan N, Asard H, AbdElgawad H, Shen W J, Janssens I A. High clay content accelerates the decomposition of fresh organic matter in artificial soils. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 77: 100-108.
- [9] Nottingham A T, Meir P, Velasquez E, Turner B L. Soil carbon loss by experimental warming in a tropical forest. Nature, 2020, 584(7820): 234-237.
- [10] Soong J L, Castanha C, Hicks Pries C E, Ofiti N, Porras R C, Riley W J, Schmidt M W I, Torn M S. Five years of whole-soil warming led to loss of subsoil carbon stocks and increased CO₂ efflux. Science Advances, 2021, 7(21): eabd1343.
- [11] Pold G, Billings A F, Blanchard J L, Burkhardt D B, Frey S D, Melillo J M, Schnabel J, van Diepen L T A, DeAngelis K M. Long-term warming alters carbohydrate degradation potential in temperate forest soils. Applied and Environmental Microbiology, 2016, 82(22): 6518-6530.

- [12] Liu Y, Xu L, Zheng S, Chen Z, Cao Y Q, Wen X F, He N P. Temperature sensitivity of soil microbial respiration in soils with lower substrate availability is enhanced more by labile carbon input. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 154: 108148.
- [13] Fang X, Zhou G Y, Qu C, Huang W J, Zhang D Q, Li Y L, Yi Z G, Liu J X. Translocating subtropical forest soils to a warmer region alters microbial communities and increases the decomposition of mineral-associated organic carbon. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107707.
- [14] Teramoto M, Liang N S, Takagi M, Zeng J Y, Grace J. Sustained acceleration of soil carbon decomposition observed in a 6-year warming experiment in a warm-temperate forest in southern Japan. *Scientific Reports*, 2016, 6: 35563.
- [15] Crowther T W, Todd-Brown K E O, Rowe C W, Wieder W R, Carey J C, Machmuller M B, Snoek B L, Fang S, Zhou G, Allison S D, Blair J M, Bridgham S D, Burton A J, Carrillo Y, Reich P B, Clark J S, Classen A T, Dijkstra F A, Elberling B, Emmett B A, Estiarte M, Frey S D, Guo J, Harte J, Jiang L, Johnson B R, Kröel-Dulay G, Larsen K S, Laudon H, Lavallee J M, Luo Y, Lupascu M, Ma L N, Marhan S, Michelsen A, Mohan J, Niu S, Pendall E, Peñuelas J, Pfeifer-Meister L, Poll C, Reinsch S, Reynolds L L, Schmidt I K, Sistla S, Sokol N W, Templer P H, Treseder K K, Welker J M, Bradford M A. Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, 2016, 540(7631): 104-108.
- [16] Melillo J M, Frey S D, DeAngelis K M, Werner W J, Bernard M J, Bowles F P, Pold G, Knorr M A, Grandy A S. Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world. *Science*, 2017, 358(6359): 101-105.
- [17] Wang Y, Liu S R, Wang J X, Chang S X, Luan J W, Liu Y C, Lu H B, Liu X J. Microbe-mediated attenuation of soil respiration in response to soil warming in a temperate oak forest. *Science of The Total Environment*, 2020, 711: 134563.
- [18] Schnecker J, Borken W, Schindlbacher A, Wanek W. Little effects on soil organic matter chemistry of density fractions after seven years of forest soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 103: 300-307.
- [19] Lugato E, Lavallee J M, Haddix M L, Panagos P, Cotrufo M F. Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter. *Nature Geoscience*, 2021, 14: 295-300.
- [20] Alster C J, Allison S D, Treseder K K. Carbon budgets for soil and plants respond to long-term warming in an Alaskan boreal forest. *Biogeochemistry*, 2020, 150(3): 345-353.
- [21] Zou J L, Tobin B, Luo Y Q, Osborne B. Response of soil respiration and its components to experimental warming and water addition in a temperate Sitka spruce forest ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 260/261: 204-215.
