

DOI: 10.20103/j.stxb.202402220379

张金婷, 张珊, 赵蕾, 余冠军, 马燕天, 吴兰. 湖泊湿地土壤有机碳形成、周转及稳定性研究进展. 生态学报, 2024, 44(20): 8996-9010.

Zhang J T, Zhang S, Zhao L, Yu G J, Ma Y T, Wu L. Research progress of soil organic carbon in lake wetlands: formation, turnover and stability. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(20): 8996-9010.

## 湖泊湿地土壤有机碳形成、周转及稳定性研究进展

张金婷<sup>1</sup>, 张珊<sup>1</sup>, 赵蕾<sup>1</sup>, 余冠军<sup>2</sup>, 马燕天<sup>1</sup>, 吴兰<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> 南昌大学生命科学学院鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室, 南昌 330031

<sup>2</sup> 江西鄱阳湖南矶湿地国家级自然保护区管理局, 南昌 330038

**摘要:** 湖泊湿地生态系统作为重要的陆地碳汇之一, 其土壤有机碳(SOC) 储量变化将对全球气候产生显著影响。当前全球变化背景下, 湖泊湿地经历的水位降低、水域面积缩小等生态问题使其碳汇功能面临严重威胁。尽管已有大量文献研究了湖泊湿地 SOC 的动态变化, 但由于研究地点、实验方法和关注重点的不同, 难以形成一致的结论, 因此详细阐明湖泊湿地 SOC 存储和转化过程的演化趋势尤为重要。综述国内外湖泊湿地 SOC 的研究成果, 从其形成、周转及稳定性三个方面进行归纳, 总结现阶段湖泊湿地 SOC 的研究热点和不足, 并结合当前湖泊湿地面临的现状, 阐述影响其有机碳动态变化的因素。现有研究表明, 植物源碳尤其是凋落物碳是湖泊湿地 SOC 的主要来源, 但微生物碳在湖泊湿地 SOC 形成中的作用不容忽视, 且植物和微生物碳对湖泊湿地碳储量的贡献比可能具有空间异质性。湿地 SOC 周转主要受微生物的调控, 但中小型区系的土壤动物也扮演着重要的角色, 它们可能既是驱动者也是贡献者, 研究提示将土壤动物纳入湿地 SOC 的周转模型才可更准确地评估湖泊湿地的碳周转过程。有机物-矿物化学结合态保护是维持湖泊湿地 SOC 稳定的最重要机制, 多种生物和非生物(气候、水环境等) 因素会直接或间接影响 SOC 的稳定储存。目前维持湖泊湿地 SOC 稳定性的机制仍沿用陆地或海洋生态系统的理论模型, 需进一步评估其在湖泊湿地中的适用性。研究旨在总结湖泊湿地中 SOC 形成和转化的研究进展, 为研究提供文献参考和思路。

**关键词:** 土壤有机碳; 植物凋落物; 微生物残体碳; 矿物结合有机碳; 湖泊湿地生态系统

## Research progress of soil organic carbon in lake wetlands: formation, turnover and stability

ZHANG Jinting<sup>1</sup>, ZHANG Shan<sup>1</sup>, ZHAO Lei<sup>1</sup>, YU Guanjun<sup>2</sup>, MA Yantian<sup>1</sup>, WU Lan<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> School of Life Science, Key Laboratory of Poyang Lake Environment Resource Utilization, Ministry of Education, Nanchang University, Nanchang 330031, China

<sup>2</sup> Nanji Wetland National Nature Reserve Agency, Nanchang 330038, China

**Abstract:** The lake wetland ecosystem is one of the most important terrestrial carbon sinks, and its soil organic carbon (SOC) storage changes will have a significant impact on global climate. Under the background of global climate changes, lake wetlands are seriously threatened in their function as 'carbon sink', due to the ecological problems such as water levels declining and water area shrinking. Although a large number of studies have been published to investigate the dynamic changes of organic carbon in wetland soils, the results are so diverse in research sites, experimental methods and focuses that it is difficult to draw consistent conclusions. Therefore, it is particularly important to have a detailed understanding of the evolutionary trend of SOC storage and transformation processes in lake wetlands. In this paper, we summarized the

**基金项目:** 国家自然科学基金(31971470); 江西省自然科学基金(20212ACB205009); 江西省鄱阳湖南矶湿地国家级自然保护区管理局项目(JXGT2022209); 江西省研究生创新专项(YC2022-s044)联合资助

收稿日期: 2024-02-22; 网络出版日期: 2024-07-26

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ncusk724@hotmail.com

relevant national and international research literature on SOC in lake wetlands, identified the current research hotspots and deficiencies of soil organic carbon in lake wetlands from three aspects: organic carbon formation, turnover and stability. And combined with the current situation of lake wetlands, we described the factors influencing the dynamic changes of organic carbon. Existing studies have shown that plant carbon, especially wetland litter carbon, was the main source of SOC in lake wetlands. However, the role of microbial carbon in the formation of SOC cannot be neglected, and the ratio of plant and microbial carbon contributions to lake wetland carbon stocks may exhibit spatial heterogeneity. The SOC turnover of wetland was mainly regulated by microorganisms, but soil fauna of small and medium-sized compartments also played an important role, which might be both drivers and contributors. The study suggested that incorporating soil fauna into the model of wetland SOC turnover was necessary to obtain a more accurate assessment of carbon turnover processes in lake wetlands. Organic matter-mineral chemical binding state conservation was the most important mechanism for maintaining the stability of SOC in lake wetlands, and a variety of biotic and abiotic (climate, hydrology, etc.) factors could have a directly or indirectly effect on the stable storage of SOC. At present, the mechanism for maintaining SOC stability in lake wetlands is still based on the theoretical model of terrestrial or marine ecosystems, and further evaluation is needed for the specific applicability in lake wetlands. The purpose of this study is to summarize the research progress on the formation and transformation of soil organic carbon in lake wetlands, and to provide literature references and research ideas for peer researchers.

**Key Words:** soil organic carbon; plant litter; microbial necromass carbon; mineral-associated organic carbon; lake wetland ecosystems

湖泊湿地是位于水陆交错带,由湖岸带和浅水湖泊沼泽化形成的涵盖水体、植被和土壤的综合性生态体系<sup>[1]</sup>。湖泊湿地分布广泛,不仅具有湿地生态系统的特点,还独具湖泊在净化水质、保持水文平衡、维持生境等方面的重要功能<sup>[2]</sup>。相比沼泽、河流湿地,湖泊湿地水体面积更广阔、深度更大且环境更加稳定;与滨海湿地相比,湖泊湿地体量小、周转更快。相比于陆地生态系统,湖泊湿地通常有湖泊、湖岸带、湿地草地等不同类型的地貌,为各类生物提供了适宜的生境条件<sup>[3]</sup>。根据地理位置的差异,湖泊湿地可分为高山湖泊湿地、平原湖泊湿地、河口湖泊湿地三类<sup>[4]</sup>。不同类型湖泊湿地在位置、气候、水文、土壤和植被等方面存在着显著差异,如表 1 所示<sup>[5-9]</sup>。

尽管湿地仅占陆地总面积的 5%—8%,但是特殊水环境形成的厌氧条件和地上衍生植被的高生产力使其碳储量占了全球碳储量的 20%—25%<sup>[10-11]</sup>。湖泊湿地占国内湿地总面积的 16.08%,当前全球气候变化和人类活动加剧导致其面临面积萎缩、衰退等问题<sup>[12]</sup>。湖泊湿地退化除影响区域生物多样性、改变其水质净化功能外,还影响其碳汇功能。从 1985—2015 年,长江中下游地区面积大于 10 km<sup>2</sup>的淡水湖泊的面积减少了 1222 km<sup>2</sup><sup>[13]</sup>。湿地退化会驱动微生物分解作用和碳排放增强,导致其碳汇功能下降<sup>[14]</sup>。但也有研究表明水位下降会使洪泛湖泊湿地从碳源转变为碳汇<sup>[15]</sup>。湖泊湿地的土壤有机碳(SOC)储量由碳输入、输出和固存过程共同调控,受到生物和非生物因素直接或间接的影响,如:植物、微生物和气候等<sup>[16]</sup>。相较于陆地和海洋生态系统,湖泊湿地对气候变化与人类活动的响应更加敏感,独特的水情变化使得其碳循环存在更多不确定性,其碳源和碳汇功能如何变化仍不清晰<sup>[17]</sup>。此外,由于 SOC 循环周转的复杂性和相关理论机制的更新,湖泊湿地在全球碳循环中的功能以及水文变化对湿地碳汇的具体效应存在争议。

因此,对湖泊湿地的已有研究进行详细的整理,总结现有研究成果,是理解湖泊湿地碳素循环机理、揭示其未来碳动态的基础。本文拟从湖泊湿地 SOC 循环的全过程:输入与形成、周转和稳定性三个方面来梳理湖泊湿地土壤有机碳的相关研究内容,总结现阶段湖泊湿地 SOC 的研究热点和不足,以为未来研究工作提供参考。

表 1 不同类型湖泊湿地的特点<sup>[5-9]</sup>Table 1 The characteristics of different types of lake wetlands<sup>[5-9]</sup>

类型 Type	高山湖泊湿地 Alpine lake wetlands	平原湖泊湿地 Plain lake wetlands	河口湖泊湿地 Estuary lake wetlands
位置 Location	常位于海拔较高处,多存在于山谷、山脚或者高原地带	常位于海拔较低处,多存在于地势相对平坦的地区	常位于海拔最低处,多存在于河流汇入海洋的交接处
气候 Climate	气候寒冷、降水相对较少	气候温和、降水充沛	气候温暖潮湿、降水较为充沛
水文 Hydrology	受冰雪融化、降水和地形的影响,水位变化幅度较大	受河流补给和地下水的影响较大,相对稳定、水位变幅较小	水文受潮汐周期和海平面变化的影响,水位变化剧烈
土壤 Soil	常为冻土,土层较浅且质地粗糙,有机质含量较高	类型多样、层次较为复杂,有机质含量较丰富	以泥沙和沉积物类型为主
植被 Vegetation	以耐寒的高山植物和苔藓植物为主	种类丰富且覆盖度较高,包括草本、浮叶植物等	包括盐生植物和红树林,具有较强的耐盐能力

