DOI: 10.20103/j.stxb.202403010424

康杰,周铭仪,渠晨晨,陈雯莉,蔡鹏,黄巧云.土壤有机碳模型研究进展.生态学报,2025,45(12):6067-6080.

Kang J, Zhou M Y, Qu C C, Chen W L, Cai P, Huang Q Y.Advances in soil organic carbon modeling. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45 (12):6067-6080.

# 土壤有机碳模型研究进展

康 杰1,2,周铭仪1,2,渠晨晨1,2,陈雯莉1,2,蔡 鹏1,2,3,黄巧云1,2,3,\*

- 1 华中农业大学农业微生物资源发掘与利用全国重点实验室,武汉 430070
- 2 华中农业大学土壤环境与污染修复湖北省重点实验室,武汉 430070
- 3 华中农业大学生态环境部土壤健康诊断与绿色修复重点实验室,武汉 430070

摘要:土壤碳循环是生物地球化学循环的关键部分,对全球气候变化和人类健康具有深远影响。实验研究结合数学模拟可为精准预测土壤有机碳(SOC)的长期演变和最终状态,评估全球 SOC 储量及其对气候变化的响应提供有力工具。传统 SOC 模型忽视了微生物周转和矿物保护对 SOC 的调控作用,不能准确反映真实的土壤过程,限制了其在不同环境或生态系统中的适用性。改进模型通过纳入微生物过程和矿物保护作用,不仅优化了模型预测,还加深了对碳循环机制的理解。本文从模型结构和过程机理两个角度出发,介绍了两个传统模型——RothC 和 CENTURY 模型及其局限性,在此基础上进一步阐述了国内外在改进模型方面的主要研究进展,总结了现有研究的不足,并对本领域未来的研究提出了展望,旨在为今后 SOC 模型的研究提供改进思路和方法。

关键词:土壤有机碳;模型;RothC;CENTURY;改进模型;微生物周转;矿物保护

## Advances in soil organic carbon modeling

KANG Jie<sup>1,2</sup>, ZHOU Mingyi<sup>1,2</sup>, QU Chenchen<sup>1,2</sup>, CHEN Wenli<sup>1,2</sup>, CAI Peng<sup>1,2,3</sup>, HUANG Qiaoyun<sup>1,2,3,\*</sup>

- 1 National Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China
- 2 Hubei Key Laboratory of Soil Environment and Pollution Remediation, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China
- 3 Key Laboratory of Soil Health Diagnosis and Green Remediation, Ministry of Ecology and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract: Soil carbon cycling lies at the heart of the Earth's biogeochemical cycles, significantly impacting global climate change and human health. Model simulation integrating with empirical investigations provide a robust tool for the accurate prediction of the long-term evolution and final state of soil organic carbon (SOC), and the assessment of the global SOC storage and its response to climate change. Traditional SOC models do not consider the roles of microbial turnover and mineral protection in regulating SOC, failing to reflect the real soil processes, thereby limiting their applicability in various environments or ecosystems. Modified models via the incorporations of microbial and mineral processes, have not only optimized the predictions but also deepened our understanding of the carbon cycling mechanisms. From the perspectives of model structure and process mechanisms, we first introduced two traditional models, RothC and CENTURY, as well as their limitations. We further summarized the main progresses in model improvements. Current research gaps, future research needs and outlooks were proposed to offer ideas and approaches for further studies in SOC modeling.

Key Words: soil organic carbon; model; RothC; CENTURY; modified model; microbial turnover; mineral protection

基金项目:国家自然科学基金(42020104003, U23A2050)

收稿日期:2024-03-01; 采用日期:2025-04-26

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: qyhuang@ mail.hzau.edu.cn

土壤是地球上最大、最活跃的陆地生态系统碳(C)库,全球在1 m 土壤深度水平上蕴含约1505 Pg C,是全球植被生物量碳的2.7 倍,大气碳的1.7 倍<sup>[1-2]</sup>。因此,土壤有机碳(SOC)库微小的变化可能引起巨大的全球环境效应<sup>[3]</sup>。土壤具有"碳源"和"碳汇"的双重功能<sup>[4-5]</sup>,一方面,由于植物根系呼吸和微生物分解,土壤每年可向大气中排放约90 Pg C<sup>[6]</sup>,是温室气体的重要来源;另一方面,植物凋落物和根系分泌物可被微生物转化,以可溶态、颗粒态以及矿物结合态等不同的形式固定和储存在土壤中。SOC 调控甚至决定着土壤结构的稳定性、养分元素循环和生物多样性,SOC 含量是土壤肥力特性和土壤质量的重要指标<sup>[7-8]</sup>。因此,精准模拟和预测SOC 动态,对于合理管理SOC,增加土壤碳封存,提升土壤健康以及缓解气候变化具有重要意义。

土壤系统具有高度异质性和复杂性,仅仅依靠化学实验并不能准确预测 SOC 的长期演变过程和最终状态<sup>[9]</sup>。生物地球化学模型则结合了实验数据和数学方法,可以动态模拟土壤中的碳、氮、磷、硫等元素动态,并能够很好地表达土壤生态系统的异质性和复杂性,弥补了实验化学在描述 SOC 动态中的时空局限性,实现了由"点"到"面",为评估全球 SOC 储量及其对全球变化的响应提供了有力的工具。SOC 模型起源于 20 世纪 30 年代<sup>[10]</sup>,Salter 和 Green<sup>[11]</sup>建立了第一个 SOC 动态模型。近几十年来,国内外诸多学者不断对模型进行开发和改进,从经验模型发展到机理模型,从简单的指数模型发展到基于过程的多库计算机模型。模型更注重 SOC 积累、分解过程中的动态变化及其机理,被广泛应用于评估和预测全球气候变化以及 SOC 的动态、固定和矿化等方面的研究(图 1)。本文从模型结构(碳库组成)和过程机理(转化函数)两个方面,介绍了两个传统模型——RothC 和 CENTURY 模型及其不足,阐述了国内外在改进模型方面(模型结构和过程机理)的主要进展,总结了现有研究的不足,对本领域未来要开展的研究提出了展望。

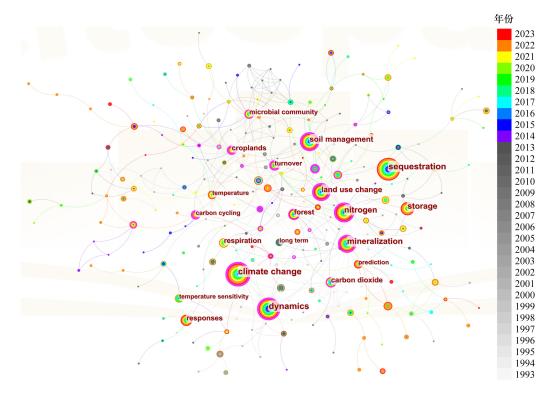


图 1 近 30 年来土壤有机碳模型研究论文中的关键词分析

Fig.1 Analysis of author keywords in research papers on soil organic carbon modeling over the past 30 years 数据来源于 Web of Science,使用 CiteSpace 软件[12]进行分析;文字标签展示了频次排名前 20 的关键词