- [22] Schindlbacher A, Zechmeister-Boltenstern S, Jandl R. Carbon losses due to soil warming: Do autotrophic and heterotrophic soil respiration respond equally? *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 901-913.
- [23] Schindlbacher A, Schnecker J, Takriti M, Borken W, Wanek W. Microbial physiology and soil CO₂ efflux after 9 years of soil warming in a temperate forest-no indications for thermal adaptations. *Global Change Biology*, 2015, 21(11): 4265-4277.
- [24] Aguilos M, Takagi K, Liang N S, Watanabe Y, Teramoto M, Goto S, Takahashi Y, Mukai H, Sasa K. Sustained large stimulation of soil heterotrophic respiration rate and its temperature sensitivity by soil warming in a cool-temperate forested peatland. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 2013, 65(1): 20792.
- [25] Feng X J, Simpson A J, Wilson K P, Dudley Williams D, Simpson M J. Increased cuticular carbon sequestration and lignin oxidation in response to soil warming. *Nature Geoscience*, 2008, 1(12): 836-839.
- [26] Frey S D, Lee J, Melillo J M, Six J. The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nature Climate Change*, 2013, 3(4): 395-398.
- [27] Pisani O, Frey S D, Simpson A J, Simpson M J. Soil warming and nitrogen deposition alter soil organic matter composition at the molecular-level. *Biogeochemistry*, 2015, 123(3): 391-409.
- [28] Pec G J, Diepen L T A, Knorr M, Grandy A S, Melillo J M, DeAngelis K M, Blanchard J L, Frey S D. Fungal community response to long-term soil warming with potential implications for soil carbon dynamics. *Ecosphere*, 2021, 12(5): e03460.
- [29] VandenEnden L, Anthony M A, Frey S D, Simpson M J. Biogeochemical evolution of soil organic matter composition after a decade of warming and nitrogen addition. *Biogeochemistry*, 2021, 156(2): 161-175.
- [30] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2176.
- [31] Pold G, Grandy A S, Melillo J M, DeAngelis K M. Changes in substrate availability drive carbon cycle response to chronic warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 110: 68-78.
- [32] Noh N J, Kuribayashi M, Saitoh T M, Nakaji T, Nakamura M, Hiura T, Muraoka H. Responses of soil, heterotrophic, and autotrophic respiration to experimental open-field soil warming in a cool-temperate deciduous forest. *Ecosystems*, 2016, 19(3): 504-520.
- [33] Melillo J M, Butler S, Johnson J, Mohan J, Steudler P, Lux H, Burrows E, Bowles F, Smith R, Scott L, Vario C, Hill T, Burton A, Zhou Y M, Tang J. Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(23): 9508-9512.
- [34] LaCroix R E, Walpen N, Sander M, Tfaily M M, Blanchard J L, Keiluweit M. Long-term warming decreases redox capacity of soil organic matter. *Environmental Science and Technology Letters*, 2021, 8(1): 92-97.

- [35] Teramoto M, Liang N S, Ishida S, Zeng J Y. Long-term stimulatory warming effect on soil heterotrophic respiration in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest in northern Japan. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2018, 123(4): 1161-1177.
- [36] Hicks Pries C E, Castanha C, Porras R C, Torn M S. The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science*, 2017, 355(6332): 1420-1423.
- [37] Ofiti N O E, Zosso C U, Soong J L, Solly E F, Torn M S, Wiesenberg G L B, Schmidt M W I. Warming promotes loss of subsoil carbon through accelerated degradation of plant-derived organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108185.
- [38] Zosso C U, Ofiti N O E, Torn M S, Wiesenberg G L B, Schmidt M W I. Rapid loss of complex polymers and pyrogenic carbon in subsoils under whole-soil warming. *Nature Geoscience*, 2023, 16(4): 344-348.