## 1 湖泊湿地土壤有机碳的输入和形成

SOC 是由糖类、蛋白质、木质素、纤维素、脂类(如:脂肪酸、脂肪醇)等物质组成的混合物<sup>[18]</sup>。湖泊沉积物/土壤是记录湖泊环境变化的重要载体,其 SOC 形成也受外来土壤碳源的影响<sup>[19]</sup>。植被作为连通大气与土壤碳循环的关键介质,大约 70% 的净初级生产力以地上凋落物和地下根系(分泌物和残根)的形式输入土壤<sup>[20]</sup>。依据经典腐殖质理论,植物是湖泊湿地有机碳的主要贡献者。植物输入的难以降解的顽固性成分(如:木质素),构成了湿地 SOC 的主体<sup>[21]</sup>。然而,近年来研究发现木质素并不如传统认知那样稳定<sup>[22]</sup>。木质素可能在植物残体分解的早期较为稳定,但在长期尺度下对 SOC 的贡献则较低<sup>[23]</sup>。有研究提出微生物也是 SOC 的重要贡献者,自养微生物(藻类、蓝细菌等)通过固定二氧化碳(CO<sub>2</sub>)实现生物量的增长,大量微生物产生的分泌物或死亡残体最终也会成为 SOC<sup>[24]</sup>。微生物也能够利用一些小分子有机化合物,同化合成一些稳定的大分子有机物、形成更稳定的 SOC 存储<sup>[25]</sup>。此外,湖泊湿地作为众多动物的栖息地,动物也会通过粪便和死亡残体成为 SOC 的来源,但现有研究中对动物来源碳关注较少<sup>[26]</sup>。目前衍生出以微生物为中心的 SOC 形成机制,但植物还是微生物主导湖泊湿地 SOC 的形成目前仍不清晰<sup>[27]</sup>。本文只关注生物来源碳在湖泊湿地 SOC 输入与形成中的作用,且主要聚焦于植物和微生物,对外源 SOC 的影响不展开论述。

### 1.1 植物碳输入驱动的 SOC 形成

湖泊沉积物是浮游植物、水生植物死亡后,以及大量入湖有机物的最终去向。相比森林、草原等陆地生态系统,湖泊湿地是固液两相的复合生境,各层级动植物、微生物都参与到碳循环<sup>[28]</sup>。湖泊湿地中以浮游植物为代表的初级生产者的光合作用会通过影响湖泊碳酸盐体系的平衡来增强自身碳汇功能<sup>[29]</sup>。且难分解的陆源有机质(木质素)在进入湖泊前会被高度降解,但进入湖泊后在沉积物中稳定留存。因此,湖泊湿地中植物源碳通常可分为内源和外源性有机碳,这两类有机碳在化学成分上存在明显差异<sup>[30]</sup>。内源有机碳是水生生态系统内部产生的有机碳,主要源于浮游藻类,富含脂质、多糖及蛋白类物质<sup>[31-32]</sup>。湖泊湿地中浮游、水生植物由于较高的碳固定速率,在全球碳循环过程中起着重要作用。藻类的生物量远小于陆源植物,但单位藻类的光合作用能力与植物相当。从 1983—2023 年,国内仅有约 0.04% 的湖泊和水库开展过植物初级生产力调查,目前对湖泊湿地初级生产力的时空格局仍存在认知上的空白<sup>[33]</sup>。外源有机碳是陆生植物产生的有机碳,主要是植物残体及其降解产物,富含高分子量、高芳香性的酚类化合物<sup>[34]</sup>。由于陆源植物富含较多的结构性化合物、自身性质较复杂,通常被认为是湖泊湿地 SOC 的主要来源<sup>[35]</sup>。例如:木质素作为化学结构复杂的芳香族类高分子聚合物,在土壤中留存时间可达 50—100 年,常作为植物碳输入的标记分子<sup>[36]</sup>。人工湿地的沉积物中植物来源的木质素主导了 SOC 的形成<sup>[37]</sup>。目前中国滨海湿地表层 SOC 中,植物来源的木质素已在大尺度水平上被量化,含量为 1.91—83.3 mg/g<sup>[38]</sup>。对于湖泊湿地而言,陆源有机碳的输入形成了其土壤中溶解性有机碳的主体。且稳定性同位素的  $\delta^{13}\text{C}$  的值在 -22‰ 到 -35‰ 之间,也指示淡水湖泊湿地 SOC 主要来源于

陆源植物<sup>[39]</sup>。基于生物标志物的方法对湖泊湿地中植物源碳的研究缺乏。且目前有关指示植物源碳特征组分的标志物存在争议,如在森林生态系统中脂质在 SOC 惰性碳组分积累中发挥了比木质素更重要的作用<sup>[40]</sup>。以上研究提示量化湖泊湿地 SOC 形成中内源和外源有机碳的输入不容忽视,且在适用于湿地生态系统中植物源碳组分需要进一步明晰。

湿地生态系统中陆源植物碳输入包括两种:地上凋落物输入途径和地下根系(分泌物和残根)输入途径<sup>[41]</sup>。由于植物凋落物和根系自身的化学计量比例(碳氮比、木质素含量等)存在很大差异,对湿地 SOC 储量的影响明显不同<sup>[42]</sup>。凋落物分解被认为是湿地中植物碳转化为湿地 SOC 的主要途径。但近期越来越多的研究表明,凋落物的输入在促进 SOC 增加的同时,也会导致“激发效应”而加速原有 SOC 的矿化<sup>[43]</sup>。也有研究指出植物对于湿地 SOC 的净贡献与植物碳供给途径(地上凋落物和地下根系)和化学质量密切相关,但目前仍未形成清晰的结论<sup>[44]</sup>。陆地植被净初级生产力的 50%—90%通过凋落物运输到土壤中,且这部分碳对土壤释放碳量的平均贡献度为 33%<sup>[45]</sup>。在森林中,地下细根周转的碳含量占净初级生产力为 10%—75%,而对湿地地下细根碳周转的研究较少<sup>[46]</sup>。在寒带的湿地生态系统中地下根系可能对土壤碳库的贡献更为显著。寒带湿地中地下凋落物大约贡献了 30%的 SOC<sup>[47]</sup>。基于湖泊湿地洪泛区的研究也发现汛期时地上凋落物对 SOC 的贡献大于地下根系,而非汛期地下根系主导了 SOC 的形成<sup>[48]</sup>。对于湿地生态系统而言,水生植物根系的某些形状比陆生植物更加发达,因而地下植物碳供给途径对湿地 SOC 的影响可能更加显著<sup>[49]</sup>。因此,以上结果提示未来应关注湖泊湿地植物碳在地上和地下的分配比例,进而全面考察陆源植物碳输入对 SOC 形成的贡献。

## 1.2 微生物介导的 SOC 形成

基于微生物碳泵理论,微生物对 SOC 形成的影响主要体现在以下两个方面:一是微生物分解植物残体,使植物中不易分解利用的顽固性碳沉积在土壤中形成有机碳;二是通过吸收利用小分子有机化合物并在体内进行生物合成,实现群体生物量的增长,再通过微生物产物(包括分泌物和死亡后的残体)的积累形成 SOC<sup>[50]</sup>。微生物主要通过第二个过程以贡献者的角色调控有机碳形成。依据微生物营养方式的不同,自养和异养微生物通过不同途径介导 SOC 的形成,且形成效率显著差异<sup>[51]</sup>。光合自养微生物将大气中的 CO<sub>2</sub> 转化为有机碳,是除植物之外重要的碳固定者;化能自养微生物,如硫氧化细菌、铁氧化细菌和氨氧化古细菌等以无机物为能量来源将无机碳转化成有机碳从而驱动湖泊湿地 SOC 的形成<sup>[52]</sup>。而异养微生物利用土壤中的活性有机碳合成自身生物量,再通过微生物残体的形式留存在土壤形成 SOC<sup>[53]</sup>。人工湿地中化能自养细菌丰度约占整体微生物群落的 71%,因此在湿地环境中自养微生物对 SOC 的贡献可能大于异养微生物<sup>[54]</sup>。

目前关于湖泊湿地微生物残体对 SOC 形成的贡献率研究有限,主要的原因是认为湖泊湿地 SOC 主要来源于植物,且厌氧环境抑制了微生物的分解作用<sup>[55]</sup>。但在农田、森林、草原等生态系统中发现微生物残体对 SOC 的贡献大于 50%,潮汐湿地 SOC 的 38%来源于微生物残体<sup>[56—57]</sup>。在湖泊湿地洪泛区的研究中发现微生物残体贡献了 26.6%的 SOC<sup>[58]</sup>。在生长条件受限的人工湿地中发现高生产量型的微生物大量富集、更多的碳可用于微生物自身生长<sup>[59]</sup>。以上在湿地生态系统中的研究表明微生物残体对湖泊湿地 SOC 的贡献率远大于传统观念。基于全球生态系统的研究表明:微生物残体积累效率受活体微生物丰度的关键驱动<sup>[60]</sup>。活体微生物的性状决定了湿地土壤中微生物对不同资源利用程度以及对波动的非生物条件的响应<sup>[61]</sup>。由于土壤中资源分布的不均和空间的高度异质性,微生物对于维持活动(不产生生长的活动)的大量能量投入,如产生胞外酶降解和获取资源、生物分子修复机制、维持细胞完整性、运动等<sup>[62]</sup>。因此在湿地生态系统中生长限制条件下,微生物用于代谢的能量和由此产生的生长量、是由资源获取和胁迫耐受性相关的性状之间的权衡共同决定的。另外,除活体微生物的调控外,微生物死亡途径也控制着微生物残体的数量和持久性<sup>[63]</sup>。湿地中水位下降,土壤出露使得大量微生物因干燥而死亡,但地上生长植被也改善了土壤的养分可用性,促进土壤微生物活性,以上均直接影响微生物残体的周转<sup>[64]</sup>。由此可知,湿地生态系统中特有的水文变化决定其微生物源碳贡献机制不同于陆地生态系统。