## 1 传统模型

#### 1.1 RothC 模型

RothC 模型[13](洛桑碳周转模型)是第一个基于长时间尺度(10000 a)模拟 SOC 周转的模型,起初是为了

模拟英国洛桑试验站耕地土壤中的有机碳动态而开发,并因此得名,其可被用来模拟不同土壤类型、温度、水分以及农作物覆盖模式下耕地土壤的碳周转过程。该模型包含 5 类碳库:易分解植物碳库(DPM)、难分解植物碳库(RPM)、微生物量碳库(BIO)、物理稳定碳库(POM)和化学稳定碳库(COM)。Jenkinson等[14]后来对模型进行了改善,用腐殖质碳库(HUM)和惰性碳库(IOM)代替了 POM 和 COM,这也是现在 RothC 的常用形式[15](图 2)。DPM 和 RPM 库代表通过植物输入土壤的碳(初始碳输入),其比例与植物残体自身的可降解性有关;DPM 和 RPM 被微生物分解后,碳产物进入 BIO 和 HUM 库或以  $CO_2$ 形式排出系统外, $CO_2$ 的损失比例受土壤粘粒含量的调控。在该模型中,除 IOM 库不可被微生物分解外,其余每个库都有着特定的分解速率,其分解过程遵从一阶动力学方程:若开始时某活性库中的 SOC 含量为 y kg  $C/hm^2$ ,则一段时间(t)后,其碳含量将减少至  $y \times e^{-abckt}$  kg  $C/hm^2$ 。其中,a,b,c分别代表与温度、湿度、以及植物性状有关的速率修正因子;k为碳库的降解速率常数;t代表时间,一般以月为步长。

RothC 模型的优点是结构简单,变量和参数值容易获得,便于使用,在一定条件下可对 SOC 含量进行较准确的模拟<sup>[16]</sup>。如 Coleman 等<sup>[17]</sup>利用 RothC 较好拟合了 6 个长期试验站点中 18 个土壤样地的有机碳含量,其中仅有 4 个样地的数据拟合欠佳。此外,RothC 对土壤各个碳库的拟合结果还可以很好地与各级土壤团聚体的碳含量数据对应起来<sup>[18]</sup>。然而,这种简单的模型结构却忽略了一些重要的土壤过程,如激发效应、有机碳在深度梯度的传递和微生物调控等,造成在某些特殊土壤条件下模型的拟合不准确。在粘粒含量高的土壤中,RothC 的模拟结果通常偏高<sup>[19]</sup>;在干旱或半干旱地区的土壤中,RothC 的预测精度较低<sup>[20]</sup>。此外,该模型还存在一些其它限制条件,比如只适用于非淹水的矿质土壤中,仅能模拟表层土壤过程,不包含土地管理策略(如施肥、放牧、灌溉等)对 SOC 动态的调节模块等等<sup>[21]</sup>。

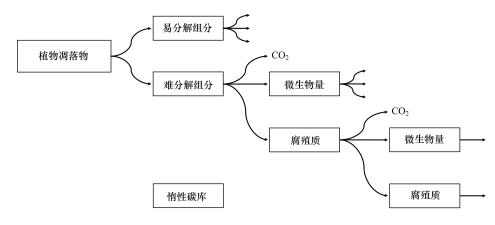


图 2 RothC 模型结构简图

Fig.2 Structural diagram of RothC model

### 1.2 CENTURY 模型

CENTURY 模型<sup>[22]</sup>一开始是为温带草地系统而开发,随后被改进成适用于不同气候环境和土地利用类型的 SOC 模型<sup>[23-24]</sup>。模型以月为时间步长,能够模拟从年到百年时间尺度的 SOC 动态。根据潜在分解速率的不同,模型将 SOC 划分成活性(SOC<sub>active</sub>)、慢性(SOC<sub>slow</sub>)和惰性(SOC<sub>passive</sub>)等 3 个碳库<sup>[25]</sup>(图 3)。其中,活性碳库主要包括活的微生物以及微生物产物,其周转时间较短,约为 1—5 a;慢性碳库指物理或化学保护态的有机碳,其周转时间位于活性和惰性碳库之间,约为 20—40 a;惰性碳库指具有自身化学稳定性的 SOC,其周转时间可达 200—1500 a。根据植物化学组成的不同,模型将植物输入物(初始碳输入)分为结构库(LIT<sub>s</sub>)和代谢库(LIT<sub>m</sub>)。其中结构库相对难以被微生物分解,周转时间在 1—5 a;而代谢库易于被微生物分解,周转时间在 0.1—1 a。两者比例由植物残体的木质素/氮比值所决定。与 RothC 类似,CENTURY 模型假定每个库的分解过程均遵循一阶动力学方程,即在 t 时间步长下,各个库的分解速率为;d  $C_i/dt = K_i \times M_d \times T_d \times C_i$ 。其中,  $C_i$ 

表示碳库的大小; $K_i$ 表示  $C_i$ 库的最大分解速率; $M_a$ 和  $T_a$ 分别为  $K_i$ 的湿度和温度修正因子。除了植物残体结构库(其 K 值与结构性物质中的木质素含量有关)和活性 SOC 库(其 K 值与土壤质地有关)之外,每个库的 K 值均为常数。

与 RothC 仅模拟碳循环不同,CENTURY 还包含氮、磷、硫等模块,这也使该模型的变量和参数值设定更为复杂。同时,相比于 RothC,CENTURY 还可以用于评估土地管理措施对碳循环的影响,如研究者利用该模型对小麦种植—休耕体系中的 SOC 含量进行了模拟,发现模拟值和观测值的误差小于 5%<sup>[26]</sup>,利用该模型估算出氮肥添加可以提高 SOC 的稳定效率。同 RothC 一样,CENTURY 的优点是结构简单,但其同样不考虑土壤激发效应、碳垂直运输、微生物活动等特殊土壤过程,使得模型对于不同环境或生态系统的适用性较低。研究表明,CENTURY 在草地和农田土壤中的模拟结果最为准确<sup>[27]</sup>,而在森林和热带高风化等土壤中却预测不佳<sup>[28—29]</sup>。此外,不同于 RothC 基于长期定位试验数据而建立,CENTURY 缺少一些重要的长期历史数据,导致其许多参数需要通过其它因子的计算才能获得,这往往会增大模拟结果的误差和不确定性。