- [39] Noh N J, Kuribayashi M, Saitoh T M, Muraoka H. Different responses of soil, heterotrophic and autotrophic respirations to a 4-year soil warming experiment in a cool-temperate deciduous broadleaved forest in central Japan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 247: 560-570.
- [40] Zhang J, Kuang L H, Mou Z J, Kondo T, Koarashi J, Atarashi-Andoh M, Li Y, Tang X L, Wang Y P, Peñuelas J, Sardans J, Hui D F, Lambers H, Wu W J, Kaal J, Li J, Liang N S, Liu Z F. Ten years of warming increased plant-derived carbon accumulation in an East Asian monsoon forest. *Plant and Soil*, 2022, 481(1): 349-365.
- [41] Machmuller M B, Ballantyne F, Markewitz D, Thompson A, Wurzbarger N, Frankson P T, Mohan J E. Temperature sensitivity of soil respiration in a low-latitude forest ecosystem varies by season and habitat but is unaffected by experimental warming. *Biogeochemistry*, 2018, 141(1): 63-73.
- [42] Luan J W, Liu S R, Chang S X, Wang J X, Zhu X L, Liu K, Wu J H. Different effects of warming and cooling on the decomposition of soil organic matter in warm-temperate oak forests: A reciprocal translocation experiment. *Biogeochemistry*, 2014, 121(3): 551-564.
- [43] Liu Y C, Liu S R, Wan S Q, Wang J X, Luan J W, Wang H. Differential responses of soil respiration to soil warming and experimental throughfall reduction in a transitional oak forest in central China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 226/227: 186-198.
- [44] Xu G, Jiang H, Zhang Y B, Korpelainen H, Li C Y. Effect of warming on extracted soil carbon pools of *Abies faxoniana* forest at two elevations. *Forest Ecology and Management*, 2013, 310: 357-365.
- [45] 潘新丽, 林波, 刘庆. 模拟增温对川西亚高山人工林土壤有机碳含量和土壤呼吸的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(8): 1637-1643.
- [46] Zhao C Z, Wang Y J, Zhang N N, Liang J, Li D D, Yin C Y, Liu Q. Seasonal shifts in the soil microbial community responded differently to *in situ* experimental warming in a natural forest and a plantation. *European Journal of Soil Science*, 2022, 73(1): e13135.
- [47] Sun S Q, Wu Y H, Zhang J, Wang G X, DeLuca T H, Zhu W Z, Li A D, Duan M, He L. Soil warming and nitrogen deposition alter soil respiration, microbial community structure and organic carbon composition in a coniferous forest on eastern Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2019, 353: 283-292.
- [48] Li Y Q, Qing Y X, Lyu M K, Chen S D, Yang Z J, Lin C F, Yang Y S. Effects of artificial warming on different soil organic carbon and nitrogen pools in a subtropical plantation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 161-167.
- [49] Liu X F, Chen S D, Yang Z J, Lin C F, Xiong D C, Lin W S, Xu C, Chen G S, Xie J S, Li Y Q, Yang Y S. Will heterotrophic soil respiration be more sensitive to warming than autotrophic respiration in subtropical forests? *European Journal of Soil Science*, 2019, 70(3): 655-663.
- [50] Wang H, Liu S R, Wang J X, Li D J, Shi Z M, Liu Y C, Xu J, Hong P Z, Yu H L, Zhao Z, Ming A G, Lu L H, Cai D X. Contrasting responses of heterotrophic and root-dependent respiration to soil warming in a subtropical plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 247: 221-228.
- [51] Wang H, Liu S R, Schindlbacher A, Wang J X, Yang Y J, Song Z C, You Y M, Shi Z M, Li Z Y, Chen L, Ming A G, Lu L H, Cai D X. Experimental warming reduced topsoil carbon content and increased soil bacterial diversity in a subtropical planted forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 133: 155-164.
