

DOI: 10.20103/j.stxb.202409302387

黄云鑫, 杨阳, 张鹏, 王益, 李自民, 张萍萍, 宋怡, 王云强, 王宝荣, 安韶山. 土壤微生物调控生态系统碳汇功能研究进展. 生态学报, 2025, 45(17):

Huang Y X, Yang Y, Zhang P, Wang Y, Li Z M, Zhang P P, Song Y, Wang Y Q, Wang B R, An S S. Review on soil microbes regulating ecosystem carbon sink function. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(17):

土壤微生物调控生态系统碳汇功能研究进展

黄云鑫^{1,2,3}, 杨 阳^{1,2,3,*}, 张 鹏¹, 王 益^{2,3}, 李自民^{2,3}, 张萍萍^{2,3}, 宋 怡^{2,3}, 王云强^{2,3},
王宝荣⁴, 安韶山⁴

1 西北大学地质学系, 西安 710061

2 中国科学院地球环境研究所 黄土与第四纪地质国家重点实验室, 西安 710061

3 陕西黄土高原地球关键带国家野外科学观测研究站, 西安 710061

4 西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要: 全球气候变化日益剧烈, 土壤微生物作为陆地生态系统功能与过程的主要驱动者, 是碳循环的关键驱动力, 在碳循环中发挥着重要作用。通过微生物对 CO₂ 的固定作用提升土壤的固碳潜力, 可助力实现“双碳”的重大战略目标。总结了土壤微生物的主要生态功能, 围绕微生物在土壤有机碳输入、固存、分解和矿化等主要过程, 系统梳理了微生物在生态系统碳循环中的重要功能, 以及气候条件、土壤理化性质和人为活动对微生物介导的碳循环的影响。在此基础上, 提出了当前土壤微生物研究的机遇和挑战, 未来需加强微生物介导的宏基因/宏代谢、蛋白质组与酶学的调控作用机制, 结合全球微生物计划, 开发微生物参与的碳循环模型, 以提高土壤作为碳库的固存的预测能力, 进而从微生物固碳角度为陆地生态系统碳库动态以及土壤碳汇的不确定性提供解释, 也为完善未来全球气候变化下陆地碳循环模型提供理论依据。

关键词: 土壤微生物; 生态系统; 碳汇功能; 碳循环

Review on soil microbes regulating ecosystem carbon sink function

HUANG Yunxin^{1,2,3}, YANG Yang^{1,2,3,*}, ZHANG Peng³, WANG Yi^{1,2}, LI Zimin^{1,2}, ZHANG Pingping^{1,2}, SONG Yi^{1,2},
WANG Yunqiang^{1,2}, WANG Baorong⁴, AN Shaoshan⁴

1 State Key Laboratory of Loess and Quaternary Geology, Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Sciences, Xi'an 710061, China

2 National Field Scientific Observation and Research Station of the Earth's Key Belt on the Loess Plateau in Shaanxi Province, Xi'an 710061, China

3 Department of Geology, Northwest University, Xi'an 710061, China

4 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Agriculture in Loess Plateau, Northwest University of Agriculture and Forestry Science and Technology, Yangling 712100, China

Abstract: Global climate change is becoming increasingly severe, and soil microorganisms, as the main drivers of terrestrial ecosystem functions and processes, are key drivers of carbon cycling and play an important role in it. Enhancing the carbon sequestration potential of soil through the fixation of CO₂ by microorganisms could help achieve the major strategic goal of 'dual carbon'. This article summarized the main ecological functions of soil microorganisms, focusing on the main processes of soil organic carbon input, sequestration, decomposition, and mineralization. It systematically reviewed the important functions of microorganisms in the carbon cycle of ecosystems, as well as the effects of climate conditions, soil physicochemical properties, and human activities on microbially mediated carbon cycling. On this basis, the opportunities

基金项目: 国家自然科学基金项目 (42377241); 中科院青促会人才项目 (2023430) (2023BSHTBZZ27)

收稿日期: 2024-09-30; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yangyang@ieecas.cn

and challenges of current soil microbial research were proposed. In the future, it is necessary to strengthen the understanding of regulatory mechanisms of microbially mediated macro genes/macro metabolism, proteomics, and enzymology. Combined with the Global Microbial Program, a carbon cycle model involving microorganisms should be developed to improve the predictive ability of soil as a carbon sink. This approach would help explain the dynamics of terrestrial ecosystem carbon pools and the uncertainty of soil carbon sinks from the perspective of microbial carbon sequestration. It would also provide a theoretical basis for improving terrestrial carbon cycle models under global climate change.

Key Words: soil microorganisms; ecosystem; carbon sink function; carbon cycle

自工业革命以来,化石燃料(诸如石油、煤炭等)及木材的燃烧,导致了大量温室气体的排放,进而加剧了“温室效应”的现象,对地球生态系统和人类社会的可持续发展造成了严重的威胁^[1]。为积极应对并有效减缓全球气候变化的趋势,控制包括 CO₂ 在内的温室气体排放已成为当务之急。陆地生态系统通过植被的光合作用可大量吸收大气中的 CO₂,是当前缓解大气 CO₂ 浓度上升、推动实现碳中和目标的主要路径之一。然而土壤微生物固定 CO₂ 的能力也不容忽视,虽然其固碳量不如植物,但是土壤微生物的种类繁多,据统计全球陆地生态系统中土壤微生物每年可固碳量为 0.3—3.7 Pg 占大气 CO₂ 的 0.5% 至 4.1%,也是减缓大气 CO₂ 浓度升高最为经济可行和环境友好的途径,其重要性不言而喻^[2]。相较于植物源碳组分,微生物碳源具有直接同化优势,其代谢产物可在微生物死亡后转化为微生物残体碳等稳定性更高的碳形态,促进土壤碳库的稳定积累。在此背景下,强化陆地生态系统的碳汇功能并提升其固碳潜力,对于应对气候变化具有关键作用^[3]。