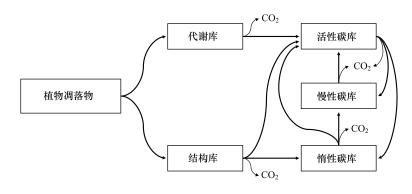


图 3 CENTURY 模型结构简图

Fig.3 Structural diagram of CENTURY model

## 1.3 传统模型的不足

传统 SOC 模型具有两个主要的特点:(1)仅将碳库按周转时间划分为活性和惰性等库。然而,土壤中各 个碳组分的周转时间并不是一成不变的,通过该原则划分的碳库经常较为模糊且存在争议。比如.被认为是 惰性碳的木质素在长期尺度下的周转速率可能不亚于全土有机碳[30],而被划入活性碳组分的糖类和肽链等 物质在部分研究中被证明可在土壤中长期存在[31-32],这些组分究竟属于活性碳还是惰性碳缺乏定论。此外, 目前普遍认为"惰性"的腐殖质仅仅是实验操作过程中的中间产物,可能并不存在于自然界[33],所以将腐殖 质列为单独碳库(如 RothC)可能并不合理。(2)将 SOC 的分解过程假定为由降解速率常数(如 K 值)控制的 一阶动力学方程。同周转时间一样,在复杂的土壤系统中, K 值也并非固定, 而是受到矿物成分对碳的物理保 护效应和碳组分自身抵抗微生物分解能力的共同影响。因此,该方法仅仅是将复杂的矿物和微生物过程封装 成"黑箱",忽视了矿物保护和微生物周转对 SOC 动态的调控作用。虽然有些传统模型中包含了物理化学保 护态碳库或微生物碳库,但它们本质上还是通过碳库自身所假定的固定 K 值而划分,并没有真正地控制 SOC分解,即模型未真实地考虑(或显式表达)矿物和微生物过程[34-35]。此外,一阶动力学方程假定 SOC 的分解 是线性的,且分解过程仅与碳库的大小有关,即碳库可以被无限分解,这忽略了真实的微生物分解特征(动力 学),并导致模型的运行在某些情况下会失控[36-37]。这些缺陷使传统模型主要表现为以下不足:(1)不能准 确描述土壤过程,无法表达真正的 SOC 转化分解机制和动态变化机理;(2)对矿物和微生物调控的 SOC 周转 过程(如矿物碳饱和以及激发效应等)预测欠佳;(3)碳库划分缺少标准,缺少实验数据支撑,无法确定其实际 大小:(4)对不同环境或生态系统的普适性低,存在很大的地域局限性。因此,一些改进模型被开发出来,旨 在更显式地突出矿物和微生物过程在 SOC 动态中的调控作用,从而更精确地反映土壤生态过程以及优化模 型预测。

## 2 显式表示微生物过程的模型

微生物既是 SOC 的主要分解者,又是其稳定的主要推动者。一方面,微生物通过异养呼吸消耗 SOC<sup>[38]</sup>,另一方面,微生物周转过程中的副产物(如微生物残体)又是稳定态碳的重要组成部分<sup>[39—40]</sup>。因此,微生物能同时调节 SOC 的分解和长期稳定,任何影响到微生物库组成和大小的生物或环境因素均会影响 SOC 的周转过程和速率。目前,微生物对 SOC 的调控作用已被广泛认可,并已被很多研究者显式纳入了模型之中,其纳入方法主要包括改善分解动力学的表达式,以及细化微生物碳库的组成等。

## 2.1 将微生物特征纳入 SOC 分解表达式

Pamas<sup>[41]</sup>率先将微生物生长状况显式地纳入 SOC 分解方程<sup>[42]</sup>。该模型基于有机碳为分解者的生长提供养分这一基本原理,将底物的分解速率与微生物的生长速率和碳需求相联系。模型将 SOC 的分解过程表达为: $dC/dt=X\times G\times B$ 。其中,X 表示微生物生长所需的碳量(碳需求);G 表示分解者的生长速率;B 表示分解者微生物量。与 RothC 中微生物量碳库(BIO)不实际影响 SOC 的分解速率不同,在该模型中,微生物的生长速率和生物量直接调控 SOC 的分解:任何促进微生物(G 和 B 变量)生长的因素将导致碳库分解速率的增加,而任何抑制分解者生长的因素也会降低有机碳的分解速率。利用该模型的研究表明,氮素添加对 SOC 分解速率的影响取决于初始条件下底物的碳氮比。

基于 SOC 分解由微生物产生的胞外酶所催化这一观点,Schimel 和 Weintraub [36] 里程碑式地将胞外酶作为一个独立碳库包含进模型,同时将酶的催化过程纳入了 SOC 分解表达式(胞外酶模型;图 4),这也是第一个真正意义上的微生物模型。该模型的基本假设是:SOC 分解成小分子可溶性有机碳(DOC)的速率并不是简单地与 SOC 库的大小成比例,还同时受到微生物胞外酶的调控。模型将酶的浓度和反应速率表述为渐近线关系,用反-米氏方程表达: $dC/dt = K_d \times C \times [EnzC/(K_{es} + EnzC)]$ 。其中, $K_d \times C$ 与一阶线性方程中的定义类似; $EnzC/(K_{es} + EnzC)$ 为反-米氏方程,EnzC代表酶库的大小,EnzC代表酶库的大小,EnzC的。模型估算微生物生物量碳库(MBC)占 SOC 的 2.86%,土壤总呼吸中约有 18%来自激发效应。作者同时构建了一个线性的分解方程: $dC/dt = K_d \times C \times EnzC$ ,并与非线性反-米氏方程进行了比较,结果表明,相比于一阶动力学,非线性动力学能建立一个更加稳定的系统。

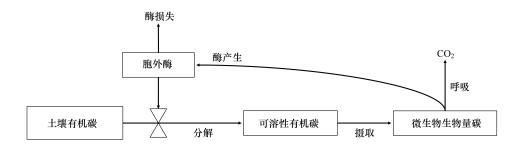


图 4 胞外酶概念模型框架

Fig.4 Framework of the extracellular enzyme conceptual model

基于 Schimel 和 Weintraub<sup>[36]</sup>所构建的概念框架,Allison 等<sup>[43]</sup>进一步将底物有效性(米氏动力学)和温度 敏感性(阿伦尼乌斯动力学)相融合,用以模拟 SOC 对升温的响应。在此模型中,酶库(EnzC)依据米氏动力 学催化了 SOC 的分解: $dC/dt = V_{max} \times EnzC \times [C/(K_m + C)]$ , $V_{max}$  和  $K_m$  表示酶促反应的最大反应速率和半饱和常数,可以分别利用阿伦尼乌斯方程和温度线性函数计算。通过设置受温度调控的  $V_{max}$  和  $K_m$  参数,SOC 分解的温度敏感性得以实现。作者利用该模型验证了土壤微生物生物量和酶活性控制的气候变暖与 SOC 损失间的反馈关系。比较此模型与传统模型(未显式表述微生物过程)发现,传统模型会高估增温下 SOC 的净损失,而改进模型则由于直接耦合微生物和 SOC 周转过程,能准确模拟出增温 5 个导致微生物碳利用效率(CUE)降低

了 25.8%,造成 SOC 含量在增温后期反而略微上升。

## 2.2 区分微生物群落结构

真菌和细菌是土壤中的主要分解者,其生理性状显著影响生态系统碳循环的速率。与细菌相比,真菌的碳/氮比通常更高,酶功能更广,生物量周转速率更低,潜在 CUE 更高<sup>[44—46]</sup>。由于生理性状的差异,真菌与细菌比值(F/B)的变化会影响生态系统中碳和其他养分的储存与流通<sup>[47—49]</sup>。基于此观点,Waring 等<sup>[50]</sup>建立了一个由酶驱动的、区分了真菌和细菌群落的 SOC 模型(FAB 模型),用以研究非生物环境因素和 F/B 比值与生态系统碳循环之间的反馈机制。该模型使用了与胞外酶模型<sup>[36]</sup>相同的基础框架,但是将微生物生物量库进一步细分为真菌和细菌生物量库。根据真菌和细菌产酶能力的不同,碳流按真菌和细菌产酶丰度的比例被分配到真菌和细菌生物量库。模型估算土壤中的 F/B 比值在 3.13—9.72 之间,且与土壤碳氮比呈正相关;真菌和细菌间的相互竞争或促进作用通过改变系统中总微生物生物量,从而对土壤碳、氮及其它养分循环产生显著影响。