- [52] Wu C S, Liang N S, Sha L Q, Xu X L, Zhang Y P, Lu H Z, Song L, Song Q H, Xie Y N. Heterotrophic respiration does not acclimate to continuous warming in a subtropical forest. *Scientific Reports*, 2016, 6: 21561.
- [53] Chen D F, Yu M, González G, Zou X M, Gao Q. Climate impacts on soil carbon processes along an elevation gradient in the tropical Luquillo Experimental Forest. *Forests*, 2017, 8(3): 90.
- [54] Nottingham A T, Whitaker J, Ostle N J, Bardgett R D, McNamara N P, Fierer N, Salinas N, Ccahuana A J Q, Turner B L, Meir P. Microbial responses to warming enhance soil carbon loss following translocation across a tropical forest elevation gradient. *Ecology Letters*, 2019, 22(11): 1889-1899.
- [55] Nottingham A T, Scott J J, Saltonstall K, Broders K, Montero-Sanchez M, Püspök J, Bååth E, Meir P. Microbial diversity declines in warmed tropical soil and respiration rise exceed predictions as communities adapt. *Nature Microbiology*, 2022, 7(10): 1650-1660.
- [56] 朱彪, 陈迎. 陆地生态系统野外增温控制实验的技术与方法. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 330-339.
- [57] Bradford M A. Thermal adaptation of decomposer communities in warming soils. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 333.
- [58] Briones M J I, Garnett M H, Ineson P. No evidence for increased loss of old carbon in a temperate organic soil after 13 years of simulated climatic warming despite increased CO₂ emissions. *Global Change Biology*, 2021, 27(9): 1836-1847.
- [59] Jansson J K, Hofmockel K S. Soil microbiomes and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18: 35-46.
- [60] Zhou J Z, Xue K, Xie J P, Deng Y, Wu L Y, Cheng X L, Fei S F, Deng S P, He Z L, Van Nostrand J D, Luo Y Q. Microbial mediation of carbon-cycle feedbacks to climate warming. *Nature Climate Change*, 2012, 2(2): 106-110.

- [61] Fanin N, Mooshammer M, Sauvadet M, Meng C, Alvarez G, Bernard L, Bertrand I, Blagodatskaya E, Bon L, Fontaine S, Niu S L, Lashermes G, Maxwell T, Weintraub M N, Wingate L, Moorhead D, Nottingham A T. Soil enzyme in response to climate warming: Mechanisms and feedbacks. *Functional Ecology*, 2022, 36(6): 1378-1395.
- [62] Domeignoz-Horta L A, Pold G, Erb H, Sebag D, Verrecchia E, Northen T, Louie K, Elie-Fadrosh E, Pennacchio C, Knorr M A, Frey S D, Melillo J M, DeAngelis K M. Substrate availability and not thermal acclimation controls microbial temperature sensitivity response to long-term warming. *Global Change Biology*, 2023, 29(6): 1574-1590.
- [63] 沈瑞昌, 徐明, 方长明, 陈家宽. 全球变暖背景下土壤微生物呼吸的热适应性: 证据、机理和争议. *生态学报*, 2018, 38(1): 11-19.
- [64] Cheng L, Zhang N F, Yuan M T, Xiao J, Qin Y J, Deng Y, Tu Q C, Xue K, Van Nostrand J D, Wu L Y, He Z L, Zhou X H, Leigh M B, Konstantinidis K T, Schuur E A, Luo Y Q, Tiedje J M, Zhou J Z. Warming enhances old organic carbon decomposition through altering functional microbial communities. *The ISME Journal*, 2017, 11(8): 1825-1835.
- [65] Schindlbacher A, Rodler A, Kuffner M, Kitzler B, Sessitsch A, Zechmeister-Boltenstern S. Experimental warming effects on the microbial community of a temperate mountain forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(7): 1417-1425.
- [66] Frey S D, Drijber R, Smith H, Melillo J. Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(11): 2904-2907.