土壤作为陆地生态系统中规模最大的碳储存库,在全球碳循环中占据核心地位,其细微的变化即可对整体土壤碳循环产生重大影响^[4]。微生物作为土壤不可或缺的组成部分,既是推动有机碳转化的关键力量,也构成了土壤有机碳的活跃储库。随着全球气温的持续攀升,这些微小却强大的生物群体如何响应环境变化,特别是如何通过调节碳的转化与储存来影响大气中的温室气体浓度,已逐渐成为科研界关注的焦点。近年来,研究揭示了土壤微生物在多个关键环节中的核心作用,土壤微生物不仅可以分解有机物质,将其转化为 CO₂ 释放到大气中,还参与着碳的固定与储存过程,如通过促进植物根系的生长来增加碳的地下分配,或是直接参与形成稳定的土壤有机碳库。这种双重角色使得土壤微生物在全球碳循环中扮演着“调节器”的关键作用^[5]。本文系统性概述了土壤微生物的功能,剖析其在生态系统碳循环转化过程中的核心功能与关键环节的作用机制,并系统探讨了相关影响因素。在此基础上,文章对未来土壤微生物在碳汇关系研究领域的潜力进行了展望,提出了未来需加强微生物介导的宏基因/宏代谢、蛋白质组与酶学的调控作用机制,结合全球微生物计划,开发微生物参与的碳循环模型,以提高对土壤碳库的预测能力,从微生物固碳角度为陆地生态系统碳库动态以及土壤碳汇的不确定性提供解释,也为充分发掘未来全球气候变化下陆地生态系统的碳汇功能提供坚实的理论支撑。

1 土壤微生物碳循环功能

土壤微生物在碳循环中占据着举足轻重的地位,它们通过吸收并转化土壤内有机物质,积极参与并推动着碳的循环进程。这一系列活动不仅深刻影响着土壤的碳储存潜力,更对全球碳循环产生了广泛而深远的影响。具体而言,土壤微生物的碳固定功能可归结为以下几个方面。

1.1 吸收和转化有机物质

土壤微生物在土壤中扮演着关键角色,它们能够高效地吸收并转化有机物质,诸如枯枝落叶及根系分泌物等。这些有机物质被逐步分解为更为简单的化合物,如 CO₂ 和 H₂O 并在此过程中释放出能量,从而为土壤生态系统中的其他生物提供必要的营养支持^[6]。微生物所分泌的多种胞外酶在有机碳化合物的分解过程中

发挥着重要的调控作用,这使得微生物的酶系统成为了推动生物地球化学循环的重要“引擎”。对这些酶类的深入研究,有助于我们更全面地理解微生物在碳元素周转过程中所发挥的功能。此外,陈昕等^[7]借助先进的 DNA 稳定同位素探测技术,对土壤微生物群落(包括细菌和真菌)在降解死亡生物物质中碳元素的贡献进行了深入分析。研究结果表明,真菌与细菌均通过编码特定的碳水化合物活性酶来参与植物及微生物生物物质中碳元素的降解过程,这一发现为我们揭示了土壤微生物在维持生态系统平衡与促进碳循环方面的重要作用^[7]。土壤微生物还参与含氮有机物的转化过程,这一转化过程涵盖水解、氨化、硝化和反硝化等多个环节。土壤微生物通过这些复杂的生化过程,有效地转化了土壤中的有机物质,为植物提供了必要的营养元素,并积极参与了土壤碳循环,从而对土壤肥力和植物生长产生了深远的影响^[8]。

1.2 影响土壤有机碳储量

土壤微生物的高活性代谢驱动着碳循环关键进程,其通过促进土壤有机质(SOM)分解显著提升土壤 CO₂ 浓度,深刻调控着土壤碳库的稳定状态。固碳微生物群落介导的无机碳转化过程,实质上是土壤碳库更新的重要机制,以可溶性 HCO₃⁻、气态 CO₂ 及固态 CaCO₃ 等形式存在的无机碳组分,在微生物作用下持续参与有机碳合成^[9]。随着植被的恢复,增强的根系呼吸作用使土壤 CO₂ 浓度呈现梯度升高特征。值得注意的是,微生物源碳酸酐酶对碳酸盐系统的双向调控尤为关键:一方面加速 HCO₃⁻+H⁺⇌CO₂+H₂O 转化速率,另一方面通过调控 CaCO₃+CO₂+H₂O⇌Ca²⁺+2HCO₃⁻与白云石(CaMg(CO₃)₂)发生溶解平衡

(CaMg(CO₃)₂+2CO₂+2H₂O⇌Ca²⁺+Mg²⁺+4HCO₃⁻),动态调节着土壤微域 CO₂ 的供给能力^[10]。

微生物固定 CO₂ 过程在不同生态系统中均发挥着重要作用,近年来,利用碳同位素示踪技术观测到不同生态系统土壤固碳微生物的碳利用效率如表 1 所示。微生物群落碳利用效率在不同生态系统存在较大差异,总体变化范围为 0.13—0.59,平均值为 0.372±0.007。农田生态系统变化范围为 0.16—0.58,平均值为 0.400±0.011;森林生态系统的变化范围为 0.13—0.55,平均值为 0.329±0.008;草地生态系统变化范围为 0.23—0.59,平均值为 0.422±0.017。与农田和草地生态系统相比,森林生态系统中的微生物群落碳利用效率明显较低,而农田和草地生态系统之间的差异则不显著^[11—17]。

表 1 不同生态系统中土壤微生物碳利用效率

Table 1 The potential and influencing factors of soil microbial assimilation of atmospheric CO₂ in different ecosystems

生态系统 Ecosystem types	平均值 Mean	中位数 Median	参考文献 References	生态系统 Ecosystem types	平均值 Mean	中位数 Median	参考文献 References
农田 Farmland	0.40±0.01	0.39	[11—12]	草地 Grassland	0.42±0.02	0.41	[15]
森林 Forest	0.333±0.01	0.32	[13—14]	总体 Total	0.37±0.01	0.36	[16]