综上所述,植物和微生物的碳输入共同驱动了湖泊湿地 SOC 的形成。在不同类型的湿地生境两者具体的贡献比例差异,但在湿地生态系统中同时关注植物和微生物源碳的研究有限,如表 2 所示。目前湖泊湿地、滨海湿地、河口湿地、人工湿地中已经开展了 SOC 中植物源碳和微生物源碳的含量的研究。但由于沼泽湿地多分布在以上四种湿地中,单独对沼泽区域进行量化研究仍较少。如图 1 所示,对湖泊湿地 SOC 的输入途径进行了描述。未来研究中继续关注不同来源碳对 SOC 形成的影响,有助于深入认识湖泊湿地碳库的稳定性。

表 2 不同湿地类型土壤中植物源碳和微生物源碳对土壤有机碳的贡献

Table 2 The contributions of plant and microbial derived carbon to SOC under different wetland types

湿地类型 Wetland type	植物源碳的贡献 (mg/g) Plant-derived carbon	微生物源碳的贡献 (mg/g) Microbial derived carbon
湖泊湿地 Lake wetlands	—	1.31—3.71 <sup>[58]</sup>
滨海湿地 Coastal wetlands	1.91—83.3 <sup>[38]</sup>	—
河口湿地 Estuarine wetlands	3.87—71.13 <sup>[56]</sup>	2.90—15.03 <sup>[57]</sup>
沼泽湿地 Swampy wetlands	—	—
人工湿地 Constructed wetlands	—	1.7—2.3 <sup>[59]</sup>

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon

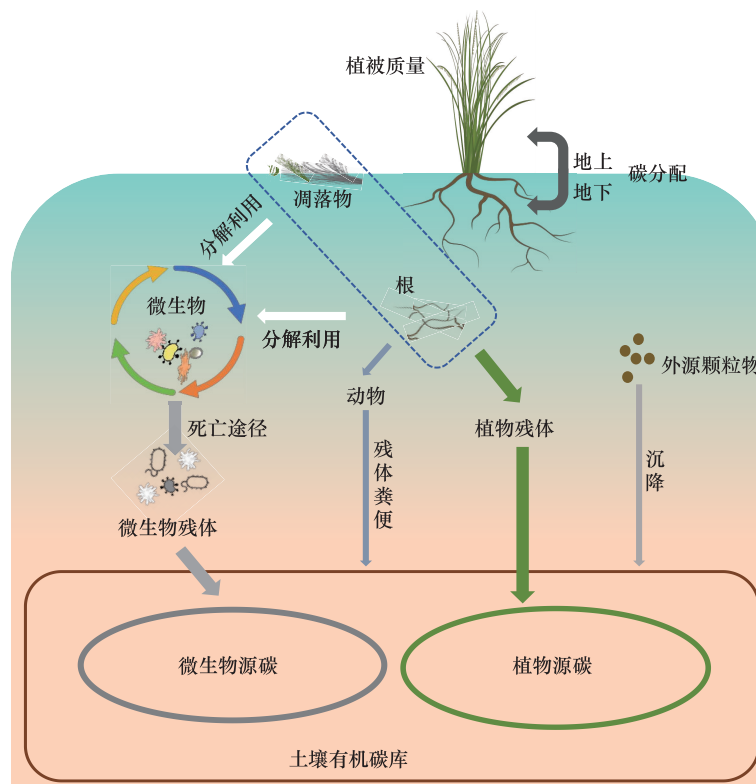


图 1 湖泊湿地中土壤有机碳的输入与形成<sup>[19,25,26,31]</sup>

Fig.1 The input and formation of soil organic carbon in lake wetlands<sup>[19,25,26,31]</sup>

## 2 湖泊湿地土壤有机碳的周转

土壤有机碳(SOC)周转是包括输入、分解和转化、输出过程,其速率和方向体现了湖泊湿地有机碳库的变化趋势<sup>[65]</sup>。传统上认为微生物驱动着湖泊湿地生态系统中的元素循环,不仅调控 SOC 周转速率,也是碳周转方向的重要调控者<sup>[66]</sup>。土壤动物作为消费者通过摄取植物或微生物,也可直接或间接影响 SOC 周转<sup>[67-68]</sup>。随研究深入,湿地土壤微生物和动物在 SOC 周转中角色逐渐多样化,因此综合考虑湿地土壤微生物

物和动物的作用有利于更好的理解湖泊湿地 SOC 的周转过程。

## 2.1 微生物调控的 SOC 周转

微生物一方面通过异化分解驱动 SOC 周转。微生物通过分泌胞外酶分解底物碳获取自身所需要的能源和养分,在此过程中部分碳以  $\text{CO}_2$  的形式返回大气<sup>[69]</sup>。另外,湿地厌氧环境中甲烷( $\text{CH}_4$ )的排放也是微生物介导的重要土壤碳去向<sup>[70]</sup>。微生物的胞外酶活性与 SOC 周转速率呈正相关<sup>[71]</sup>。相比于其它生态系统,湖泊湿地中的酶活性和 SOC 周转速率均较低。湿地生态系统的模拟实验发现随着湿地土壤中酚类物质浓度升高,约 80%的水解酶活性被抑制<sup>[72]</sup>。较高的酚氧化酶不仅有利于酚类等惰性碳的分解,同时也增强了土壤中的水解酶活性。湖泊湿地的厌氧条件限制了酚氧化酶活性,进而也降低  $\beta$ -葡糖苷酶、 $\beta$ -木糖苷酶等水解酶活性。这种湿地特有的“酶锁效应”使其 SOC 周转速率较低。微生物呼吸作为体现湖泊湿地碳输出量的最直观参数,较低的微生物呼吸量指示 SOC 较慢的周转速率<sup>[73]</sup>。湖泊湿地土壤中微生物呼吸速率和  $\text{CO}_2$  排放量均低于干旱土壤,与水位呈负相关<sup>[68]</sup>。土壤中氧气浓度和产甲烷菌活性呈负相关关系,且湿地水位高度与  $\text{CH}_4$  排放呈正相关<sup>[74]</sup>。泥炭湿地水位下降导致了土壤中微生物呼吸速率增大, SOC 含量降低,表明湖泊湿地的厌氧条件在 SOC 周转中发挥重要作用<sup>[75]</sup>。目前对湖泊湿地中微生物所驱动的异化分解过程研究较多,且其厌氧环境抑制微生物矿化作用的相关机制也有了较为深入的理解<sup>[76]</sup>。

另一方面微生物通过同化合成来介导 SOC 周转。在微生物的同化合成作用的相关研究中,常用微生物碳利用效率(Carbon use efficiency, CUE)表征微生物将吸收的碳转化为自身生物量的能力,微生物 CUE 与 SOC 固存呈现正相关关系,较低的微生物 CUE 代表更多的 SOC 经矿化作用损失<sup>[77]</sup>。已有研究表明,环境温度可以通过改变底物有效性及与微生物群落间的关系而影响湖泊水体中微生物的 CUE<sup>[78]</sup>。底物的可利用性和 CUE 共同决定了微生物对 SOC 周转调控<sup>[61]</sup>。研究提示微生物的同化合成作用也直接影响湿地 SOC 的存储,但目前关于微生物同化合成作用的研究相对较少。湖泊湿地的环境条件如何通过影响微生物同化和异化过程而调控 SOC 动态变化的机制尚不明晰。

## 2.2 土壤动物介导的 SOC 周转

湿地中土壤动物的多样性及数量十分丰富,是湖泊湿地生态系统碎屑食物网的重要参与者<sup>[79]</sup>。由于湿地的淹水和厌氧条件限制了微生物的活性和大型土壤动物的活动,对湿地有机质转化起着重要作用的是中小型动物区系<sup>[80]</sup>。湿地动物可通过取食土壤或沉积物中的有机质碎屑(凋落物及其分解产物)而加速有机碳的转化过程,同时,土壤动物排泄物的输入也改变了有机碳的数量和质量,影响了土壤微生物群落的结构,进而调节 SOC 的周转速率<sup>[81]</sup>。

土壤动物影响了湿地土壤结构和理化性质进而直接调控碳周转过程<sup>[82]</sup>。同时,湿地中土壤动物还通过自上而下的捕食、竞争和共生等营养关系影响微生物群落来间接调控 SOC 周转,并与植物和微生物存在交互作用<sup>[83]</sup>。如:土壤的孔隙度以及有机质含量受到土壤动物区系和丰度的影响<sup>[84]</sup>。蚯蚓通过摄食影响凋落物分解的同时,也改变了湿地土壤物理化学性质,减弱了微生物活性从而降低了 SOC 周转速率<sup>[85]</sup>。此外,现有研究表明土壤动物不仅在湿地 SOC 周转中发挥分解作用,还是实现碳固存中重要的参与者。蓝碳生态系统中的土壤动物类群在碳同化过程中通过营养级联系初级生产者发挥自上而下的控制作用,充当生态系统内部和生态系统间碳转移的载体<sup>[86]</sup>。动物更倾向于通过影响微生物合成代谢或周转率来间接调控 SOC,即通过固定外源碳成为土壤新碳的“临时存储器”,其个体死亡后通过微生物的分解代谢最后再以微生物残体形式对 SOC 做出贡献<sup>[87-88]</sup>。

由此可知,土壤动物在 SOC 周转中既是驱动者也是贡献者。生存在湿地土壤中的水生或湿动物主要包括蚯蚓、线虫、熊虫,尽管种类不多却是维持湿地生态系统结构与功能的重要组成部分<sup>[89]</sup>。但现有研究缺乏湿地 SOC 周转速率变化中土壤动物的相关研究,建议在未来研究中将土壤动物纳入湿地 SOC 的周转模型中,更准确地评估湖泊湿地中的碳周转过程。