- [67] Ziegler S E, Billings S A, Lane C S, Li J W, Fogel M L. Warming alters routing of labile and slower-turnover carbon through distinct microbial groups in boreal forest organic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 60: 23-32.
- [68] Hanson C A, Allison S D, Bradford M A, Wallenstein M D, Treseder K K. Fungal taxa target different carbon sources in forest soil. *Ecosystems*, 2008, 11(7): 1157-1167.
- [69] Xiong J B, Peng F, Sun H B, Xue X, Chu H Y. Divergent responses of soil fungi functional groups to short-term warming. *Microbial Ecology*, 2014, 68(4): 708-715.
- [70] Lladó S, López-Mondéjar R, Baldrian P. Forest soil bacteria: Diversity, involvement in ecosystem processes, and response to global change. *Microbiology and Molecular Biology Review*, 2017, 81(2): e00063-16.
- [71] DeAngelis K M, Pold G, Topçuoğlu B D, van Diepen L T A, Varney R M, Blanchard J L, Melillo J, Frey S D. Long-term Forest soil warming alters microbial communities in temperate forest soils. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 104.
- [72] Pold G, Melillo J M, DeAngelis K M. Two decades of warming increases diversity of a potentially lignolytic bacterial community. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 480.
- [73] Zhou S Y D, Lie Z Y, Liu X J, Zhu Y G, Peñuelas J, Neilson R, Su X X, Liu Z F, Chu G W, Meng Z, Yan J H, Liu J X. Distinct patterns of soil bacterial and fungal community assemblages in subtropical forest ecosystems under warming. *Global Change Biology*, 2023, 29(6): 1501-1513.
- [74] Chen H Y, Jing Q F, Liu X, Zhou X H, Fang C M, Li B, Zhou S R, Nie M. Microbial respiratory thermal adaptation is regulated by r-/K-strategy dominance. *Ecology Letters*, 2022, 25(11): 2489-2499.
- [75] 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.
- [76] Yuan M M, Guo X, Wu L W, Zhang Y, Xiao N J, Ning D L, Shi Z, Zhou X S, Wu L Y, Yang Y F, Tiedje J M, Zhou J Z. Climate warming enhances microbial network complexity and stability. *Nature Climate Change*, 2021, 11(4): 343-348.
- [77] 胡明慧, 赵建琪, 王玄, 熊鑫, 张慧玲, 褚国伟, 孟泽, 张德强. 自然增温对南亚热带森林土壤微生物群落与有机碳代谢功能基因的影响. *生态学报*, 2022, 42(1): 359-369.
- [78] Dove N C, Torn M S, Hart S C, Taş N. Metabolic capabilities mute positive response to direct and indirect impacts of warming throughout the soil profile. *Nature Communications*, 2021, 12: 2089.
- [79] Romero-Olivares A L, Meléndrez-Carballo G, Lago-Lestón A, Treseder K K. Soil metatranscriptomes under long-term experimental warming and drying: Fungi allocate resources to cell metabolic maintenance rather than decay. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1914.
- [80] Liu D, Keiblinger K M, Schindlbacher A, Wegner U, Sun H Y, Fuchs S, Lassek C, Riedel K, Zechmeister-Boltenstern S. Microbial functionality as affected by experimental warming of a temperate mountain forest soil—a metaproteomics survey. *Applied Soil Ecology*, 2017, 117/118: 196-202.
- [81] Hall E K, Singer G A, Kainz M J, Lennon J T. Evidence for a temperature acclimation mechanism in bacteria: An empirical test of a membrane-mediated trade-off. *Functional Ecology*, 2010, 24(4): 898-908.
- [82] Slotsbo S, Sørensen J G, Holmstrup M, Kostal V, Kellermann V, Overgaard J. Tropical to subpolar gradient in phospholipid composition suggests adaptive tuning of biological membrane function in drosophilids. *Functional Ecology*, 2016, 30(5): 759-768.