类似地,根据微生物的生活史对策,Wieder 等<sup>[51]</sup>将微生物生物量库划分为富营养型和贫营养型,建立了MIMICS 模型。其中,富营养微生物指生长速率快、生长效率低的 r-对策微生物,而贫营养微生物指生长速率慢、但生长效率高的 K-对策微生物。不同生活史对策的微生物具有不同的生长速率、底物偏好性、以及残体产生量,对系统中的碳周转产生不同的影响<sup>[52-54]</sup>。研究表明,该模型能准确模拟凋落物分解的平均速率(皮尔逊相关系数 r = 0.70—0.95),以及凋落物质量对分解速率的影响。同时,与传统模型 DAYCENT 相比,MIMICS 能更精确地捕捉到 SOC 对升温的响应(增温加快了 SOC 的分解速率但降低了其温度敏感性,使增温效应在后期会降低)。根据模型的估算,到 21 世纪末,全球凋落物碳、微生物生物量碳,以及 SOC 储量将分别增加 10、3.8 和 51 Pg,即全球陆地生态系统碳储量增加约 65 Pg<sup>[55]</sup>。

基于微生物对碳底物利用的偏好性,Moorhead 和 Sinsabaugh [42] 提出了一个具有更高微生物功能分辨率的碳分解模型。该模型将微生物群落分为三个功能群: (1) 机会主义微生物群——生长迅速,喜好利用可溶性底物; (2) 专食性微生物群——生长慢,喜好利用纤维素类底物; (3) 挖掘性微生物群——生长极慢,专门分解木质素类物质。不同微生物功能群之间由于生长速率和底物亲和力的不同会产生相互竞争。SOC 的分解通过米氏方程表达,其中  $V_{\text{max}}$  多数由功能群的生物量及生长系数决定, $K_{\text{m}}$  多数由功能群对不同底物的亲和力决定。因此,3 个功能群和 3 类碳库(可溶性、纤维素类、木质素类)可以生成 9 个独立的碳分解速率。该模型建立了较为合理的凋落物分解和微生物动态模式,以及它们对底物质量和氮有效性的响应。模拟结果表明,无论初始状态下凋落物的化学性质如何,分解过程平稳后凋落物残体的木质纤维素指数(即木质素与木质素和纤维素之和的比值)均趋近于 0.7,同时微生物生物量碳含量的峰值不超过 SOC 的 5%。

## 2.3 考虑其它微生物过程

微生物自身的生理状态也会影响土壤碳循环过程。如休眠是微生物应对环境胁迫的重要策略<sup>[56-57]</sup>,大量研究表明,在自然群落中大多数微生物都处于休眠状态,其休眠比例通常超过活体微生物生物量的一半<sup>[58-60]</sup>。然而,几乎所有的模型都忽视了微生物的休眠作用,这可能导致活体微生物生物量的错误估算,进而高估有机碳的摄取和转化速率,增大模型的误差。基于此,Wang等<sup>[61]</sup>开发了一个适用于广泛底物有效性的微生物生理模型(图 5),该模型将总的活体微生物显式分成了活性和休眠生物量库,只有活性生物量库能够摄取底物以及产生新细胞。这两种生理状态的转换过程是可逆的,而转换的方向取决于微生物维持需求与底物有效性间的平衡。模型模拟反映了底物和氧气等环境因素通过影响微生物的生理状态(休眠比例)调控系统中碳的分解,模拟结果与观测值的匹配度较高(决定系数  $R^2$ =0.78-0.98)。

近年来,微生物残体在土壤碳封存中扮演的角色被广泛认可<sup>[40,62-63]</sup>。大量研究表明,相比于占 SOC 总量小于 5%的微生物生物量碳,微生物残体碳对 SOC 的贡献可超过 50%<sup>[64-66]</sup>。此外,微生物残体还会影响土壤激发效应,从而改变 SOC 的稳定效率<sup>[67-68]</sup>。然而,目前大部分模型都没有单独模拟这个重要的碳库。基于此,Sulman 等<sup>[69]</sup>首次提出了包含微生物残体碳库的 CORPSE 模型,并成功揭示了大气 CO,浓度升高下,"新

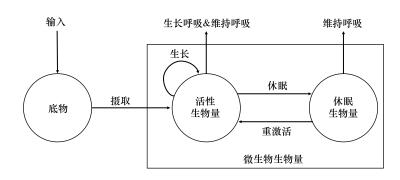


图 5 微生物生理模型模块

Fig.5 Module of the microbial physiology model

碳"输入的增加与激发效应导致的"老碳"减少间的权衡机制。类似地,基于微生物碳泵理论<sup>[70-71]</sup>,Fan 等<sup>[72]</sup> 将微生物残体碳作为独立碳库显式纳入了 MIND 模型,同时利用同位素培养实验数据,验证了模型有无残体碳库之间的优劣。研究结果表明,微生物残体碳占 SOC 的 10—27%,且增加微生物残体碳库大大提升了模型的表现(均方根误差 RMSE 降低了 86.8%)。因此,残体碳库不应被忽视。

### 3 显式表示矿物保护过程的模型

矿物—有机碳相互作用是 SOC 稳定的重要机制之一,土壤矿物可以通过吸附有机碳而降低其生物可利用性,从而抑制 SOC 的损失<sup>[30,73—74]</sup>。研究表明,矿物结合态有机碳(MAOC)占土壤总有机碳的 30%—90%, 其周转速率比颗粒态有机碳(POC)慢 100 倍以上<sup>[75—77]</sup>。因此,将土壤矿物对有机碳的保护机制纳入模型有利于提高模型的精确性,可以更真实反映土壤碳循环过程。

传统模型依据周转时间将 SOC 分为快速和慢速等库,只考虑了有机碳自身的化学抗性,忽略了矿物的物理保护作用,造成模型预测的不确定性以及对模拟结果的误解 $^{[78-80]}$ 。Luo 等 $^{[81]}$ 建立了一个简单的双库模型 (DP 模型),将 SOC 分成了保护态碳库( $C_p$ ) 和未保护态碳库( $C_u$ ),用以模拟动态的物理保护过程对 SOC 周转的调控作用。不同于传统模型,该模型中的  $C_p$ 基于动态 Langmuir 方法模拟: $\mathrm{d}C_p/\mathrm{d}t = g_p \times (p_{\max} - C_p) \times C_u - l_p \times C_p$ 。式中, $g_p$ 代表最大保护(吸附)速率, $p_{\max}$ 是最大碳保护量, $l_p$ 代表  $C_p$ 的损失(解吸)速率。模拟结果表明,土壤中有超过 50%的 SOC 处于物理保护态( $C_p$ ),而在有机碳分解过程中,这个比例达到 90%并保持持续稳定,强调了矿物保护在有机碳存储中的重要作用。此外,作者还利用该模型揭示了外源碳添加导致的保护态碳损失,明确了保护过程的受限是激发效应产生的重要原因。采用相似的方法,Ahrens 等 $^{[82]}$ 构建了具有垂直深度分辨率的矿物保护模型(COMISSION模型;图 6),模拟结果表明,表层土的碳稳定机制由矿物吸附和微生物分解受限共同主导。