### 3 湖泊湿地土壤有机碳的稳定性

SOC 稳定性是指其在一定条件下抵抗损失的能力,是评估土壤碳库能否持久存在的关键指标<sup>[90]</sup>。目前广泛认可的 SOC 稳定性维持机制有三个:分子结构保护、有机物-矿物化学结合态保护和团聚体物理保护<sup>[91-92]</sup>。在不同的生态系统和环境条件下,调控 SOC 稳定性的因素存在差异<sup>[93]</sup>。

#### 3.1 湖泊湿地 SOC 稳定性机制

分子结构保护机制强调了分子化学结构的复杂性和 SOC 稳定性的密切关系,通常认为烷基碳和芳香族碳官能团的广泛存在意味着更高的稳定性。湖泊湿地 SOC 的稳定性与芳香族碳、脂肪碳和烷基碳密切相关<sup>[94]</sup>。土壤中“新碳”(< 107 年)的芳香族类结构含量较高,但在“老碳”(> 680 年)中则拥有较高的矿物含量并且存在更多微生物碳<sup>[95]</sup>。意味着尽管湖泊湿地的 SOC 稳定性受到分子结构的调节,但土壤基质提供的物理化学保护作用可能是影响其 SOC 稳定更重要的因素。

矿物结合有机碳(Mineral-associated organic carbon, MAOC)被认为是稳定性最高的 SOC 组分,也是湿地 SOC 的主体<sup>[96]</sup>。依据土壤矿物碳泵(Mineral carbon pumps, MnCP)理论,矿物表面的高活性基团(包括 FeO 或 AlO、Fe 或 Al 游离矿物氧化物、粘土矿物-有机结合物等)通过吸附结合等作用降低了土壤中的负电荷含量从而促进了 MAOC 的形成<sup>[97-98]</sup>(如图 2 所示)。湿地土壤中的 FeO 和 AlO 具有较高的迁移性,能够快速吸附有机质形成稳定的碳组分并存储下来<sup>[99]</sup>。另外,研究表明在海洋和陆地系统中,溶解的铁锰以及铁锰氧化物将简单的有机分子催化为复杂大分子,减少微生物的矿化促进碳长期固存<sup>[100]</sup>。模型预测每年海洋沉积物中铁和锰催化可能产生约 4.1 Tg 碳沉积<sup>[101]</sup>。土壤中活性铁含量是比微生物群落更重要的影响洪泛湿地 SOC 氧化潜能的因素<sup>[102]</sup>。另外,粘土矿物作为土壤中最常见的成土矿物,广泛分布于经历水淹或干湿交替的土壤中,且湿地土壤成土中遭遇的湿润环境有利于有机质分子插入到粘土矿物的层状空间,进行形成稳定的 SOC<sup>[103]</sup>。粘土矿物结合态有机碳是构成热带或亚热带沉积物和土壤中稳定 SOC 的主体<sup>[104]</sup>。土壤中 Fe 或

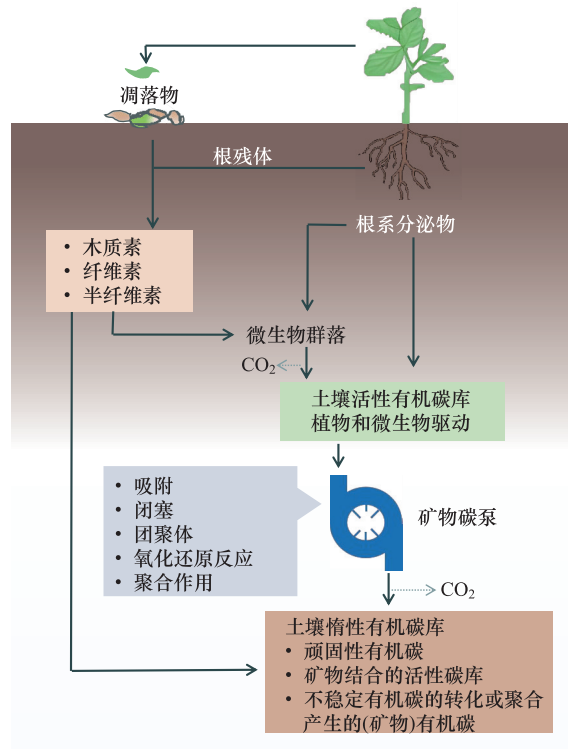


图 2 土壤矿物碳泵<sup>[98]</sup>

Fig.2 Soil mineral carbon pump<sup>[98]</sup>

Al 增加伴随着粘粒结构的紧密性提高,降低 SOC 的损失速率<sup>[105]</sup>。因此,湖泊湿地特殊的水环境造就了土壤中较高含量的粘土矿物和铁铝氧化物,使 SOC 拥有更强的稳定性。矿物和金属氧化物在 SOC 固存中发挥的重要作用已被公认,但在水文条件变化更为频繁的湖泊湿地中矿物以及铁锰元素在 SOC 稳定中贡献及其具体转化机制仍不清晰。

团聚体是土壤结构的基本组成单位,其较低的土壤孔隙度限制了氧气在土壤中扩散,从而抑制微生物对 SOC 的分解利用<sup>[106]</sup>。土壤团聚体的养分复杂性、易得的碳丰度和碳氮比各不相同,因此微生物选择性的分布在不同粒径的团聚体,与微团聚体中的微生物群落相比,大团聚体中含有生长更快、多样性更少的微生物群落<sup>[107]</sup>。大团聚体(> 0.25 mm)通常具有较高的碳含量和较快的分解速率,而微团聚体(< 0.25 mm)则拥有较低的 SOC 含量和更长的碳周转时间<sup>[108]</sup>。湖泊湿地的淹水条件不利于团聚体的形成和稳定,被水浸润环境中的团聚体随土壤颗粒的膨胀或收缩,其结构遭到破坏,从而对 SOC 的保护作用降低<sup>[109]</sup>。团聚体结构破坏会释放活性碳组分,增大微生物驱动的碳矿化速率<sup>[110]</sup>。因此,推测湖泊湿地中团聚体对维持 SOC 稳定的作用可能不如有机物-矿物化学结合的保护机制重要。目前对不同典型生态系统(如森林、草地和旱地农田等)土壤团聚体形成及其相关的稳定性进行了广泛的研究,但仍缺乏对湖泊湿地土壤的团聚和稳定过程的理论认识。

### 3.2 影响湖泊湿地 SOC 稳定性的因素

湖泊湿地 SOC 的稳定性受生物和非生物因素的综合调控,调控概念模型如图 3 所示。生物因素(植物、动物和微生物)会直接驱动 SOC 稳定性变化。如:植物惰性有机碳和微生物碳的贡献均会直接影响 SOC 自身结构抗性<sup>[111-112]</sup>。植物通过凋落物和根系的碳输入过程影响 SOC 组成从而改变其稳定性<sup>[113-114]</sup>。微生物则通过对 SOC 的异化分解和同化合成作用调节 SOC 的稳定,尤其是微生物介导的“续埋效应”被认为是 SOC 稳定的重要机制。另外,土壤动物对 SOC 的分解作用以及对 SOC 的“更新效应”也影响 SOC 的稳定性<sup>[88]</sup>。

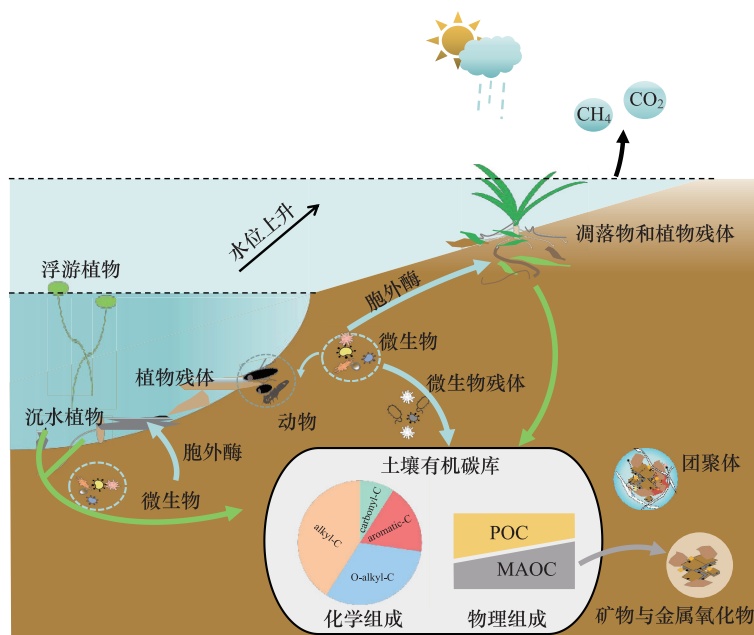


图 3 湖泊湿地中土壤有机碳稳定的概念模型<sup>[115-117]</sup>

Fig.3 Conceptual model of soil organic carbon stability in lake wetlands<sup>[115-117]</sup>

alkyl-C: 烷基碳; carbonyl-C: 羰基碳; aromatic-C: 芳香碳; O-alkyl-C: 氧烷基碳; POC: 颗粒态有机碳 Particulate organic carbon; MAOC: 矿物结合态有机碳 Mineral-associated organic carbon