土壤有机碳库的形成机制中,微生物衍生物质发挥着关键作用。微生物通过同化代谢过程将易分解有机质转化为生物量及胞外代谢物,其残体经矿质结合后形成持久性有机碳组分——这种生物地球化学转化机制被学界定义为“微生物碳泵”效应^[8]。Liang 团队创新性地应用吸收马尔可夫链模型进行定量解析,揭示微生物源有机碳对土壤碳库的贡献率可达 50%—80%,其残体碳储量更是达到活体微生物生物量的 40 倍量级^[18]。该研究证实,随着土壤发育的时间序列演变,微生物残体通过矿物表面吸附、团聚体包裹等稳定化途径持续富集,最终构成土壤惰性有机碳库的主体组分。这种碳累积模式突破了传统植物源碳主导的理论框架,为土壤碳汇形成机制提供了全新视角。此外,研究还发现微生物碳利用效率存在显著的地理纬度差异,表现为低纬度地区效率较低,而高纬度地区则较高。这一格局反映了微生物在复杂环境中的高度适应性,特别是在低纬度高温条件下,土壤底层的寡营养细菌的相对丰度随温度提高,从而驱动难分解有机质的分解^[19]。土壤微生物通过其分解与合成作用,以及碳利用效率的空间分布规律,对土壤碳储量产生了深远的影响。因此,正确理解和利用这些微生物机制,对于预测全球土壤有机碳储量的变化、揭示其空间分布规律,以及通过土地管理措施调控微生物过程以促进土壤固碳等方面,均具有重要的科学意义和实践价值^[20]。

1.3 调节全球碳循环

虽然土壤微生物的活动主要在局部范围内进行,其核心作用体现在调控土壤呼吸这一关键生物地球化学过程。作为陆地生态系统最大的碳输出途径,土壤呼吸通量变化与气候模型预测显示显著耦合性。研究表明,土壤呼吸速率升高引发的大气 CO_2 浓度增幅与 2100 年气候模型预测存在显著线性关联^[21]。该关联性揭示,土壤呼吸释放的 CO_2 量级变化将直接影响全球温升幅度,从而加速气候变化进程^[22]。温度是影响土壤呼吸的主要因素,在土壤有机碳的分解过程中,其分解速率可能会随着增温时间的延长而逐渐减缓,即土壤呼吸对温度升高的敏感程度下降,这种现象被称为热适应现象。本质是微生物通过酶活性调节、代谢功能重塑及底物耗竭效应实现的自我调控机制^[20]。土壤酶促反应动力学特征通过三个核心参数表征,包括潜在最大反应速率 ($V_{\max}$)、米氏常数 (K_m) 和催化效率 ($V_{\max}/K_m$)^[23]。随着温度增加,土壤酶与底物亲和力增强, $V_{\max}$ 持续增加,而 K_m 仅在低温段上升,超过某一阈值后保持不变,这与土壤微生物为了维持功能稳定,改变对增温的响应有关^[24]。土壤微生物不仅通过其代谢活动影响土壤碳库,还可以通过减少土壤耕作来减缓土壤呼吸作用。采用免耕作等土壤扰动最小的耕作实践,能够显著降低 SOM 的流失^[25]。这些作用机制对全球碳循环产生了深远的影响,同时对预测未来气候变化有重大意义。

2 土壤微生物介导碳循环过程

土壤生态系统定殖着高度异质性的微生物群落,该群落由多种生物体构成,包括但不限于细菌、古菌、真菌、病毒、藻类以及多种原生生物等。此微生物群落数量众多,且其群落结构高度复杂。各微生物种类间存在着复杂的相互作用网络,这些相互作用直接且显著地参与并影响着碳循环转化的各个环节(图 1)。

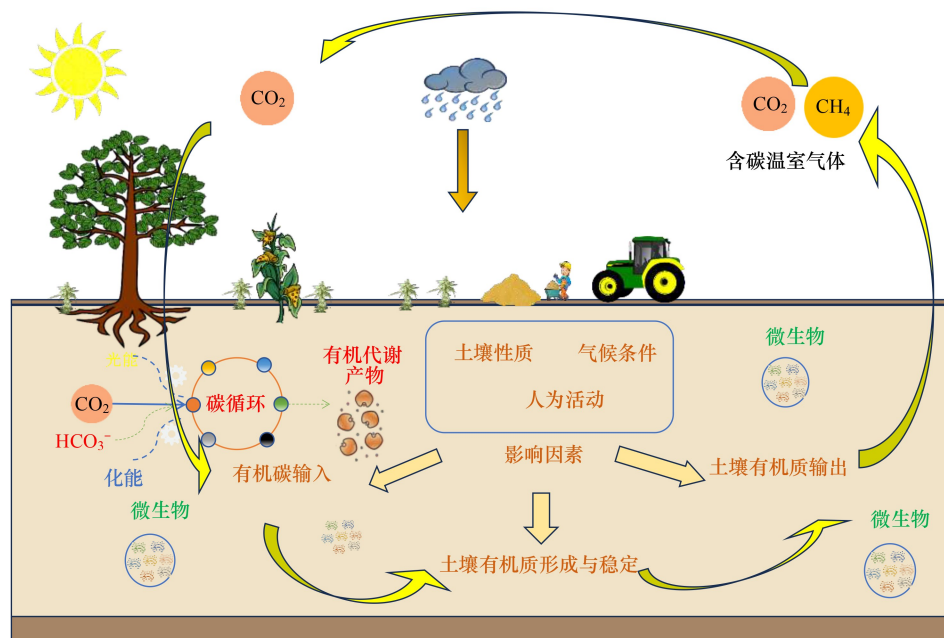


图 1 微生物驱动土壤碳循环过程及其影响因素

Fig.1 Microbial driven soil carbon cycling process and its influencing factors

2.1 土壤微生物介导的碳输入过程

2.1.1 微生物对 CO_2 的固定

土壤微生物生态系统具有极高的生态密度,每克土壤稳定维持着上亿的微生物细胞数量,构成陆地生态系统最大的活体碳库。根据碳源利用特征,可划分为自养型与异养型两大功能类群:前者通过卡尔文循环等代谢途径固定无机碳 (CO_2 、 HCO_3^-),后者依赖现成有机物获取碳源。自养微生物作为陆地生态系统初级生