Wang 等<sup>[83]</sup>对 MAOC 库进行了细化,将其分为两个独立的碳库:内部稳定态的 M 库和外层活跃态的 Q 库 (MEND 模型)。Q 库指吸附于 MAOC 表面的 DOC,仅在此库中能够发生矿物表面有机碳的吸附和解吸,是动态描述 SOC 稳定与失稳过程的媒介。在该模型中,吸附过程由 DOC 库的浓度和矿物表面的覆盖度共同决定,而解吸过程仅由矿物表面的覆盖度决定。Q 库的通量通过吸附和解吸量的差值进行计算。利用该模型检验升温对 SOC 动态的影响发现,增温会加速 DOC 的解吸从而降低 Q 库的含量,但增温 20 年后 Q 库的碳含量趋于稳定。此外,模型估算在稳态下,POC 和 MAOC 分别占 SOC 的 20.8%和 79.2%,增温 2℃造成的 POC、MAOC 和总 SOC 含量变化均低于 8%(100 年尺度)。

铁是地壳中的第四大元素<sup>[84-85]</sup>,铁矿物是 SOC 保存的重要载体<sup>[86-88]</sup>。研究表明,铁结合态有机碳可占总 SOC 的 1/3 以上<sup>[89-91]</sup>。此外,铁氧化还原过程中所产生的活性氧簇(如羟基自由基等)又能通过纯化学作用加速 SOC 的分解<sup>[92-93]</sup>。所以,铁矿物表现出对 SOC 调控的双重作用。然而,目前还鲜有模型将铁的作用

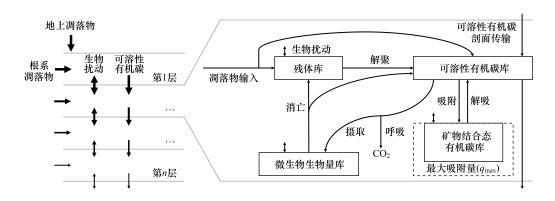


图 6 COMISSION 模型示意图

Fig.6 Schematic diagram of COMISSION model

单独表现出来。最近,Liao 等<sup>[94]</sup>对此做出了初步尝试,他们将铁矿物和微生物的相互作用同木质素的分解联系起来,构建了 MiFe 模型(图 7)。该模型包含两个主要过程:铁的氧化还原过程及其调控的木质素碳在不同碳库中的周转过程。利用此模型拟合木质素培养实验的数据<sup>[95]</sup>,并与传统模型以及仅包含微生物过程的模型比较发现,不含铁的模型由于忽略了铁对 SOC 的保护作用而高估了  $CO_2$ 的排放。相反,MiFe 模型大大提高了对实验数据的拟合度,相比于传统模型,其拟合度提升了 124% (决定系数  $R^2=0.958-0.974$ ),而误差下降了77.6%(均方根误差 RMSE=0.002-0.005),说明增加铁矿物对有机碳动态的调控作用可以大大提升模型的表现。

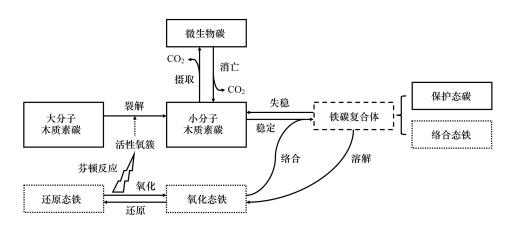


图 7 微生物-铁相互作用模型(MiFe)概念图

Fig.7 Conceptual diagram of the microbe-Fe interaction (MiFe) model

诸多研究表明,SOC 含量与土壤比表面积(SSA)有着较高的相关性,这为 SOC 建模提供了另一种可行的 思路,即利用 SSA 评估稳定态碳的含量。基于此观点,Kirschbaum 等 $^{[96]}$ 建立了一个将土壤 SSA 与 MAOC 关联的简单概念模型,将 SOC 分为保护态碳库 $(C_p)$ ,化学稳定态碳库 $(C_{recalc})$ 以及易分解态碳库 $(C_{labile})$ 。模型 假设  $C_{recalc}$ 的大小与 SSA 无关,而  $C_p$ 则受土壤 SSA 的直接调控。 $C_p$ 的形成过程被描述为: $C_p$  = SSA×input× $(k_1/k_2)$ 。其中,input 代表碳输入量; $k_1$ 和  $k_2$ 分别表示除 SSA 之外的控制 SOC 稳定的环境 $(k_1)$ 和土壤因子 $(k_2)$ 。研究表明,SOC 的物理保护作用大于生物化学作用,土壤 SSA 是决定 SOC 保护能力的主要因素。

### 4 展望

随着研究者们对 SOC 积累、分解、转化机制不断深入的了解, SOC 模型得到了快速发展。本文将过去近

50 年来研究和使用较多的 2 个传统模型和 14 个改进模型的基本特征总结于表 1 中,可为今后模型的研究提供改进的思路。传统模型忽视了微生物周转和矿物保护在 SOC 动态中的调控作用,不能反映真实的土壤过程,对不同环境或生态系统的普适性较低。改进模型则纳入了矿物固定和微生物过程,优化了模型预测,使研究者可以捕捉传统化学实验无法获得的数据,从而加深对碳循环机理的认识。然而,当前的 SOC 模型研究还存在以下方面的不足:

- (1)模型缺乏统一的结构。由于不同模型间的结构和参数设置差异很大,现阶段模型间的比较相对困难,对于不同模型的模拟结果难以解释和判别。今后可以通过矩阵建模等方法统一模型结构,以便于模型以及模拟结果的比较。同时,需规范碳库的划分原则,使其与真实的实验数据匹配并具有实际意义,如统一依据 POC 和 MAOC 分级的实验数据进行碳库划分等。
- (2)对于土壤过程的表述还不够精准。虽然部分模型增加了微生物和矿物过程,但总体来说,现阶段的模型对于复杂土壤过程的表述还不够精确,忽略了很多重要的影响 SOC 周转的因素和过程,如不同种类矿物对 SOC 固定作用的精确区分,不同深度梯度下微生物群落的划分,土壤动物的扰动,微生物自养固碳,厌氧状态下的 SOC 分解过程等,降低了模型在不同土地管理措施和气候条件下的适应性。这受限于当今实验技术的发展,今后应加快土壤固碳精确机制的研究并将其成果纳入模型。然而,一味地增加模型复杂度(如增加碳库和碳周转过程函数的数量)又会导致模型的过拟合,从而降低模拟的准确性和效率。今后的建模工作还应加强"模型复杂度"和"模拟效率"间的平衡(偏差—方差平衡),并着重模型的验证和修正工作。

## 表 1 土壤有机碳传统模型和改进模型的基本特征

模型类别 Model Categories	模型名称 Model names	主要特点 Key features	参考文献 References
传统模型 Traditional models	RothC CENTURY	未显式表达微生物周转和矿物保护对 SOC 的调控	[ 13 ] [ 22 ]
改进模型 Modified models	_	首次将微生物生长特征纳人模型	[41]
	-	加人胞外酶库并用非线性反米氏方程替代一阶线性方程	[36]
	-	采用包含温度敏感性的米氏方程	[ 43 ]
	FAB	将微生物群落分为真菌和细菌	[ 50 ]
	MIMICS	按生活史策略将微生物分为 r-对策和 K-对策微生物	[51]
	-	按功能特征将微生物分为三个功能群	[ 42 ]
	-	考虑微生物的休眠	[61]
	CORPSE	考虑微生物残体的作用	[ 69 ]
	MIND	考虑微生物残体的作用	[72]
	DP	考虑矿物的物理保护作用	[81]
	COMISSION	考虑矿物保护作用的同时拥有垂直深度分辨率	[ 82 ]
	MEND	细化矿物结合态有机碳的特征	[ 83 ]
	MiFe	考虑微生物—铁相互作用对木质素分解的影响	[ 94 ]
	-	用土壤比表面积参数控制稳定态 SOC 的含量	[96]