而非生物因素,如:气候、湿地水情等,除直接影响 SOC 积累外,还会通过生物因素以及土壤性质影响



SOC 的稳定性。气候会影响植被的生长状态、微生物活性以及湿地水文等,从而通过碳输入和矿化过程作用于 SOC 稳定性<sup>[118]</sup>。年平均气温 (MAT) 和年平均降雨 (MAP) 是当前研究气候最常用的代表性参数<sup>[119]</sup>。MAT 升高导致了地上的净植被生产力降低, SOC 的温度敏感性增强,表明 SOC 稳定性随温度升高而降低<sup>[120-121]</sup>。但也有研究指出随全球气候变暖,湿地地表温度上升,可能会加快植物生长和凋落物输入,有利于植物源碳的输入和积累<sup>[122]</sup>。升温会导致 SOC 损失,但其促进的植物碳库增加可以部分抵消这种效应。通过估算表明温度升高 1.5 °C 将导致湿地 SOC 密度下降 2.5%<sup>[123]</sup>。另外,在全球范围内探究增温对胞外酶活性的影响中发现土壤中氧化酶活性随 MAT 升高而增强,水解酶活性变化则不显著<sup>[124]</sup>。基于 Michaelis-Menten 方程,土壤中底物可利用性决定了胞外酶活性。而温度升高导致土壤中活性碳组分减少,微生物分泌更多氧化酶用于顽固碳组分的分解。这说明温度升高不仅降低 SOC 碳储量,还会加速湿地碳库中惰性碳组分分解。此外,微生物的碳固定作用也受到温度变化的调控, MAT 升高会提高微生物呼吸,降低了微生物残体形成使得 SOC 储量下降<sup>[73]</sup>。水分影响着氧气和养分扩散,过低或过高的水分含量均会影响 SOC 分解。MAP 主要通过改变土壤水分含量,影响湿地 SOC 稳定性<sup>[111]</sup>。在干燥状态下湿地 SOC 的温度敏感性比湿润状态高 1.5—2.5 倍<sup>[125]</sup>。极端降雨带来的厌氧环境和淋溶作用,使土壤中酚类物质减少并促进大量活性有机碳释放,使得 SOC 稳定性降低<sup>[126]</sup>。矿物结合态有机碳 (MAOC) 的丰度和持久性对气候具有强烈的依赖,尤其是对可利用水分的依赖,降雨模式改变可能会导致 MAOC 呈现非线性变化,从而影响湿地 SOC 稳定性<sup>[112]</sup>。另外,湖泊湿地 (尤其是终端或封闭性内陆湖泊湿地) 主要受降水补给,其水环境更易受气候模式变化的影响<sup>[127]</sup>。在 1980—2014 年间全球原有湿地面积减少了 47%,且损失速率与温度呈显著正相关<sup>[128]</sup>。研究表明:随着全球气候变化,内陆湿地和沿海湿地的水情会呈现出更大的差异,如果随海平面从目前的水平上升 0.3—1 m,预计沿海湿地的淹水频率是目前的两倍以上。然而,由于全球变暖和蒸腾作用增加将导致部分内陆湖泊湿地水资源短缺,淹水频率将减少<sup>[129]</sup>。当前湖泊湿地面临的变暖、极端干旱等情况会显著改变湖泊湿地 SOC 的稳定性,使得湖泊湿地的碳源或碳汇功能的变化更加不确定。因此在未来湿地管理中保持湖泊湿地水环境条件和水域面积是维持其 SOC 稳定的关键内容。

湖泊湿地的水情是维持其碳循环的重要因素,由于存在水情周期性波动因而衍生永久性淹水湿地和周期性淹水湿地。因此水情变化 (水位高低、淹水时长、淹水面积) 影响湖泊湿地的生境格局分布,也直接或间接驱动 SOC 稳定性改变<sup>[130]</sup>。如:湖泊湿地水位下降甚至水域面积缩小,导致周期性淹水区域增多。湿地过度湿润的土壤通常为水成土,水情变化会造成土壤物理化学性质的显著改变,例如:质地、氧化还原电位等,影响 SOC 的分解与沉积<sup>[131]</sup>。湖泊湿地水位下降会显著增加温室气体 (CO<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub> 等) 排放的温度敏感性<sup>[132]</sup>。研究指出湿地水位每下降 10 cm,碳的年排放量将增加 0.75 t/hm<sup>2</sup><sup>[133]</sup>。湖泊湿地的淹水时长变短使得 1 m 深土壤中有有机碳储量减少约 20%<sup>[134]</sup>。但也有研究表明气候模式变化导致的湿地水位下降促进洪泛湖泊系统从碳源转变为碳汇<sup>[15]</sup>。湖泊湿地自身水情变化对 SOC 稳定性的具体影响效应目前存在争议。

此外,多种生物和非生物因素会直接或间接影响 SOC 的稳定存储,但由于不同湖泊湿地复杂的环境条件以及不同环境因子之间的相互作用,导致了研究结论不一致。因此,未来需要在不同生态尺度上更加详细研究影响 SOC 稳定性的因素,进而提出具有广泛适用性的理论框架,深化对于湖泊湿地 SOC 稳定性机制的理解。

#### 4 研究展望

SOC 动态不仅是衡量湖泊湿地生态功能的重要指标,也是全球碳预算模型的重要组成部分,对预测湿地碳动态和碳管理政策制定十分重要。首先不同来源有机碳的输入量和质量直接决定湖泊湿地 SOC 的形成,其次是 SOC 的周转和稳定受到生物和非生物因素的共同调控。但各种因素如何改变碳形成、碳周转和碳稳定三个过程来协同调控湖泊湿地 SOC 储量仍不清晰。另外,在当前气候变化背景下,湖泊湿地的水环境也在发生明显变化,对湖泊湿地系统碳循环将可能产生更深远的影响。

为此,本文总结了以下亟待了解的内容:(1)尽管植物和微生物对 SOC 形成的贡献是当前研究的热点,但目前有关湿地植物地下碳输入的研究较少,微生物在 SOC 形成中的贡献的研究也明显不足。未来可关注植物和微生物碳对湖泊湿地 SOC 储量的贡献比,以及土壤动物对 SOC 固存的贡献作用。

(2)在碳周转方面,目前多数研究仅以碳矿化速率或 SOC 含量变化作为碳周转方向的指征。进一步关注碳周转过程中的 SOC 的分子结构和固存状态的变化和指征碳周转方向的参数可能有助于更好理解湖泊湿地的碳汇功能。

(3)在 SOC 稳定性方面,土壤矿物碳泵的提出,尤其是富含矿物的湿地土壤,探究惰性碳组分的变化可能有助于理解湖泊湿地碳库功能变化,在当前湿地水文变幅增大的背景下,进一步评估 SOC 稳定性理论模型在湖泊湿地中的适用性尤为重要。

总体上,围绕湖泊湿地 SOC 形成转化的全过程动态,系统性归纳影响 SOC 储存的因素,明晰湖泊湿地中碳素循环的机制,可加深对其具体生态功能的理解。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Chen H, Yu Z C, Wu N, Wang Y F, Liu X W. "C-wetland": A new paradigm to enhance conservation of carbon-rich wetlands. *The Innovation*: Cambridge: Mass, 2023, 4(2): 100403.
- [ 2 ] Dronova I, Gong P, Wang L. Object-based analysis and change detection of major wetland cover types and their classification uncertainty during the low water period at Poyang Lake, China. *Remote sensing of Environment*, 2011, 115(12): 3220-3236.
- [ 3 ] 李禄康. 湿地与湿地公约. *世界林业研究*, 2001, 14(1): 1-7.
- [ 4 ] 刘子刚, 马学慧. 湿地的分类. *湿地科学与管理*, 2006, 2(1): 60-63.
- [ 5 ] Cao S K, Cao G C, Feng Q, Han G Z, Lin Y Y, Yuan J, Wu F T, Cheng S Y. Alpine wetland ecosystem carbon sink and its controls at the Qinghai Lake. *Environmental Earth Sciences*, 2017, 76(5): 210.
- [ 6 ] 王智颖. 青藏高原湖泊环境要素的多源遥感监测及其对气候变化响应[D]. 济南: 山东师范大学, 2017.
- [ 7 ] Dong L F, Wan R R, Li B, Tan Z Q, Yang S, Zhang T. Spatiotemporal dynamics of lake wetland in the Wanjiang Plain of the Yangtze River basin, China during the recent century. *Ecological Indicators*, 2022, 142: 109295.
- [ 8 ] Adeeyo A O, Ndlovu S S, Ngwagwe L M, Mudau M, Alabi M A, Edokpayi J N. Wetland resources in South Africa: Threats and metadata study. *Resources*, 2022, 11(6): 54.
- [ 9 ] Han X R, Wu H, Li Q Y, Cai W R, Hu S Y. Assessment of heavy metal accumulation and potential risks in surface sediment of estuary area: A case study of Dagu river. *Marine Environmental Research*, 2024, 196: 106416.
- [ 10 ] Beillouin D, Corbeels M, Demenois J, Berre D, Boyer A, Fallot A, Feder F, Cardinael R. A global meta-analysis of soil organic carbon in the Anthropocene. *Nature Communications*, 2023, 14: 3700.
- [ 11 ] Salimi S, Almuktar S A A A N, Scholz M. Impact of climate change on wetland ecosystems: A critical review of experimental wetlands. *Journal of Environmental Management*, 2021, 286: 112160.
- [ 12 ] 李伟, 崔丽娟. 第二次全国湿地资源调查结果公布. *湿地科学与管理*, 2014, 10(1): 65.
- [ 13 ] Tangen B A, Bansal S. Soil organic carbon stocks and sequestration rates of inland, freshwater wetlands: Sources of variability and uncertainty. *The Science of the Total Environment*, 2020, 749: 141444.
- [ 14 ] Senger D F, Saavedra Hortua D A, Engel S, Schnurawa M, Moosdorf N, Gillis L G. Impacts of wetland dieback on carbon dynamics: A comparison between intact and degraded mangroves. *The Science of the Total Environment*, 2021, 753: 141817.
- [ 15 ] Jia J J, Gao Y, Sun K, Wang S Y, Wang J, Li Z X, Lu Y, Deng W Q, Ha X R. Drawdown zone can shift a floodplain-lake system from a steady carbon source to an unsteady carbon sink. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 327: 109224.
- [ 16 ] Luo Z K, Feng W T, Luo Y Q, Baldock J, Wang E L. Soil organic carbon dynamics jointly controlled by climate, carbon inputs, soil properties and soil carbon fractions. *Global Change Biology*, 2017, 23(10): 4430-4439.
- [ 17 ] Mendonça R, Müller R A, Clow D, Verpoorter C, Raymond P, Tranvik L J, Sobek S. Organic carbon burial in global lakes and reservoirs. *Nature Communications*, 2017, 8: 1694.
- [ 18 ] Basile-Doelsch I, Balesdent J, Pellerin S. Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosciences*, 2020, 17(21): 5223-5242.
- [ 19 ] Yuan K, Sun Z, Li C G, Ji K J, Hou X H, Wang M D, Hou J Z. Responses of sedimentary proxy indicators to lake-level fluctuations on the central