产者的核心功能单元,其碳同化作用贡献率稳定维持在 4% 以上。自养微生物作为土壤有机碳输入重要来源,每年对 CO_2 的固定达到 700 亿 $\text{t C}^{[26]}$ 。光能无机自养型微生物以蓝细菌、光合细菌及微藻为典型代表,其通过光系统驱动的电子传递链激活卡尔文循环,实现 CO_2 的生物固定。研究表明微藻群体年固碳量可达 3600 吨,相当于陆地植被净初级生产力的 6%^[26]。化能自养微生物如铁细菌、硫化细菌和硝化细菌等,采用无机化合物的氧化过程作为能量来源进而固定大气中的 CO_2 。此类微生物群落中,硝化细菌、硫化细菌及氢氧化细菌占据重要地位。硝化细菌能够借助氨(NH_3)或亚硝酸盐(NO_2^-)的氧化作用,捕获能量并促成 CO_2 向土壤有机碳的转化。硫化细菌则依赖硫化物(例如 H_2S)的氧化过程获取能量,而氢氧化细菌则利用 H_2 的氧化反应来固定 CO_2 ^[27]。这些微生物在土壤环境中的活跃行为,不仅实现了 CO_2 的固定,还通过其代谢产物的释放,对土壤的化学特性及共生微生物的生态位产生了深远影响。

目前已知的自然界二氧化碳固定途径包含六种主要类型,其中涵盖卡尔文循环途径、还原性三羧酸循环途径^[27]、还原性乙酰辅酶 A 途径^[28]、3-羟基丙酸双循环途径^[29]、3-羟基丙酸/4-羟基丁酸循环途径以及二羧酸/4-羟基丁酸循环途径^[30]。在这些代谢机制中,卡尔文循环具有最广泛的生物分布特征,普遍存在于藻类及细菌等微生物类群中,是迄今为止首个被发现的微生物固碳途径^[31]。该循环通过三个协同反应阶段完成碳同化过程:1)羧化反应阶段由核酮糖 1,5-双磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)催化核酮糖-1,5-双磷酸(RuBP)生成 3-磷酸甘油酸(3-PGA);2)还原反应阶段将 3-磷酸甘油酸转化为甘油醛-3-磷酸(G-3-P)并合成碳水化合物;3)再生阶段通过甘油醛-3-磷酸的再转化,重新生成 RuBP 以维持循环持续进行^[32]。整个固碳过程遵循 3 分子 CO_2 固定消耗 9 分子 ATP 与 6 分子 NADPH 的能量规律,最终生成 1 分子甘油醛-3-磷酸^[33]。

微生物也能通过异养代谢途径固定碳,通过同位素标记研究,研究发现土壤微生物在黑暗条件下也能进行固碳过程,这一过程被称为“微生物的暗固定”。异养生物主要借助自身的固碳酶通过羧化反应将 CO_2 固定在某种有机酸上,实现对 CO_2 的固定^[34],并在三羧酸循环(TCA 循环)中通过特定的折返反应进行进一步处理^[35]。值得注意的是,深色土壤中的微生物广泛参与了 CO_2 的固定过程,这一自然现象可见于多种土壤类型中,包括但不限于地中海土壤、半干旱沙漠土壤、北极冻土带土壤、温带泥炭地、稻田土壤、温带草甸土壤以及农田土壤^[36]。Jian 等研究表明,土壤有机碳与微生物生物量呈显著正相关^[34]。不同微生物对土壤有机质的分解具有选择性,例如,放线菌偏好降解结构复杂的有机物,而真菌对木质素的降解效能则高度依赖其胞外酶系统。因此,当微生物多样性较高时,不同类型的微生物共同作用,有机质分解过程更加完备^[37]。有关德国草原多样性长期试验的研究结果也显示,植物多样性较高的土壤,其微生物生物量增加促进了土壤有机碳积累^[38]。

2.1.2 微生物介导的植物碳输入

植物可以依托光合作用机制,将大气中的 CO_2 转化为有机碳,随后通过根系分泌物及根系残体等自然途径,将部分碳元素有效地转移至土壤中。微生物主要通过分解植物残体以及转化根系分泌物的方式,介导了植物碳元素向土壤的输入。植物根系所分泌的化合物,涵盖了碳水化合物、氨基酸、有机酸等多种有机成分,这些物质为土壤中的微生物群落提供了丰富的碳源及能量支持。微生物利用这些根系分泌物进行代谢活动,不仅促进了自身的生长与繁殖,还通过转化过程,将这些有机碳转化为微生物生物量及代谢产物,从而显著提升了土壤有机碳的储量^[39]。土壤真菌还可与植物形成共生关系,这些真菌通过共生体间接参与植物的光合作用过程,进而对土壤碳的输入产生了深远影响^[40]。例如,菌根真菌的菌丝直径范围在 2—10 μm 之间,显著小于植物细根的直径,这种共生关系极大地增强了植物获取养分的能力,有效缓解了植物的养分限制,从而促进了植物的光合作用并增加了有机碳的积累^[41]。菌根真菌通过调整植物对其地下部分的碳分配策略,降低了光合产物的积累,并诱导植物提高光合速率以实现碳补偿效应^[42];实验数据表明,当部分去除与植物共生的丛枝菌根真菌后,植物的光合速率会出现 10%—40% 的显著下降^[43]。据估算,陆生植物每年至少向菌根真菌的地下菌丝体分配了约 1.3×10^3 亿 t CO_2 当量的碳^[44]。这些共生关系的建立大大促进了植物碳元素的输入。

植物残体的分解过程同样是土壤碳输入的关键机制,以凋落物(如落叶、枯枝及根系)为代表的有机物质,在土壤微生物作用下经历生物转化最终形成土壤有机质。此分解过程主要由细菌和真菌协同完成,细菌主要负责分解易于降解的有机物,如糖类和氨基酸,而真菌则专注于较难降解的木质素和纤维素的分解^[45]。木质素和纤维素具有高度的稳定性和抗降解性,存在于维管植物细胞壁中,是土壤中相对稳定的植物源碳。微生物通过分泌特定的胞外氧化酶,如漆酶与过氧化物酶,启动对木质素结构的深入改造。这些酶催化木质素内部的C—C键与C—O键发生断裂,生成苯氧基自由基等关键中间体,进而将复杂的木质素结构逐步解聚为较为简单的单体分子,如对香豆醇、松柏醇及芥子醇等^[45]。木质素降解生成的芳香族复合组分经微生物“生物漏斗”代谢途径,由胞内多酶体系(包括双加氧酶、脱羧酶、甲基转移酶及谷胱甘肽转移酶等)催化转化为关键中间代谢物——丁香酸、香草酸及对羟基苯甲酸等酚酸类物质,随后这些前体物通过三羧酸循环(TCA)实现碳骨架重构^[46]。在木质素降解的初始阶段,通过诸如黄酮、单宁等小分子量化合物,这些物质作为可自由扩散的氧化剂及“电子传递媒介”,直接与木质素分子发生作用,启动一系列化学键的断裂过程,从而促使木质素发生解聚与变性,生成一系列低分子量、高溶解性的化合物,如酚类、酸类及醇类等。这些产物中,一部分经由微生物的合成代谢途径转化为微生物源碳,而另一部分则最终经历分解过程,以CO₂的形式释放至土壤碳库中(图2)^[47]。在分解纤维素过程中,黄孢原毛平革菌发挥了重要的作用,这一能力得益于其内部独特的酶促协同作用机制。内切葡聚糖酶在纤维素复杂分子链的内部精准裂解,创造出易于进一步作用的开放末端结构;随后,纤维水解酶则在这些新生成的末端位置,以逐步且有序的方式,释放出可溶性的二糖分子,从而实现了纤维素的高效分解。最终,这些二糖分子在β-葡萄糖苷酶的催化下水解成葡萄糖,从而完成了对结晶纤维素的全面分解过程^[48]。