- [83] He J H, Tan X P, Nie Y X, Ma L, Zhou W P, Shen W J. Enhancement of saturated fatty acid content in soil microbial membranes across natural and experimental warming gradients. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 176: 108866.
- [84] Budin I, de Rond T, Chen Y, Chan L J G, Petzold C J, Keasling J D. Viscous control of cellular respiration by membrane lipid composition. *Science*, 2018, 362(6419): 1186-1189.

- [85] 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.
- [86] Li J W, Wang G S, Mayes M A, Allison S D, Frey S D, Shi Z, Hu X M, Luo Y Q, Melillo J M. Reduced carbon use efficiency and increased microbial turnover with soil warming. *Global Change Biology*, 2019, 25(3): 900-910.
- [87] Simon E, Canarini A, Martin V, Séneca J, Böckle T, Reinthaler D, Pötsch E M, Piepho H P, Bahn M, Wanek W, Richter A. Microbial growth and carbon use efficiency show seasonal responses in a multifactorial climate change experiment. *Communications Biology*, 2020, 3: 584.
- [88] 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.
- [89] Bonner M T L, Shoo L P, Brackin R, Schmidt S. Relationship between microbial composition and substrate use efficiency in a tropical soil. *Geoderma*, 2018, 315: 96-103.
- [90] Pold G, Domeignoz-Horta L A, Morrison E W, Frey S D, Sistla S A, DeAngelis K M. Carbon use efficiency and its temperature sensitivity covary in soil bacteria. *mBio*, 2020, 11(1): e02293-19.
- [91] Tan X P, Machmuller M B, Huang F, He J H, Chen J, Cotrufo M F, Shen W J. Temperature sensitivity of ecoenzyme kinetics driving litter decomposition: The effects of nitrogen enrichment, litter chemistry, and decomposer community. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 148: 107878.
- [92] Chen J, Elsgaard L, van Groenigen K J, Olesen J E, Liang Z, Jiang Y, Laerke P E, Zhang Y F, Luo Y Q, Hungate B A, Sinsabaugh R L, Jørgensen U. Soil carbon loss with warming: New evidence from carbon-degrading enzymes. *Global Change Biology*, 2020: 1944-1952.
- [93] 谭向平, 何金红, 郭志明, 王紫泉, 聂彦霞, 叶清, 和文祥, 申卫军. 土壤酶对重金属污染的响应及指示研究进展. *土壤学报*, 2023, 60 (1): 50-62.
- [94] Tan X P, Machmuller M B, Wang Z Q, Li X D, He W X, Cotrufo M F, Shen W J. Temperature enhances the affinity of soil alkaline phosphatase to Cd. *Chemosphere*, 2018, 196: 214-222.
- [95] Bárta J, Šlajsové P, Tahovská K, Pícek T, Šantrůčková H. Different temperature sensitivity and kinetics of soil enzymes indicate seasonal shifts in C, N and P nutrient stoichiometry in acid forest soil. *Biogeochemistry*, 2014, 117(2): 525-537.
- [96] Allison S D, Treseder K K. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology*, 2008, 14(12): 2898-2909.
- [97] Huang W J, Liu J X, Zhou G Y, Zhang D Q, Deng Q. Effects of precipitation on soil acid phosphatase activity in three successional forests in southern China. *Biogeosciences*, 2011, 8(7): 1901-1910.
- [98] Gao J T, Wang E X, Ren W L, Liu X F, Chen Y, Shi Y W, Yang Y S. Effects of simulated climate change on soil microbial biomass and enzyme activities in young Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(4): 272-278.
- [99] Meng C, Tian D S, Zeng H, Li Z L, Chen H Y H, Niu S L. Global meta-analysis on the responses of soil extracellular enzyme activities to warming. *Science of The Total Environment*, 2020, 705: 135992.
- [100] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(3): 391-404.
- [101] 谭向平, 申卫军. 降水变化和氮沉降影响森林叶根凋落物分解研究进展. *生态学报*, 2021, 41(2): 444-455.