- Tibetan Plateau since the last deglaciation. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 2022, 46(6): 922-948.
- [20] Michaletz S T, Cheng D L, Kerkhoff A J, Enquist B J. Convergence of terrestrial plant production across global climate gradients. *Nature*, 2014, 512: 39-43.
- [21] Xi L L, Chen S G, Bian H L, Peng Z H, Niu Y D, Li Y Z. Organic carbon release from litter decomposition of woody and herbaceous plants in the Dongting Lake wetlands: A comparative study. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 2023, 23(3): 408-419.
- [22] Feng Y, Han S J, Chen W, Gu Y, Stewart C E, Zhang J H, Geng S C, Chen Z J, Setälä H. Variation in soil lignin protection mechanisms in five successional gradients of mixed broadleaf-pine forests. *Soil Science Society of America Journal*, 2020, 84(1): 232-250.
- [23] Huang W J, Yu W J, Yi B, Raman E, Yang J, Hammel K E, Timokhin V I, Lu C Q, Howe A, Weintraub-Leff S R, Hall S J. Contrasting geochemical and fungal controls on decomposition of lignin and soil carbon at continental scale. *Nature Communications*, 2023, 14: 2227.
- [24] Yue L Y, Kong W D, Li C G, Zhu G B, Zhu L P, Makhalanyane T P, Cowan D A. Dissolved inorganic carbon determines the abundance of microbial primary producers and primary production in Tibetan Plateau lakes. *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, 97(2): fiae242.
- [25] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.
- [26] 宋美成, 王向向, 罗斌, 张一龙, 吕婧祎, 周天凤, 臧建成. 湿地景观格局对土壤动物多样性的影响研究进展. *西藏科技*, 2022, 9(354): 7-13.
- [27] Liang C, Zhu X F. Introduction to carbon storage mechanism of soil microbial carbon pump. *Science China Earth Science*, 2021, 51(5): 680-695.
- [28] 姚程, 王谦, 姜霞, 郭轶男, 王坤, 吴志皓, 车霏霏, 陈俊伊. 湖泊生态系统碳汇特征及其潜在碳中和价值研究. *生态学报*, 2023, 43(3): 893-909.
- [29] Ostrovsky I, Yacobi Y Z. Sedimentation flux in a large subtropical lake: spatiotemporal variations and relation to primary productivity. *Limnology and Oceanography*, 2010, 55(5): 1918-1931.
- [30] Zhang Y, Shen J, Feng J M, Li X Y, Liu H J, Wang X Z. Composition, distribution, and source of organic carbon in surface sediments of Erhai Lake, China. *The Science of the Total Environment*, 2023, 858(Pt 2): 159983.
- [31] Xu X G, Li W, Fujibayashi M, Nomura M, Nishimura O, Li X N. Predominance of terrestrial organic matter in sediments from a cyanobacteria-blooming hypereutrophic lake. *Ecological Indicators*, 2015, 50: 35-43.
- [32] Wen Y, Zhang W Q, Shan B Q. Amino acids as indicators of seasonal variations in organic matter degradation in surface sediments from a shallow lake. *Journal of Environmental Sciences: China*, 2023, 131: 1-10.
- [33] Sun K, Deng W Q, Jia J J, Gao Y. Spatiotemporal patterns and drivers of phytoplankton primary productivity in China's lakes and reservoirs at a national scale. *Global and Planetary Change*, 2023, 228: 104215.
- [34] Yu Z T, Wang X J, Zhang E L, Zhao C Y, Liu X Q. Spatial distribution and sources of organic carbon in the surface sediment of Bosten Lake, China. *Biogeosciences*, 2015, 12(22): 6605-6615.
- [35] Zhang Y D, Su Y L, Liu Z W, Yu J L, Jin M. Lipid biomarker evidence for determining the origin and distribution of organic matter in surface sediments of Lake Taihu, Eastern China. *Ecological Indicators*, 2017, 77: 397-408.
- [36] Thevenot M, Dignac M F, Rumpel C. Fate of lignins in soils: A review. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(8): 1200-1211.
- [37] Chen X B, Hu Y J, Xia Y H, Zheng S M, Ma C, Rui Y C, He H B, Huang D Y, Zhang Z H, Ge T D, Wu J S, Guggenberger G, Kuzyakov Y, Su Y R. Contrasting pathways of carbon sequestration in paddy and upland soils. *Global Change Biology*, 2021, 27(11): 2478-2490.
- [38] Xia S P, Song Z L, Wang W Q, Fan Y R, Guo L D, Van Zwieten L, Hartley I P, Fang Y, Wang Y D, Zhang Z Q, Liu C Q, Wang H L. Patterns and determinants of plant-derived lignin phenols in coastal wetlands: Implications for organic C accumulation. *Functional Ecology*, 2023, 37(4): 1067-1081.
- [39] Liu J L, Cheng L J, Yao S C, Xue B. Variations in stable carbon isotopes in different components of aquatic macrophytes from Taihu Lake, China. *Ecological Indicators*, 2020, 118: 106721.
- [40] Dai G H, Zhu S S, Cai Y, Zhu E X, Jia Y F, Ji C J, Tang Z Y, Fang J Y, Feng X J. Plant-derived lipids play a crucial role in forest soil carbon accumulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 168: 108645.
- [41] Xie Y J, Xie Y H, Hu C, Chen X S, Li F. Interaction between litter quality and simulated water depth on decomposition of two emergent macrophytes. *Journal of Limnology*, 2016, 75(1): 36-43.
- [42] Li Z W, Wang S L, Nie X D, Sun Y Z, Ran F W. The application and potential non-conservatism of stable isotopes in organic matter source tracing. *The Science of the Total Environment*, 2022, 838(Pt 1): 155946.
- [43] Maier S, Tamm A, Wu D M, Caesar J, Grube M, Weber B. Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts. *The ISME Journal*, 2018, 12: 1032-1046.
- [44] Pan Y Y, Zhang Z M, Zhang M X, Huang P S, Dai L Y, Ma Z W, Liu J K. Climate vs. nutrient control: A global analysis of driving

- environmental factors of wetland plant biomass allocation strategy. *Journal of Cleaner Production*, 2023, 406: 136983.
- [45] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 1992, 44 (2): 81-99.
- [46] Verspagen J M H, Van de Waal D B, Finke J F, Visser P M, Van Donk E, Huisman J. Rising CO<sub>2</sub> levels will intensify phytoplankton blooms in eutrophic and hypertrophic lakes. *PLoS One*, 2014, 9(8): e104325.
- [47] Moriyama A, Yonemura S, Kawashima S, Du M Y, Tang Y H. Environmental indicators for estimating the potential soil respiration rate in alpine zone. *Ecological Indicators*, 2013, 32: 245-252.
- [48] Zhu L L, Deng Z M, Xie Y H, Zhang C Y, Chen X R, Li X, Li F, Chen X S, Zou Y A, Wang W. Effects of hydrological environment on litter carbon input into the surface soil organic carbon pool in the Dongting Lake floodplain. *Catena*, 2022, 208: 105761.
- [49] Fujii S, Takeda H. Succession of soil microarthropod communities during the aboveground and belowground litter decomposition processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 110: 95-102.
- [50] Chen J, Sinsabaugh R L. Linking microbial functional gene abundance and soil extracellular enzyme activity: Implications for soil carbon dynamics. *Global Change Biology*, 2021, 27(7): 1322-1325.
- [51] Li Y M, Xiong L L, Zeng K, Wei Y L, Li H Y, Ji X L. Microbial-driven carbon fixation in natural wetland. *Journal of Basic Microbiology*, 2023, 63(10): 1115-1127.
- [52] Liao H, Hao X L, Qin F, Delgado-Baquerizo M, Liu Y R, Zhou J Z, Cai P, Chen W L, Huang Q Y. Microbial autotrophy explains large-scale soil CO<sub>2</sub> fixation. *Global Change Biology*, 2023, 29(1): 231-242.
- [53] Liang C, Kästner M, Joergensen R G. Microbial necromass on the rise: The growing focus on its role in soil organic matter development. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 150: 108000.
- [54] Xiao K Q, Ge T D, Wu X H, Peacock C L, Zhu Z K, Peng J J, Bao P, Wu J S, Zhu Y G. Metagenomic and <sup>14</sup>C tracing evidence for autotrophic microbial CO<sub>2</sub> fixation in paddy soils. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(2): 924-933.
- [55] Bian H F, Li C, Zhu J X, Xu L, Li M X, Zheng S, He N P. Soil moisture affects the rapid response of microbes to labile organic C addition. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022, 10: 857185.
- [56] Xia S P, Song Z L, Li Q, Guo L D, Yu C X, Singh B P, Fu X L, Chen C M, Wang Y D, Wang H L. Distribution, sources, and decomposition of soil organic matter along a salinity gradient in estuarine wetlands characterized by C:N ratio, δ<sup>13</sup>C-δ<sup>15</sup>N, and lignin biomarker. *Global Change Biology*, 2021, 27(2): 417-434.
- [57] Wei J E, Zhang F F, Ma D L, Zhang J, Zheng Y L, Dong H P, Liang X, Yin G Y, Han P, Liu M, Hou L J. Microbial necromass carbon in estuarine tidal wetlands of China: Influencing factors and environmental implication. *The Science of the Total Environment*, 2023, 876: 162566.
- [58] Liao S S, Nie X D, Zeng A Q, Liao W F, Liu Y, Li Z W. Importance of carbon and nitrogen availability to microbial necromass carbon accumulation in the drawdown area. *Catena*, 2024, 235: 107688.
- [59] Yu F, Zhang W L, Hou X, Li Y, Tong J X. How nutrient loads influence microbial-derived carbon accumulation in wetlands: A new insight from microbial metabolic investment strategies. *Environmental Research*, 2023, 217: 114981.
- [60] Han B B, Yao Y Z, Wang Y N, Su X X, Ma L H, Chen X P, Li Z L. Microbial traits dictate soil necromass accumulation coefficient: A global synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 2024, 33(1): 151-161.
- [61] Cai Y, Feng X J. Substrate and community regulations on microbial necromass accumulation from newly added and native soil carbon. *Biology and Fertility of Soils*, 2023, 59(7): 763-775.
- [62] Malik A A, Martiny J B H, Brodie E L, Martiny A C, Treseder K K, Allison S D. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, 2020, 14: 1-9.
- [63] Camenzind T, Mason-Jones K, Mansour I, Rillig M C, Lehmann J. Formation of necromass-derived soil organic carbon determined by microbial death pathways. *Nature Geoscience*, 2023, 16: 115-122.
- [64] Kallenbach C M, Grandy A S, Frey S D, Diefendorf A F. Microbial physiology and necromass regulate agricultural soil carbon accumulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 91: 279-290.
- [65] Huang J S, Liu W X, Yang S, Yang L, Peng Z Y, Deng M F, Xu S, Zhang B B, Ahirwal J, Liu L L. Plant carbon inputs through shoot, root, and mycorrhizal pathways affect soil organic carbon turnover differently. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108322.
- [66] Xu Z W, Wang Y T, Sun D J, Li H K, Dong Y M, Wang Z C, Wang S Z. Soil nutrients and nutrient ratios influence the ratios of soil microbial biomass and metabolic nutrient limitations in mountain peatlands. *Catena*, 2022, 218: 106528.
- [67] Yang J, Han M X, Zhao Z L, Jiang H C. Positive priming effects induced by allochthonous and autochthonous organic matter input in the lake sediments with different salinity. *Geophysical Research Letters*, 2022, 49(5): e2021GL096133.
- [68] Zhang X, Li Y H, Ren S Y, Zhang X F. Soil CO<sub>2</sub> emissions and water level response in an arid zone lake wetland under freeze-thaw action. *Journal*