Table 1 Basic characteristics of traditional and modified models of soil organic carbon

按模型在文中出现的顺序排列;"一"表示原引文中没有明确给出模型名称

(3)参数值的估计缺乏准确性。由于室内实验精度的限制以及长期实验数据库的缺乏,部分微生物和矿物参数值的估计往往面临困难且缺乏准确。一方面,今后仍需要通过实验手段测定和优化 SOC 周转过程中的关键参数,如微生物对不同底物的碳利用效率,不同类型有机碳的米氏方程参数,酶活性的精确指示指标,以及不同种类矿物的最大碳保护能力等,这样可以直接为模型提供真实的参数;另一方面,可以利用数据—模型融合技术通过贝叶斯反演方法获取最优模型参数,提高模型的预测精度。此外,今后的模型研究应更加注重与遥感、地理信息系统等技术相结合,依靠其丰富的植被信息优化植物碳输入的数量与质量分辨以及地下植物碳输入(根系分泌物等)的预测,同时结合土壤生物信息学、大数据、云计算以及机器学习等方法,提高区

域至全球尺度的土壤分类与性质预测精度,以进行大尺度的数据库建立和碳循环过程模拟。

(4)我国 SOC 模型的研究较落后(图 8)。我国在 SOC 模型领域起步较晚,在 2001 年之前基本处于空白阶段,之后才缓慢增长,到 2017 年开始迅猛增长,并超过欧洲国家,但发文量还是大幅落后于美国。其次,虽然我国的发文量近年来逐步提升,但文章的被引次数还是远远落后于美国和一些欧洲国家,说明我国的发文质量亟需提高。虽然部分国外模型已经过大量验证,但还是不能完全适应我国复杂的土地类型,今后我国应加大土壤固碳机制方面的研究,为 SOC 的建模铺路,同时出台相关政策推动 SOC 建模的发展,努力开发适用于我国国土的 SOC 模型,为实现"双碳"目标助力。

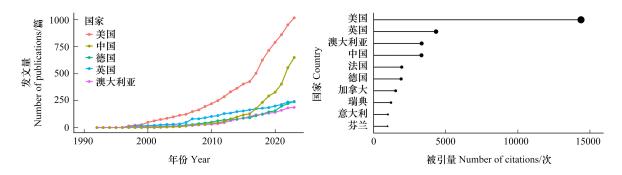


图 8 近 30 年来土壤有机碳模型研究论文的全球发文量和被引情况

Fig.8 Global publications and citations of research papers on soil organic carbon modeling over the past 30 years

数据来源于 Web of Science,使用 R语言 Bibliometrix 包<sup>[97]</sup>进行分析;发文量展示了全球排名前五国家的时间序列趋势,被引量展示了全球排名前十国家的被引次数

## 参考文献(References):

- [ 1 ] Lal R. Digging deeper: a holistic perspective of factors affecting soil organic carbon sequestration in agroecosystems. Global Change Biology, 2018, 24(8): 3285-3301.
- [2] 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.
- [3] 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.
- [ 4 ] Smith P, Powlson D S, Smith J U, Elliott E T, Editors G. Preface. Geoderma, 1997, 81(1/2): 1-3.
- [5] 钱恬,魏宇宸,王明明,郭晓伟,罗忠奎.全球和生物群系尺度土壤有机碳分布控制因子及其分异规律.生态学报,2024,44(8):3382-3396.
- [ 6 ] Schlesinger W. H., Bernhardt E. S. The carbon cycle of terrestrial ecosystems//Biogeochemistry. Amsterdam; Elsevier, 2020; 141-182.
- [7] Lehmann J, Solomon D. Organic carbon chemistry in soils observed by synchrotron-based spectroscopy//Synchrotron-Based Techniques in Soils and Sediments. Amsterdam; Elsevier, 2010; 289-312.
- [8] Campbell E E, Paustian K. Current developments in soil organic matter modeling and the expansion of model applications: a review. Environmental Research Letters, 2015, 10(12): 123004.
- [9] Dondini M, Abdalla M, Aini F K, Albanito F, Beckert M R, Begum K, Brand A, Cheng K, Comeau L P, Jones E O, Farmer J A, Feliciano D M S, Fitton N, Hastings A, Henner D N, Kuhnert M, Nayak D R, Oyesikublakemore J, Phillips L, Richards M I A, Tumwesige V, van Dijk W F A, Vetter S H, Coleman K, Smith J, Smith P. Projecting soil C under future climate and land-use scenarios (modeling)//Soil Carbon Storage. Amsterdam: Elsevier, 2018: 281-309.
- [10] Manzoni S, Porporato A. Soil carbon and nitrogen mineralization: theory and models across scales. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(7): 1355-1379.
- [11] Salter R M, Green T C. Factors affecting the accumulation and loss of nitrogen and organic carbon in cropped soils<sup>1</sup>. Agronomy Journal, 1933, 25 (9): 622-630.
- [12] Chen C M. CiteSpace II; Detecting and visualizing emerging trends and transient patterns in scientific literature. Journal of the American Society for