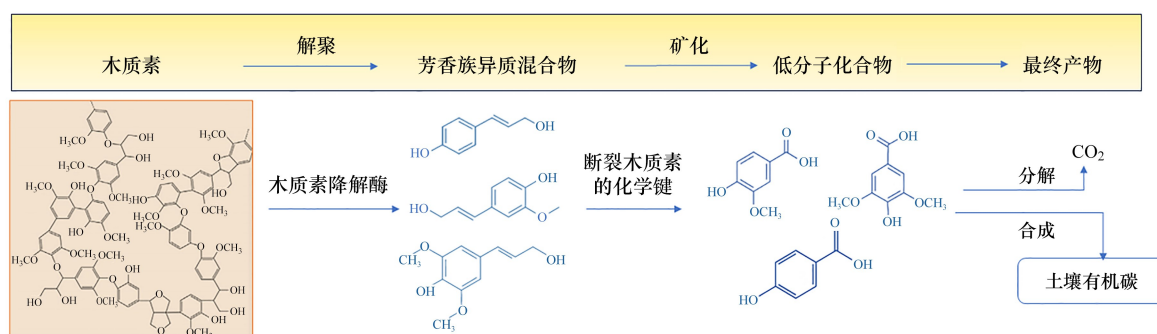


图2 微生物降解木质素的过程

Fig.2 The process of microbial degradation of lignin

2.2 土壤微生物介导的有机碳形成与稳定

2.2.1 微生物在腐殖化过程中的作用

腐殖化作为土壤有机物质向腐殖质转化的关键过程,其产物腐殖质构成了土壤有机碳的基石,对土壤肥力与结构的优化具有重大影响。在此过程中微生物凭借其代谢活性担当了核心角色,土壤微生物通过其分泌物与残体分解,参与矿物结合态有机质和土壤团聚体形成等途径来影响土壤有机碳的形成和稳定。动植物残体是土壤有机碳的主要初始来源之一,在土壤微生物的介导下,这些残体经过复杂的腐殖化过程转化为稳定的土壤有机碳^[49]。腐殖质作为土壤有机碳的主要组成部分,通常占土壤有机碳总量的50%—80%^[50]。腐殖质不仅是土壤有机质稳定化的重要形式,其形成过程也是土壤有机碳稳定化的重要环节^[51]。传统的腐殖化理论和有机质连续体模型表明,动植物残体进入土壤后,首先在初级分解阶段会经历物理化学作用而被破碎,随后微生物通过分泌胞外酶(如纤维素酶、木质素酶等)将破碎的有机物分解成更小的化学组分,这些化学组分主要包括腐殖酸、富里酸和胡敏酸等。这些组分是土壤有机质的重要组成部分,通常呈现出较为稳定的化学结构,并能在土壤中长期存在^[52]。其中,腐殖酸与富里酸作为腐殖质的核心组分,其复杂的分子结构赋予

了高度的稳定性,难以被微生物进一步分解。而胡敏酸则是腐殖质中最具稳定性的部分,对土壤结构的稳固与肥力的提升具有不可估量的价值。在此基础上,因研究手段的不同,学者们提出了不同的腐殖化过程模型。例如,Kelleher 等^[53]构建的分子混合模型研究揭示,传统定义的土壤腐殖质本质上是植物来源大分子聚合物、微生物代谢产物及其降解衍生物的多源复合体系,该结论基于核磁共振波谱技术的系统分析。Gerke 等^[54]也认为,来自植物和微生物残体的土壤有机碳部分被分解为较小的分子,而另一部分在微生物的作用下发生聚合、缩聚等反应,形成稳定的高分子物质腐殖质。

2.2.2 微生物在土壤有机碳稳定化过程中的作用

土壤有机碳稳定化是长期保存且难分解的过程,核心是微生物通过多种机制促进其的稳定化。微生物利用分泌物和残体分解参与有机质与土壤团聚体构建,矿物结合态有机质中约有 47.5% 的有机质,以及土壤团聚体中约 38.6% 的有机质,均可溯源至微生物残体的贡献^[55]。此外,微生物还通过影响土壤矿物质的转化与结合,促进了有机碳的化学保护。例如,微生物代谢产生的有机酸能够与土壤矿物质(如铁、铝氧化物)结合,形成稳定的有机矿物复合体^[53]。这些复合体具有高稳定性,难以被微生物分解,从而延长了有机碳在土壤中的滞留时间。微生物残体通过配位体交换、氢键和分子间作用力等作用与矿物结合,成为矿物结合态有机质的一部分^[56]。SOM 与矿物颗粒等可在植物根系和微生物的共同作用下形成团聚体,为 SOM 提供物理保护而不被微生物所分解^[57]。微生物通过形成微生物生物膜和团聚体,增强了有机碳的物理保护。微生物生物膜是由微生物细胞及其分泌的多糖、蛋白质等物质组成的结构,能够包裹有机碳,减少其被分解的可能性。而团聚体是由有机物质、矿物质及微生物协同构成的微细构造,其通过构建物理屏障来有效保护有机碳免于分解过程。微生物的代谢产物,特别是胞外多聚物,作为强有力的粘合剂,加速了团聚体的形成进程,促进了细微矿物质颗粒与有机质的紧密结合^[56]。在土壤团聚体的构建过程中,真菌发挥着尤为关键的作用,它们不仅通过菌丝的物理缠绕机制增强了对土壤颗粒的机械束缚^[57],还分泌出胶结物质,将土壤颗粒与微团聚体包裹在内,进而促进了稳定大团聚体的形成,为稳定性有机碳的储存提供了更为坚实的物理保护屏障^[58]。