- of Hydrology, 2023, 625: 130069.
- [69] Candry P, Abrahamson B, Stahl D A, Winkler M K H. Microbially mediated climate feedbacks from wetland ecosystems. *Global Change Biology*, 2023, 29(18): 5169-5183.
- [70] Chen H Y, Zhu T, Li B, Fang C M, Nie M. The thermal response of soil microbial methanogenesis decreases in magnitude with changing temperature. *Nature Communications*, 2020, 11: 5733.
- [71] Yang Y, Moorhead D L, Craig H, Luo M, Chen X, Huang J F, Olesen J E, Chen J. Differential responses of soil extracellular enzyme activities to salinization: Implications for soil carbon cycling in tidal wetlands. *Global Biogeochemical Cycles*, 2022, 36(6): e2021GB007285.
- [72] Wang C Q, Blagodatskaya E, Dippold M A, Dorodnikov M. Keep oxygen in check: Contrasting effects of short-term aeration on hydrolytic versus oxidative enzymes in paddy soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 169: 108690.
- [73] Zeng X M, Feng J, Yu D L, Wen S H, Zhang Q G, Huang Q Y, Delgado-Baquerizo M, Liu Y R. Local temperature increases reduce soil microbial residues and carbon stocks. *Global Change Biology*, 2022, 28(21): 6433-6445.
- [74] Obregon D, Mafa-Attoye T G, Baskerville M, Mitter E K, de Souza L F, Oelbermann M, Thevathasan N V, Tsai S M, Dunfield K E. Functionality of methane cycling microbiome during methane flux hot moments from riparian buffer systems. *The Science of the Total Environment*, 2023, 870: 161921.
- [75] Mpamah P A, Taipale S, Rissanen A J, Biasi C, Nykänen H K. The impact of long-term water level draw-down on microbial biomass: A comparative study from two peatland sites with different nutrient status. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 80: 59-68.
- [76] Huang X Y, Li Y X, Lin H Y, Wen X T, Liu J, Yuan Z F, Fu C, Zheng B F, Gong L Q, Zhan H Y, Ni Y, Hu Y, Zhan P, Shi Y K, Rong J, Shen R C. Flooding dominates soil microbial carbon and phosphorus limitations in Poyang Lake wetland, China. *Catena*, 2023, 232: 107468.
- [77] Tao F, Huang Y Y, Hungate B A, Manzoni S, Frey S D, Schmidt M W I, Reichstein M, Carvalhais N, Ciais P, Jiang L F, Lehmann J, Wang Y P, Houlton B Z, Ahrens B, Mishra U, Hugelius G, Hocking T D, Lu X J, Shi Z, Viatkin K, Vargas R, Yigini Y, Omuto C, Malik A A, Peralta G, Cuevas-Corona R, Di Paolo L E, Luotto I, Liao C J, Liang Y S, Saynes V S, Huang X M, Luo Y Q. Microbial carbon use efficiency promotes global soil carbon storage. *Nature*, 2023, 618: 981-985.
- [78] Guo Y, Gu S S, Wu K X, Tanentzap A J, Yu J Q, Liu X F, Li Q Z, He P, Qiu D R, Deng Y, Wang P, Wu Z B, Zhou Q H. Temperature-mediated microbial carbon utilization in China's lakes. *Global Change Biology*, 2023, 29(17): 5044-5061.
- [79] Coleman D C, Callahan M A, Crossley D A. *Fundamentals of soil ecology*. 3rd ed.
- [80] Peng Y, Yang W Q, Yue K, Tan B, Wu F Z. Impacts of soil fauna on nitrogen and phosphorus release during litter decomposition were differently controlled by plant species and ecosystem type. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30(3): 921-930.
- [81] 肖玲, 马燕天, 甘志伟, 蔡润发, 李卓琳, 葛刚, 吴兰. 土壤动物对鄱阳湖湿地冬季凋落物分解过程的影响. *湖泊科学*, 2020, 32(2): 395-405.
- [82] Morrissey E M, Kane J, Tripathi B M, Rion M S I, Hungate B A, Franklin R, Walter C, Sulman B, Brzostek E. Carbon acquisition ecological strategies to connect soil microbial biodiversity and carbon cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 177: 108893.
- [83] Zhang Y, Wang J, Tao J, Zhou Y Q, Yang H, Yang X, Li Y R, Zhou Q C, Jeppesen E. Concentrations of dissolved organic matter and methane in lakes in Southwest China: Different roles of external factors and in-lake biota. *Water Research*, 2022, 225: 119190.
- [84] 张灿. 湿地土壤动物研究进展. *自然科学*, 2022, 10(4): 483-488.
- [85] Sauvadet M, Chauvat M, Cluzeau D, Maron P A, Villenave C, Bertrand I. The dynamics of soil micro-food web structure and functions vary according to litter quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 95: 262-274.
- [86] Zhu X Y, Hu Y C, Wang W, Wu D H. Earthworms promote the accumulation of maize root-derived carbon in a black soil of Northeast China, especially in soil from long-term no-till. *Geoderma*, 2019, 340: 124-132.
- [87] Ren L J, Jensen K, Porada P, Mueller P. Biota-mediated carbon cycling-A synthesis of biotic-interaction controls on blue carbon. *Ecology Letters*, 2022, 25(2): 521-540.
- [88] Kou X C, Morriën E, Tian Y J, Zhang X K, Lu C Y, Xie H T, Liang W J, Li Q, Liang C. Exogenous carbon turnover within the soil food web strengthens soil carbon sequestration through microbial necromass accumulation. *Global Change Biology*, 2023, 29(14): 4069-4080.
- [89] Li W, Dou Z G, Cui L J, Zhao X S, Zhang M Y, Zhang Y, Gao C J, Yang Z, Lei Y R, Pan X. Soil fauna diversity at different stages of reed restoration in a lakeshore wetland at Lake Taihu, China. *Ecosystem Health and Sustainability*, 2020, 6(1): 1722034.
- [90] Sollins P, Homann P, Caldwell B A. Stabilization, and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma*, 1996, 74(1/2): 65-105.
- [91] Lützow M V, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, Matzner E, Guggenberger G, Marschner B, Flessa H. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions-a review. *European Journal of Soil Science*, 2006, 57(4): 426-445.
- [92] Angst G, Mueller K E, Nierop K G J, Simpson M J. Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic

- matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108189.
- [93] Yang J J, Li A Y, Yang Y F, Li G H, Zhang F. Soil organic carbon stability under natural and anthropogenic-induced perturbations. *Earth-Science Reviews*, 2020, 205: 103199.
- [94] Wang Y, Wang S M, Liu C Z, Zhu E X, Jia J, Feng X J. Shifting relationships between SOC and molecular diversity in soils of varied carbon concentrations: Evidence from drained wetlands. *Geoderma*, 2023, 433: 116459.
- [95] Kleber M, Nico P S, Plante A, Filley T, Kramer M, Swanston C, Sollins P. Old and stable soil organic matter is not necessarily chemically recalcitrant: Implications for modeling concepts and temperature sensitivity. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 1097-1107.
- [96] Kan Z R, Liu W X, Liu W S, Lal R, Dang Y P, Zhao X, Zhang H L. Mechanisms of soil organic carbon stability and its response to no-till: A global synthesis and perspective. *Global Change Biology*, 2022, 28(3): 693-710.
- [97] Sun F S, Ma C, Yu G H, Kuzyakov Y, Lang Y C, Fu P Q, Guo L J, Teng H H, Liu C Q. Organic carbon preservation in wetlands: Iron oxide protection vs. thermodynamic limitation. *Water Research*, 2023, 241: 120133.
- [98] Xiao K Q, Zhao Y, Liang C, Zhao M Y, Moore O W, Otero-Fariña A, Zhu Y G, Johnson K, Peacock C L. Introducing the soil mineral carbon pump. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2023, 4: 135-136.
- [99] LaCroix R E, Tfaily M M, McCreight M, Jones M E, Spokas L, Keiluweit M. Shifting mineral and redox controls on carbon cycling in seasonally flooded mineral soils. *Biogeosciences*, 2019, 16(13): 2573-2589.
- [100] Kleber M, Bourg I C, Coward E K, Hansel C M, Myneni S C B, Nunan N. Dynamic interactions at the mineral-organic matter interface. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2021, 2: 402-421.
- [101] Moore O W, Curti L, Woulds C, Bradley J A, Babakhani P, Mills B J W, Homoky W B, Xiao K Q, Bray A W, Fisher B J, Kazemian M, Kaulich B, Dale A W, Peacock C L. Long-term organic carbon preservation enhanced by iron and manganese. *Nature*, 2023, 621: 312-317.
- [102] Naughton H R, Tolar B B, Dewey C, Keiluweit M, Nico P S, Fendorf S. Reactive iron, not fungal community, drives organic carbon oxidation potential in floodplain soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 178: 108962.
- [103] Van Groeningen N, Thomas-Arrigo L K, Byrne J M, Kappler A, Christl I, Kretzschmar R. Interactions of ferrous iron with clay mineral surfaces during sorption and subsequent oxidation. *Environmental Science Processes & Impacts*, 2020, 22(6): 1355-1367.
- [104] Chen C M, Thompson A. Ferrous iron oxidation under varying  $pO_2$  levels: the effect of Fe(III)/Al(III) oxide minerals and organic matter. *Environmental Science & Technology*, 2018, 52(2): 597-606.
- [105] Han L F, Sun K, Jin J, Xing B S. Some concepts of soil organic carbon characteristics and mineral interaction from a review of literature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 94: 107-121.
- [106] 刘亚龙, 王萍, 汪景宽. 土壤团聚体的形成和稳定机制: 研究进展与展望. *土壤学报*, 2023, 60(3): 627-643.
- [107] Upton R N, Bach E M, Hofmockel K S. Spatio-temporal microbial community dynamics within soil aggregates. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 132: 58-68.
- [108] Shi J W, Deng L, Gunina A, Alharbi S A, Wang K B, Li J W, Liu Y L, Shanguan Z, Kuzyakov Y. Carbon stabilization pathways in soil aggregates during long-term forest succession: Implications from  $\delta^{13}C$  signatures. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 180: 108988.
- [109] Pihlap E, Steffens M, Kögel-Knabner I. Initial soil aggregate formation and stabilization in soils developed from calcareous loess. *Geoderma*, 2021, 385: 114854.
- [110] 刘兴华, 章海波, 李远, 代振飞, 付传城, 骆永明. 黄河三角洲滩涂——湿地——旱地土壤团聚体有机质组分变化规律. *土壤学报*, 2019, 56(2): 374-385.
- [111] Jiao W Z, Wang L X, Smith W K, Chang Q, Wang H L, D'Odorico P. Observed increasing water constraint on vegetation growth over the last three decades. *Nature Communications*, 2021, 12: 3777.
- [112] Heckman K A, Possinger A R, Badgley B D, Bowman M M, Gallo A C, Hatten J A, Nave L E, SanClements M D, Swanston C W, Weiglein T L, Wieder W R, Strahm B D. Moisture-driven divergence in mineral-associated soil carbon persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120(7): e2210044120.
- [113] Chen L Y, Fang K, Wei B, Qin S Q, Feng X H, Hu T Y, Ji C J, Yang Y H. Soil carbon persistence governed by plant input and mineral protection at regional and global scales. *Ecology Letters*, 2021, 24(5): 1018-1028.
- [114] Zhang Q F, Feng J G, Li J, Huang C Y, Shen Y W, Cheng W X, Zhu B. A distinct sensitivity to the priming effect between labile and stable soil organic carbon. *The New Phytologist*, 2023, 237(1): 88-99.
- [115] 苏卓侠, 苏冰倩, 上官周平. 植物凋落物分解对土壤有机碳稳定性影响的研究进展. *水土保持研究*, 2022, 29(2): 406-413.
- [116] 周正虎, 刘琳, 侯磊. 土壤有机碳的稳定和形成: 机制和模型. *北京林业大学学报*, 2022, 44(10): 11-22.
- [117] 宋文婕, 梁誉正, 陶贞, 钟庆祥, 贺一聪. 微生物介导的土壤有机碳动态研究进展. *地球科学进展*, 2023, 38(12): 1213-1223.
- [118] Cavicchioli R, Ripple W J, Timmis K N, Azam F, Bakken L R, Baylis M, Behrenfeld M J, Boetius A, Boyd P W, Classen A T, Crowther T W,

- Danovaro R, Foreman C M, Huisman J, Hutchins D A, Jansson J K, Karl D M, Koskella B, Mark Welch D B, Martiny J B H, Moran M A, Orphan V J, Reay D S, Remais J V, Rich V I, Singh B K, Stein L Y, Stewart F J, Sullivan M B, van Oppen M J H, Weaver S C, Webb E A, Webster N S. Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. *Nature reviews. Microbiology*, 2019, 17(9): 569-586.
- [119] Wiesmeier M, Urbanski L, Hobbey E, Lang B, von Lützow M, Marin-Spiotta E, van Wesemael B, Rabot E, Ließ M, Garcia-Franco N, Wollschläger U, Vogel H J, Kögel-Knabner I. Soil organic carbon storage as a key function of soils-A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 2019, 333: 149-162.
- [120] Niu B, Zhang X Z, Piao S L, Janssens I A, Fu G, He Y T, Zhang Y J, Shi P L, Dai E F, Yu C Q, Zhang J, Yu G R, Xu M, Wu J S, Zhu L P, Desai A R, Chen J Q, Bohrer G, Gough C M, Mammarella I, Varlagin A, Fares S, Zhao X Q, Li Y N, Wang H M, Ouyang Z. Warming homogenizes apparent temperature sensitivity of ecosystem respiration. *Science Advances*, 2021, 7(15): eabc7358.
- [121] Zhang Y C, Piao S L, Sun Y, Rogers B M, Li X Y, Lian X, Liu Z H, Chen A P, Peñuelas J. Future reversal of warming-enhanced vegetation productivity in the Northern Hemisphere. *Nature Climate Change*, 2022, 12: 581-586.
- [122] Zhang Y, Li J T, Xu X, Chen H Y, Zhu T, Xu J J, Xu X N, Li J Q, Liang C, Li B, Fang C M, Nie M. Temperature fluctuation promotes the thermal adaptation of soil microbial respiration. *Nature Ecology & Evolution*, 2023, 7: 205-213.
- [123] Ren Y X, Mao D H, Wang Z M, Yu Z C, Xu X F, Huang Y N, Xi Y B, Luo L, Jia M M, Song K S, Li X Y. China's wetland soil organic carbon pool: New estimation on pool size, change, and trajectory. *Global Change Biology*, 2023, 29(21): 6139-6156.
- [124] 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. *The Science of the Total Environment*, 2020, 705: 135992.
- [125] Chen H Y, Zou J Y, Jun C, Nie M, Fang C. Wetland drying increases the temperature sensitivity of soil respiration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 120: 24-27.
- [126] Zhang Y M, Naafs B D A, Huang X Y, Song Q W, Xue J T, Wang R C, Zhao M L, Evershed R P, Pancost R D, Xie S C. Variations in wetland hydrology drive rapid changes in the microbial community, carbon metabolic activity, and greenhouse gas fluxes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2022, 317: 269-285.
- [127] 董李勤, 章光新. 全球气候变化对湿地生态水文的影响研究综述. *水科学进展*, 2011, 22(3): 429-436.
- [128] Xi Y, Peng S S, Ciaia P, Chen Y H. Future impacts of climate change on inland Ramsar wetlands. *Nature Climate Change*, 2021, 11: 45-51.
- [129] Rogers K, Kelleway J J, Saintilan N, Megonigal J P, Adams J B, Holmquist J R, Lu M, Schile-Beers L, Zawadzki A, Mazumder D, Woodroffe C D. Wetland carbon storage controlled by millennial-scale variation in relative sea-level rise. *Nature*, 2019, 567: 91-95.
- [130] 谭志强, 李云良, 张奇, 郭宇菲, 王晓龙, 李冰, 万荣荣, 王殿常, 吴兴华. 湖泊湿地水文过程研究进展. *湖泊科学*, 2022, 34(1): 18-37.
- [131] 孙清凡, 钱海燕, 陈莎莎, 周杨明, 谢冬明, 王妮. 鄱阳湖洲头湿地土壤粒度组成及其对有机碳的影响. *华中农业大学学报*, 2023, 42(1): 197-204.
- [132] Chen H Y, Xu X, Fang C M, Li B, Nie M. Differences in the temperature dependence of wetland CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> emissions vary with water table depth. *Nature Climate Change*, 2021, 11(9): 766-771.
- [133] Li J Q, Jiang M K, Pei J M, Fang C M, Li B, Nie M. Convergence of carbon sink magnitude and water table depth in global wetlands. *Ecology Letters*, 2023, 26(5): 797-804.
- [134] Shen R C, Yang H, Rinklebe J, Bolan N, Hu Q W, Huang X Y, Wen X T, Zheng B F, Shi L. Seasonal flooding wetland expansion would strongly affect soil and sediment organic carbon storage and carbon-nutrient stoichiometry. *The Science of the Total Environment*, 2022, 828: 154427.