- Information Science and Technology, 2006, 57(3): 359-377.
- [13] Jenkinson D S, Rayner J H. The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classical experiments. Soil Science, 1977, 123(5): 298-305.
- [14] Jenkinson D S, Hart P B S, Rayner J H, Parry L C. Modelling the turnover of organic matter in long-term experiments at Rothamsted. INTECOL Bulletin, 1987, 15: 1-8
- [15] Jenkinson D S. The turnover of organic carbon and nitrogen in soil. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B; Biological Sciences, 1990, 329(1255); 361-368.
- [16] Li S M, Li J M, Li C S, Huang S M, Li X Y, Li S X, Ma Y B. Testing the RothC and DNDC models against long-term dynamics of soil organic carbon stock observed at cropping field soils in North China. Soil and Tillage Research, 2016, 163; 290-297.
- [17] Coleman K, Jenkinson D S, Crocker G J, Grace P R, Klír J, Körschens M, Poulton P R, Richter D D. Simulating trends in soil organic carbon in long-term experiments using RothC-26.3. Geoderma, 1997, 81(1/2): 29-44.
- [18] Zimmermann M, Leifeld J, Schmidt M W I, Smith P, Fuhrer J. Measured soil organic matter fractions can be related to pools in the RothC model. European Journal of Soil Science, 2007, 58(3): 658-667.
- [19] Riggers C, Poeplau C, Don A, Bamminger C, Höper H, Dechow R. Multi-model ensemble improved the prediction of trends in soil organic carbon stocks in German croplands. Geoderma, 2019, 345: 17-30.
- [20] Farina R, Coleman K, Whitmore A P. Modification of the RothC model for simulations of soil organic C dynamics in dryland regions. Geoderma, 2013, 200: 18-30.
- [21] Nemo, Klumpp K, Coleman K, Dondini M, Goulding K, Hastings A, Jones M B, Leifeld J, Osborne B, Saunders M, Scott T, Teh Y A, Smith P. Soil organic carbon (SOC) equilibrium and model initialisation methods: an application to the Rothamsted carbon (RothC) model. Environmental Modeling & Assessment, 2017, 22(3): 215-229.
- [22] Parton W J, Schimel D S, Cole C V, Ojima D S. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. Soil Science Society of America Journal, 1987, 51(5): 1173-1179.
- [23] Parton W J. The CENTURY model//Evaluation of Soil Organic Matter Models. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1996; 283-291.
- [24] Bolker B M, Pacala S W, Parton W J. Linear analysis of soil decomposition: insights from the Century model. Ecological Applications, 1998, 8 (2): 425.
- [25] Parton W J, Stewart J W B, Cole C V. Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model. Biogeochemistry, 1988, 5(1): 109-131.
- [26] Parton W J, Rasmussen P E. Long-term effects of crop management in wheat-fallow: II. CENTURY model simulations. Soil Science Society of America Journal, 1994, 58(2): 530-536.
- [27] Kelly R H, Parton W J, Crocker G J, Graced P R, Klír J, Körschens M, Poulton P R, Richter D D. Simulating trends in soil organic carbon in long-term experiments using the century model. Geoderma, 1997, 81(1/2): 75-90.
- [28] Ťupek B, Launiainen S, Peltoniemi M, Sievänen R, Perttunen J, Kulmala L, Penttilä T, Lindroos A J, Hashimoto S, Lehtonen A. Evaluating CENTURY and Yasso soil carbon models for CO<sub>2</sub> emissions and organic carbon stocks of boreal forest soil with Bayesian multi-model inference. European Journal of Soil Science, 2019, 70(4): 847-858.
- [29] Gijsman A J, Oberson A, Tiessen H, Friesen D K. Limited applicability of the CENTURY model to highly weathered tropical soils. Agronomy Journal, 1996, 88(6): 894-903.
- [30] Schmidt M W I, Torn M S, Abiven S, Dittmar T, Guggenberger G, Janssens I A, Kleber M, Kögel-Knabner I, Lehmann J, Manning D A C, Nannipieri P, Rasse D P, Weiner S, Trumbore S E. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. Nature, 2011, 478 (7367): 49-56.
- [31] Gleixner G, Bol R, Balesdent J. Molecular insight into soil carbon turnover. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 1999, 13 (13): 1278-1283.
- [32] Guggenberger G, Zech W, Schulten H R. Formation and mobilization pathways of dissolved organic matter; evidence from chemical structural studies of organic matter fractions in acid forest floor solutions. Organic Geochemistry, 1994, 21(1): 51-66.
- [33] Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. Nature, 2015, 528(7580): 60-68.
- [34] Wieder W R, Allison S D, Davidson E A, Georgiou K, Hararuk O, He Y J, Hopkins F, Luo Y Q, Smith M J, Sulman B, Todd-Brown K, Wang Y P, Xia J Y, Xu X F. Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models. Global Biogeochemical Cycles, 2015, 29(10): 1782-1800.
- [35] Schimel J. Microbes and global carbon. Nature Climate Change, 2013, 3(10): 867-868.
- [36] Schimel J P, Weintraub M N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil; a theoretical model. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(4); 549-563.

- [37] Todd-Brown K E O, Hopkins F M, Kivlin S N, Talbot J M, Allison S D. A framework for representing microbial decomposition in coupled climate models. Biogeochemistry, 2012, 109(1): 19-33.
- [38] Gunina A, Kuzyakov Y. From energy to (soil organic) matter. Global Change Biology, 2022, 28(7): 2169-2182.
- [39] 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.
- [40] Buckeridge K M, Creamer C, Whitaker J. Deconstructing the microbial necromass continuum to inform soil carbon sequestration. Functional Ecology, 2022, 36(6): 1396-1410.
- [41] Parnas H. Model for decomposition of organic material by microorganisms. Soil Biology and Biochemistry, 1975, 7(2): 161-169.
- [42] Moorhead D L, Sinsabaugh R L. A theoretical model of litter decay and microbial interaction. Ecological Monographs, 2006, 76(2): 151-174.
- [43] Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. Nature Geoscience, 2010, 3: 336-340.
- [44] Rousk J, Bååth E. Growth of saprotrophic fungi and bacteria in soil. FEMS Microbiology Ecology, 2011, 78(1): 17-30.
- [45] Strickland M S, Rousk J. Considering fungal: bacterial dominance in soils-Methods, controls, and ecosystem implications. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(9): 1385-1395.
- [46] Zhao X C, Tian P, Liu S G, Yin P, Sun Z L, Wang Q K. Mean annual temperature and carbon availability respectively controlled the contributions of bacterial and fungal residues to organic carbon accumulation in topsoil across China's forests. Global Ecology and Biogeography, 2023, 32(1): 120-131.
- [47] Khan K S, Mack R, Castillo X, Kaiser M, Joergensen R G. Microbial biomass, fungal and bacterial residues, and their relationships to the soil organic matter C/N/P/S ratios. Geoderma, 2016, 271: 115-123.
- [48] Six J, Frey S D, Thiet R K, Batten K M. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. Soil Science Society of America Journal, 2006, 70(2): 555-569.
- [49] Bailey V L, Smith J L, Bolton H. Fungal-to-bacterial ratios in soils investigated for enhanced C sequestration. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(7): 997-1007.
- [50] Waring B G, Averill C, Hawkes C V. Differences in fungal and bacterial physiology alter soil carbon and nitrogen cycling: insights from meta-analysis and theoretical models. Ecology Letters, 2013, 16(7): 887-894.
- [51] Wieder W R, Grandy A S, Kallenbach C M, Bonan G B. Integrating microbial physiology and physio-chemical principles in soils with the MIcrobial-MIneral Carbon Stabilization (MIMICS) model. Biogeosciences, 2014, 11(14): 3899-3917.
- [52] 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.
- [53] 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.
- [54] Ho A, Paolo Di Lonardo D, Bodelier P L E. Revisiting life strategy concepts in environmental microbial ecology. FEMS Microbiology Ecology, 2017, 93(3), DOI:10.1093/femsec/fix006.
- [55] Wieder W R, Grandy A S, Kallenbach C M, Taylor P G, Bonan G B. Representing life in the Earth system with soil microbial functional traits in the MIMICS model. Geoscientific Model Development, 2015, 8(6): 1789-1808.
- [56] Lennon J T, Jones S E. Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy. Nature Reviews Microbiology, 2011, 9 (2): 119-130.
- [57] Yarwood S, Brewer E, Yarwood R, Lajtha K, Myrold D. Soil microbe active community composition and capability of responding to litter addition after 12 years of no inputs. Applied and Environmental Microbiology, 2013, 79(4): 1385-1392.
- [58] Blagodatsky S A, Heinemeyer O, Richter J. Estimating the active and total soil microbial biomass by kinetic respiration analysis. Biology and Fertility of Soils, 2000, 32(1): 73-81.
- [59] Khomutova T E, Demkina T S, Demkin V A. Estimation of the total and active microbial biomasses in buried subkurgan paleosoils of different age. Microbiology, 2004, 73(2): 196-201.
- [60] Stenström J, Svensson K, Johansson M. Reversible transition between active and dormant microbial states in soil. FEMS Microbiology Ecology, 2001, 36(2/3): 93-104.
- [61] Wang G S, Mayes M A, Gu L H, Schadt C W. Representation of dormant and active microbial dynamics for ecosystem modeling. PLoS One, 2014, 9(2): e89252.
- [62] Buckeridge K M, Mason K E, McNamara N P, Ostle N, Puissant J, Goodall T, Griffiths R I, Stott A W, Whitaker J. Environmental and microbial