在有机碳固定的过程中,土壤中的有机碳矿化作用强度低于同化作用,进而促进了有机碳的积累。此时,土壤中的微生物群体在代谢活动中扮演着双重角色:一方面,它们通过分解代谢过程将部分碳释放至大气中;另一方面,通过合成代谢作用,微生物将碳转化为特定形式并储存于土壤之中^[59]。Lynn 团队系统解析了固碳微生物的群落组成与生态功能,重点研究了编码 Rubisco 酶的功能基因 *cbbL* 在土壤中的分布特征^[60]。实验数据显示,土壤 *cbbL* 基因库由两个主导类群构成,其 T-RFs 片段分别为 60 b.p.(丰度占比 12%—35%)和 128 b.p.(丰度占比 23%—29%)。通过主成分分析发现,土壤有机碳含量和全氮水平是调控 *cbbL* 基因丰度与群落多样性的关键驱动因子,其中微生物碳同化效率与 *cbbL* 基因丰度、Rubisco 酶活性均呈现极显著正相关($P < 0.01$)^[61]。这证实了自养微生物在土壤固碳中的核心作用,且 Rubisco 活性水平与固碳潜力呈正相关关系。值得注意的是,虽然微生物光合固碳过程主要集中于表层土壤(0—20 cm),但同化产物可通过根系分泌物、有机质迁移等途径向深层土壤(>50 cm)传输,从而参与地下碳库的长期封存过程^[62]。

2.3 微生物介导的土壤有机碳分解

2.3.1 土壤有机质的分解

SOM 的分解作为土壤碳循环的核心环节,依赖于土壤微生物通过其代谢活动,将有机碳转化为 CO_2 及一系列简单的有机与无机化合物,从中获取氮、磷等营养物质,以供植物生长。此过程深刻影响着土壤有机碳的含量稳定性,同时对土壤肥力、结构以及生态功能产生深远影响。在厌氧环境中,微生物借助其独特的胞外电子传递机制,将有机物质作为电子供体,并将电子转移至如硫酸盐等电子受体,进而推动 SOM 的分解过程^[62]。在微生物的生命周期中,土壤微生物会释放出水解酶与氧化酶等关键酶类,这些酶通过共代谢途径,对 SOM 的矿化过程产生直接影响^[63]。碳酸盐矿化菌能够分泌脲酶,该酶能够分解尿素并释放铵离子与碳酸根离子。同时,细菌细胞本身亦能作为晶体的成核位点,诱导碳酸钙晶体的胶结作用,从而促进土壤颗粒的粘结,这一过程在有机质矿化中发挥重要作用^[64]。针对欧洲云杉森林生态系统的深入研究揭示,子囊菌门中的

大部分真菌能够分泌纤维素分解酶,这些酶对于有机质的分解具有重要贡献^[65]。

根际激发效应是指植物根系及其相关微生物对土壤有机质分解的促进或抑制作用,这一过程强烈影响着 SOM 的周转和全球碳循环^[66]。在全球范围内,植物与土壤之间的根际过程对陆地生态系统总 CO₂ 释放量的贡献率高达 50%^[67]。这一现象涉及植物根际区域中大量根系分泌物以及死亡的根系组织细胞作为“协同代谢物”的角色,这些物质能够激活微生物的活性并促进酶的分泌,进而加速土壤有机碳的矿化过程。此外,根系分泌的草酸具有独特的作用,它能够释放被矿物保护的有机碳,增加微生物对这些碳源的可及性,从而进一步促进土壤有机碳的损失^[68]。与此同时,微生物通过介导氧化还原电位下降和促进铁氧化物还原溶解,显著提升矿物结合态碳的生物可利用性,进而加速了有机碳的矿化过程^[69]。土壤碳激发效应的本质在于构建了微生物代谢-矿物界面互作理论框架(图 3),这一复杂过程对于理解土壤碳循环和全球气候变化具有重要意义。