- [102] Bastida F, Eldridge D J, García C, Png G K, Bardgett R D, Delgado-Baquerizo M. Soil microbial diversity-biomass relationships are driven by soil carbon content across global biomes. *The ISME Journal*, 2021, 15(7): 2081-2091.
- [103] Wang C, Morrissey E M, Mau R L, Hayer M, Piñeiro J, Mack M C, Marks J C, Bell S L, Miller S N, Schwartz E, Dijkstra P, Koch B J, Stone B W, Purcell A M, Blazewicz S J, Hofmockel K S, Pett-Ridge J, Hungate B A. The temperature sensitivity of soil: Microbial biodiversity, growth, and carbon mineralization. *The ISME Journal*, 2021, 15(9): 2738-2747.
- [104] Amelung W, Brodowski S, Sandhage-Hofmann A, Bol R. Chapter 6 combining biomarker with stable isotope analyses for assessing the transformation and turnover of soil organic matter. *Advances in Agronomy*, 2008, 100: 155-250.
- [105] Rovira P, Vallejo V R. Labile and recalcitrant pools of carbon and nitrogen in organic matter decomposing at different depths in soil: An acid hydrolysis approach. *Geoderma*, 2002, 107(1/2): 109-141.
- [106] Rovira P, Jorba M, Romanyà J. Active and passive organic matter fractions in Mediterranean forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 2010, 46 (4): 355-369.
- [107] Li Q, Cheng X L, Luo Y Q, Xu Z K, Xu L, Ruan H H, Xu X. Consistent temperature sensitivity of labile soil organic carbon mineralization along an elevation gradient in the Wuyi Mountains, China. *Applied Soil Ecology*, 2017, 117/118: 32-37.
- [108] 周国逸, 熊鑫. 土壤有机碳形成机制的探索历程. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(5): 481-490.
- [109] Cotrufo M F, Ranalli M G, Haddix M L, Six J, Lugato E. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience*, 2019, 12(12): 989-994.
- [110] Rocci K S, Lavallec J M, Stewart C E, Cotrufo M F. Soil organic carbon response to global environmental change depends on its distribution between mineral-associated and particulate organic matter: A meta-analysis. *Science of The Total Environment*, 2021, 793: 148569.
- [111] Jia J A, Liu Z G, Haghipour N, Wacker L, Zhang H L, Sierra C A, Ma T A, Wang Y Y, Chen L T, Luo A, Wang Z H, He J S, Zhao M X,

- Eglinton T I, Feng X J. Molecular ^{14}C evidence for contrasting turnover and temperature sensitivity of soil organic matter components. *Ecology Letters*, 2023, 26(5): 778-788.
- [112] Chen J, Luo Y Q, Sinsabaugh R L. Subsoil carbon loss. *Nature Geoscience*, 2023, 16(4): 284-285.
- [113] Lu M, Zhou X H, Yang Q A, Li H, Luo Y Q, Fang C M, Chen J K, Yang X, Li B. Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: A meta-analysis. *Ecology*, 2013, 94(3): 726-738.
- [114] 沈芳芳, 刘影, 罗昌泰, 刘文飞, 段洪浪, 廖迎春, 吴春生, 樊后保. 陆地生态系统植物和土壤微生物群落多样性对全球变化的响应与适应研究进展. *生态环境学报*, 2019, 28(10): 2129-2140.
- [115] Yan T, Fu Y S, Campioli M, Peñuelas J, Wang X H. Divergent responses of phenology and growth to summer and autumnal warming. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2905-2913.
- [116] Gu H S, Qiao Y X, Xi Z X, Rossi S, Smith N G, Liu J Q, Chen L. Warming-induced increase in carbon uptake is linked to earlier spring phenology in temperate and boreal forests. *Nature Communications*, 2022, 13: 3698.