- controls on microbial necromass recycling, an important precursor for soil carbon stabilization. Communications Earth & Environment, 2020, 1: 36.
- [63] Liang C, Amelung W, Lehmann J, Kästner M. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. Global Change Biology, 2019, 25(11); 3578-3590.
- [64] Cao Y F, Ding J Z, Li J, Xin Z M, Ren S, Wang T. Necromass-derived soil organic carbon and its drivers at the global scale. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 181: 109025.
- [65] 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.
- [66] Wang B R, An S S, Liang C, Liu Y, Kuzyakov Y. Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 162: 108422.
- [67] Kuzyakov Y. Priming effects; Interactions between living and dead organic matter. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(9); 1363-1371.
- [68] Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(6): 837-843.
- [69] Sulman B N, Phillips R P, Oishi A C, Shevliakova E, Pacala S W. Microbe-driven turnover offsets mineral-mediated storage of soil carbon under elevated CO<sub>2</sub>. Nature Climate Change, 2014, 4: 1099-1102.
- [70] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. Nature Microbiology, 2017, 2: 17105.
- [71] Zhu X F, Jackson R D, DeLucia E H, Tiedje J M, Liang C. The soil microbial carbon pump: From conceptual insights to empirical assessments. Global Change Biology, 2020, 26(11): 6032-6039.
- [72] Fan X L, Gao D C, Zhao C H, Wang C, Qu Y, Zhang J, Bai E. Improved model simulation of soil carbon cycling by representing the microbially derived organic carbon pool. The ISME Journal, 2021, 15(8): 2248-2263.
- [73] 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.
- [74] 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.
- [75] Kleber M, Eusterhues K, Keiluweit M, Mikutta C, Mikutta R, Nico P S. Chapter one mineral-organic associations: formation, properties, and relevance in soil environments. Advances in Agronomy, 2015, 130: 1-140.
- [76] Sokol N W, Whalen E D, Jilling A, Kallenbach C, Pett-Ridge J, Georgiou K. Global distribution, formation and fate of mineral-associated soil organic matter under a changing climate; a trait-based perspective. Functional Ecology, 2022, 36(6): 1411-1429.
- [77] Katerina G. Microbial and mineral controls over soil carbon cycling and storage: process-based modeling, observational syntheses, and global implications. United States: UC Berkeley, 2018
- [78] Lefevre R, Barré P, Moyano F E, Christensen B T, Bardoux G, Eglin T, Girardin C, Houot S, Kätterer T, van Oort F, Chenu C. Higher temperature sensitivity for stable than for labile soil organic carbon—evidence from incubations of long-term bare fallow soils. Global Change Biology, 2014, 20(2): 633-640.
- [79] 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: 395-398.
- [80] Craine J M, Fierer N, McLauchlan K K. Widespread coupling between the rate and temperature sensitivity of organic matter decay. Nature Geoscience, 2010, 3: 854-857.
- [81] Luo Z K, Baldock J, Wang E L. Modelling the dynamic physical protection of soil organic carbon: Insights into carbon predictions and explanation of the priming effect. Global Change Biology, 2017, 23(12): 5273-5283.
- [82] Ahrens B, Braakhekke M C, Guggenberger G, Schrumpf M, Reichstein M. Contribution of sorption, DOC transport and microbial interactions to the <sup>14</sup>C age of a soil organic carbon profile: Insights from a calibrated process model. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 88: 390-402.
- [83] Wang G S, Post W M, Mayes M A. Development of microbial-enzyme-mediated decomposition model parameters through steady-state and dynamic analyses. Ecological Applications, 2013, 23(1): 255-272.
- [84] Kappler A, Bryce C, Mansor M, Lueder U, Byrne J M, Swanner E D. An evolving view on biogeochemical cycling of iron. Nature Reviews Microbiology, 2021, 19(6): 360-374.
- [85] Melton E D, Swanner E D, Behrens S, Schmidt C, Kappler A. The interplay of microbially mediated and abiotic reactions in the biogeochemical Fe cycle. Nature Reviews Microbiology, 2014, 12(12): 797-808.
- [86] 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 (7978):

- 312-317.
- [87] Dong H L, Zeng Q, Sheng Y Z, Chen C M, Yu G H, Kappler A. Coupled iron cycling and organic matter transformation across redox interfaces. Nature Reviews Earth & Environment, 2023, 4: 659-673.
- [88] Lalonde K, Mucci A, Ouellet A, Gélinas Y. Preservation of organic matter in sediments promoted by iron. Nature, 2012, 483 (7388): 198-200.
- [89] Ye C L, Huang W J, Hall S J, Hu S J. Association of organic carbon with reactive iron oxides driven by soil pH at the global scale. Global Biogeochemical Cycles, 2022, 36(1): e2021GB007128.
- [90] Zhao Q, Poulson S R, Obrist D, Sumaila S, Dynes J J, McBeth J M, Yang Y. Iron-bound organic carbon in forest soils: quantification and characterization. Biogeosciences, 2016, 13(16): 4777-4788.
- [91] Wan D, Ye T H, Lu Y, Chen W L, Cai P, Huang Q Y. Iron oxides selectively stabilize plant-derived polysaccharides and aliphatic compounds in agricultural soils. European Journal of Soil Science, 2019, 70(6): 1153-1163.
- [92] Chen N, Fu Q L, Wu T L, Cui P X, Fang G D, Liu C, Chen C M, Liu G X, Wang W C, Wang D X, Wang P, Zhou D M. Active iron phases regulate the abiotic transformation of organic carbon during redox fluctuation cycles of paddy soil. Environmental Science & Technology, 2021, 55 (20): 14281-14293.
- [93] Hall S J, Silver W L. Iron oxidation stimulates organic matter decomposition in humid tropical forest soils. Global Change Biology, 2013, 19(9): 2804-2813.
- [94] Liao C J, Huang W J, Wells J, Zhao R Y, Allen K, Hou E Q, Huang X, Qiu H, Tao F, Jiang L F, Aguilos M, Lin L, Huang X M, Luo Y Q. Microbe-iron interactions control lignin decomposition in soil. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 173: 108803.
- [95] Huang W J, Hammel K E, Hao J L, Thompson A, Timokhin V I, Hall S J. Enrichment of lignin-derived carbon in mineral-associated soil organic matter. Environmental Science & Technology, 2019, 53(13): 7522-7531.
- [96] Kirschbaum M U F, Moinet G Y K, Hedley C B, Beare M H, McNally S R. A conceptual model of carbon stabilisation based on patterns observed in different soils. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 141; 107683.
- [97] Aria M, Cuccurullo C. Bibliometrix; an R-tool for comprehensive science mapping analysis. Journal of Informetrics, 2017, 11(4): 959-975.