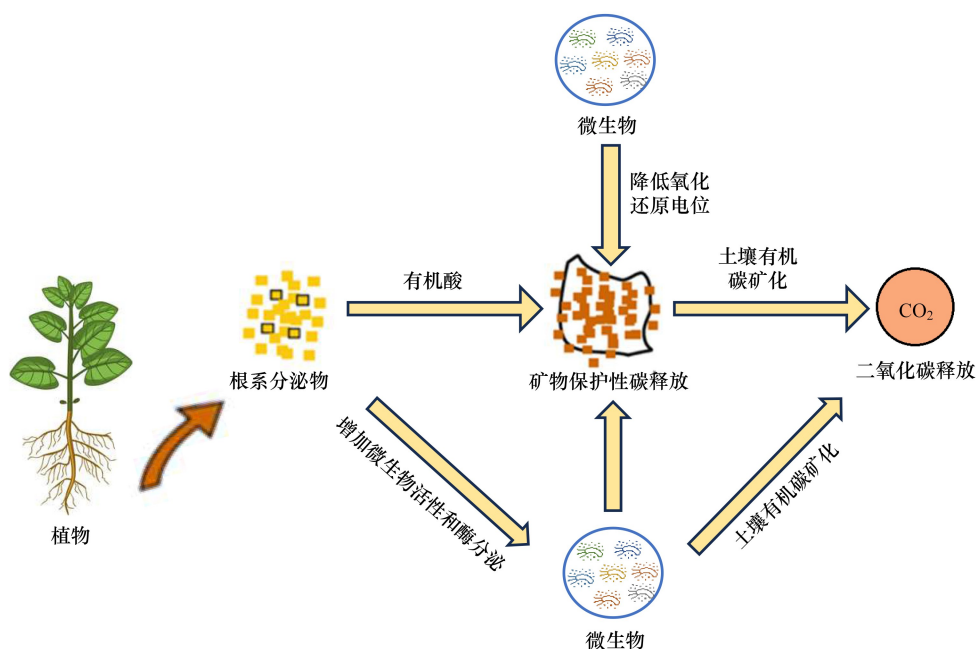


图 3 激发效应机制概念图

Fig.3 Conceptual diagram of stimulation effect mechanism

2.3.2 温室气体的产生与释放

在微生物的介导作用下, SOM 最终转化为包含 CO₂ 和 CH₄ 在内的含碳温室气体。土壤呼吸,这一过程涵盖了通过植物根系(自养呼吸)及微生物活动(异养呼吸)所释放的 CO₂,构成了土壤碳循环中至关重要的生态环节^[70]。据研究数据显示,土壤呼吸每年所释放的 CO₂ 量,大致相当于人为活动所产生排放量的五倍之多^[71]。在土壤呼吸的总量中,微生物对土 SOM 的异养呼吸过程占据了超过 50%的比例^[72]。Nissan 等的模型预测,在气候恶化最极端的情景下,到本世纪末,全球土壤微生物的异养呼吸将增加约 40%,北极地区的增幅可能更为显著,超过原有水平的两倍^[73]。这一预测的主要依据在于土壤水分的减少,而非单纯由温度上升所驱动。

土壤有机质的分解过程不仅限于 CO₂ 的生成,还伴随着其他含碳温室气体的释放,如 CH₄ 和 N₂O。CH₄ 对气候变暖的潜在影响比 CO₂ 更强,其全球变暖潜势约为 CO₂ 的 34 倍^[74]。CH₄ 的生成主要依赖于厌氧微生物在缺氧环境中的活动,这一过程被称为 CH₄ 生成作用。植物通过根系分泌物和次生代谢产物与土壤微生物建立复杂的相互作用网络,例如水稻黄酮类和异黄酮等次生代谢产物能够作为信号分子或营养物质,吸引

并促进特定微生物种群的富集^[75]。pmoA 基因编码的 CH_4 单加氧酶是 CH_4 氧化细菌的关键酶,能够调控 CH_4 的排放速率^[76]。另一方面, N_2O 的形成机制主要关联硝化与反硝化双重代谢通路。硝化过程严格受限于需氧环境,由化能自养型微生物催化完成,其通过 NH_3 的逐步氧化生成 NO_2^- 和 NO_3^- 的生化链式反应中,伴随代谢副产物的微量释放。反硝化作用则发生于缺氧微域,由异养型微生物介导的硝酸盐异化还原过程,在将 NO_3^- 逐步还原为气态终产物 N_2 的电子传递链中, N_2O 作为关键中间体呈现动态积累特征^[77]。深入理解和有效调控微生物活动,对于促进土壤健康、实现可持续发展以及应对全球气候变化具有重要意义。

3 微生物介导土壤碳循环的影响因素

3.1 气候条件

气候条件通过作用于土壤的温度、水分以及光照等多个方面,间接调控土壤微生物群落的丰度与残体碳比率,从而对 SOM 的稳定性产生深远影响。针对稻田土壤所实施的原位土柱室内培养实验明确显示,位于 15—30 cm 深度范围内的 SOM 矿化过程对温度波动展现出了更高的敏感性。此现象可归因于温度上升促进了底层土壤中寡营养型微生物相对丰度的增加,进而推动了原本难以降解的有机质的分解进程,最终导致了底层土壤碳储量的减少^[78]。然而,值得注意的是,温暖的环境条件也可能激发土壤微生物的大量繁殖,并伴随酶类物质的增多,这一过程可能加速碳元素从土壤向大气的释放,形成正反馈循环,进而加剧全球变暖的趋势^[79]。

土壤水分变化是土壤转化与有机碳分解积累过程中的核心环境因子,其变化对土壤生态系统的碳平衡具有深远影响。不同土壤类型与质地(如旱地与湿地)在淹水状态下的表现,直接决定了有机碳矿化过程中的氧供应条件^[80]。土壤湿度与盐度作为关键参数,直接关联着土壤电导率的水平^[81]。研究表明,盐度胁迫能够引发土壤微生物群落的重组及其功能特性的转变,在极端高盐浓度环境下,微生物细胞外渗透电位降低,导致微生物活性减弱甚至死亡,从而降低了有机碳的矿化效率^[82]。适度的水分条件对微生物的生长与活性具有促进作用,而过度的湿润或干燥则会抑制其活性,进而对碳循环产生不利影响。在气候条件的胁迫下,微生物更倾向于采取资源优先获取或耐受性增强的策略,而非单纯增加生物量,这可能会导致 SOM 的分解加速或碳的流失增加^[83]。光照通过作用于植物的光合作用过程,间接地调控了土壤微生物的活性及碳循环动态。光照强度的波动会深刻影响植物的生长状况及光合作用效率,进而调节土壤有机碳的输入量。深层土壤缺乏光照,部分化能自养型细菌和异养微生物也能固定一定量的 CO_2 ,但固碳能力低于有光照条件下的光合自养过程^[84]。此外,光照还通过改变土壤的温度和水分状况,对微生物的活性产生间接影响。在光照充足的条件下土壤温度上升且水分蒸发加速,这些环境因素的变化可能激发微生物的活性,促进有机物的分解过程。反之,在缺乏光照、环境阴暗潮湿的条件下,微生物的代谢活动可能受到显著抑制,导致碳素在土壤中的累积^[85]。

3.2 土壤的理化性质

土壤的理化性质会影响微生物群落结构与代谢活动,驱动微生物代谢活性调控土壤有机碳的矿化与稳定化进程,在土壤碳循环中发挥着重要作用^[86]。土壤团聚体作为土壤结构的核心组成部分,深度参与并调控着多种形式的有机碳循环机制,进而对土壤内有机碳的储存与流动起到至关重要的作用。这一过程中,土壤矿物、生物及非生物因素的协同作用,通过范德华力、静电斥力及微生物丝的交织缠绕等复杂化学与物理过程,塑造了不同尺度的土壤团聚体颗粒,构建了土壤空间结构,同时土壤有机碳的稳定性直接关联到其积累的动态平衡^[87]。土壤矿物质与微生物之间的相互作用也会影响土壤微生物的碳循环,即微生物与不同矿物颗粒的相互作用诱导群落感应形成生物膜结构,促进土壤团聚体的形成和土壤有机碳的稳定^[88]。此外,土壤类型也是影响土壤微生物固碳效率的重要因素,壤质黏土因富集黏粒组分及矿质养分,其特性为自养型碳固定微生物群落的物种多样性维持及功能活性提升提供了有利条件。如蒋婕妤等通过同位素标记培养试验证实,相较于南方红壤,有机质含量较低的黄土展现出更高的微生物固碳速率和累积量,这一现象揭示了土壤类型对