- [117] Creamer C A, de Menezes A B, Krull E S, Sanderan J, Newton-Walters R, Farrell M. Microbial community structure mediates response of soil C decomposition to litter addition and warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 80: 175-188.
- [118] Wang C T, Wang G X, Wang Y, Zi H B, Lerdau M, Liu W. Effects of long-term experimental warming on plant community properties and soil microbial community composition in an alpine meadow. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 2017: 1-12.
- [119] DeAngelis K, Chowdhury P, Pold G, Romero-Olivares A, Frey S. Microbial responses to experimental soil warming: Five testable hypotheses// Mohan, J E. *Ecosystem consequences of soil warming: Microbes, vegetation, fauna and soil biogeochemistry*. Academic Press, 2019: 141-156.
- [120] 郭良栋, 田春杰. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 158-171.
- [121] 吴林坤, 林向民, 林文雄. 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 298-310.
- [122] Xiong D C, Huang J X, Lin T C, Liu X F, Xu C, Chen S D, Yang Z J, Chen G S, Yang Y S. Warming increased metabolite composition and pathways in root exudates of Chinese fir saplings in subtropical China. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2023, 23(2): 2545-2565.
- [123] Chari N R, Taylor B N. Soil organic matter formation and loss are mediated by root exudates in a temperate forest. *Nature Geoscience*, 2022, 15(12): 1011-1016.
- [124] Yan S B, Yin L M, Dijkstra F A, Wang P, Cheng W X. Priming effect on soil carbon decomposition by root exudate surrogates: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 178: 108955.
- [125] Keiluweit M, Bougoure J J, Nico P S, Pett-Ridge J, Weber P K, Kleber M. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, 2015, 5(6): 588-595.
- [126] Dijkstra F A, Zhu B, Cheng W X. Root effects on soil organic carbon: A double-edged sword. *New Phytologist*, 2021, 230(1): 60-65.
- [127] Dong H X, Lin J J, Lu J Y, Li L J, Yu Z G, Kumar A, Zhang Q, Liu D, Chen B B. Priming effects of surface soil organic carbon decreased with warming: A global meta-analysis. *Plant and Soil*, 2022: 1-10.
- [128] Dijkstra F A, Carrillo Y, Pendall E, Morgan J A. Rhizosphere priming: A nutrient perspective. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 216.
- [129] Dai Z M, Yu M J, Chen H H, Zhao H C, Huang Y L, Su W Q, Xia F, Chang S X, Brookes P C, Dahlgren R A, Xu J M. Elevated temperature shifts soil N cycling from microbial immobilization to enhanced mineralization, nitrification and denitrification across global terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, 2020, 26(9): 5267-5276.
- [130] 马志良, 赵文强. 植物群落向土壤有机碳输入及其对气候变暖的响应研究进展. *生态学杂志*, 2020, 39(1): 270-281.
- [131] Kwatocho Kengdo S, Peršoh D, Schindlbacher A, Heinze J, Tian Y, Wanek W, Borken W. Long-term soil warming alters fine root dynamics and morphology, and their ectomycorrhizal fungal community in a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 2022, 28(10): 3441-3458.
- [132] Qiu Y P, Guo L J, Xu X Y, Zhang L, Zhang K C, Chen M F, Zhao Y X, Burkey K O, Shew H D, Zobel R W, Zhang Y, Hu S J. Warming and elevated ozone induce tradeoffs between fine roots and mycorrhizal fungi and stimulate organic carbon decomposition. *Science Advances*, 2021, 7(28): eabe9256.
- [133] Cavaleri M A, Reed S C, Smith W K, Wood T E. Urgent need for warming experiments in tropical forests. *Global Change Biology*, 2015, 21(6): 2111-2121.
- [134] Li Y Q, Ma J W, Yu Y, Li Y J, Shen X Y, Huo S L, Xia X H. Effects of multiple global change factors on soil microbial richness, diversity and functional gene abundances: A meta-analysis. *Science of The Total Environment*, 2022, 815: 152737.