固碳效率的关键调控作用^[89]。

pH 值是土壤的一个基本属性,对几乎所有化学和生化过程都具有显著影响,这其中包括土壤系统中的微生物碳循环^[90]。土壤 pH 值能够通过调节土壤微生物群落的结构和代谢特征,来影响土壤有机碳的周转与积累过程^[91]。Patoine 等通过模型预测分析,明确指出土壤 pH 对微生物群落的影响呈现出非线性特性,具体表现为中性土壤环境更有利于微生物的丰度提升^[92]。在厌氧酸性生境中,微生物代谢模式发生显著适应性转变:由生长繁殖转变为以呼吸维持为主。这一转变导致了较低的生产或周转率,从而促进了土壤有机碳的积累^[93]。土壤微生物群落构建过程受 pH 值梯度调控呈现显著生态位分化,其中碱性生境条件通过调节胞外酶分泌格局显著促进有机碳组分的细菌矿化过程,通过优化碳底物代谢通路效率实现微生物介导的碳转化过程强化^[94]。

土壤养分也是影响土壤微生物固碳的重要因素,C/N 为 25 : 1 的 SOM 其分解速率达到峰值,随有机质 C/N 增加,土壤微生物群落转变为寡营养群落主导,氮素限制效应增强,这促进难降解有机质的分解进程^[94]。赵欣鑫等^[95]试验发现,氮添加极显著促进植物根系呼吸和土壤呼吸,使植物根系呼吸速率提升 42%,土壤呼吸强度增加 17%。这是因为氮沉降能够促进植物生长,提高植物根系生物量和活性,并显著提高植物生物量在根系的分配比例,进一步促进植物根系呼吸。氮添加还会导致土壤酸化降低微生物生物量,抑制微生物呼吸,进而促进微生物碳利用效率^[96]。土壤氮输入和随后的积累最终将抑制土壤呼吸速率,氮添加使土壤 CO₂ 排放通量减少 0.84 Mg C hm⁻² a⁻¹,相当于土壤净碳固存量的 87%^[97]。因此,建立包含氮沉降动态的碳氮耦合模型,对提升气候变化预测精度与碳中和路径规划具有关键作用。

3.3 人为活动

农业活动如耕作制度和施肥措施等都会影响土壤微生物的群落结构。化肥与有机肥的使用会重塑土壤养分结构,这种改变直接作用于微生物群体的组成特征及其生理功能^[98]。农药可能对特定微生物种群产生抑制作用,这种生物抑制效应会进一步干扰土壤碳循环。持续性施肥模式会导致土壤碳库储量及其形态在各级团聚体中的分布特征发生显著改变,并促进有机碳组分的持续积累,通常也有助于微生物残体碳的增加^[99]。施肥改变了土壤的养分状况,增加了土壤碳的输出,影响了微生物的代谢活动,进而影响了土壤碳的矿化速率和 CO₂ 的释放量。Wang^[100]的长期定位试验揭示,持续施用有机肥可有效缓解土壤有机碳在急性增温情境下的矿化流失。该机制源于温度胁迫下异养菌群(细菌及真菌)丰度下降,促使微生物互作网络呈现更强的连接性,进而强化古菌对 CO₂ 的固定效率。此外,耕作扰动亦被确认为导致土壤有机碳流失的关键因素之一,耕作增加了土壤的通气性和氧气的供应,同时促进了好氧微生物的活动,以及有机物的分解和 CO₂ 的释放。然而,这也导致了 SOM 的快速分解和碳的流失。据统计,每年因耕作而损失的土壤有机碳可达 30—100 万 t^[101]。与传统耕作方式相比,免耕有助于促进 SOM 积累以及相关微生物群落的增加^[102]。

4 总结与展望

土壤微生物广泛参与有机碳的输入、稳定、分解及矿化及等过程,是推动土壤碳循环机制及其效应的重要因素。因此,深入探究土壤微生物碳循环的运作过程、内在机制以及主要驱动因素,对于全面理解陆地碳汇的功能特性以及有效制定应对气候变化的策略具有至关重要的意义。借助基因与酶学层面的深入研究,我们得以更精准地解析微生物介导的土壤有机碳固定与分解机制,这对于增进对土壤碳源与碳汇平衡的理解具有重要意义。尽管近年来土壤微生物与碳循环领域的研究已取得一定成果,但在全球变化的大背景下,未来研究仍需应对诸多挑战,包括提升对土壤微生物预测能力的需求。因此,未来的研究建议从以下几个方面进行:

(1) 加强微生物群落结构与功能关系

土壤微生物群落在碳素生物地球化学循环中具有核心调控功能,系统解析其群落构效关系是揭示土壤生态系统功能的关键科学命题。当前研究表明,固碳功能微生物具有显著多样性,但碳固定速率的关键驱动类群及其作用机制尚未明确。亟需发展稳定性同位素标记探针与功能基因标记技术,精准识别碳固定功能菌群

并解析其分子调控网络。

(2) 深入宏基因/转录与酶学功能在微生物的应用

在土壤有机碳的固定与分解过程中,微生物的基因表达/转录活动以及酶活性的调控占据了至关重要的地位。因此,研究应集中于碳代谢途径中的关键基因,通过运用高通量测序技术和转录组学分析方法,全面解析这些基因在不同土壤条件下的表达模式及其动态变化。目前约 99% 的微生物尚未被分离和培养,许多基因的具体功能也未被揭示。因此,优先考虑分离和培养具有固碳功能的微生物仍然是重要的策略。借助选择性富集培养技术,可实现与新型碳固定代谢通路相关联的功能菌株定向分离,从而构建系统化的固碳微生物资源库。在技术融合层面,将自然碳固定途径中的关键酶元件移植至人工固碳系统,形成碳固定效率与能量利用率的双效提升机制,将成为该领域的重要突破方向。

(3) 提高对土壤碳库的预测能力

有效的土壤碳库管理是实现“碳达峰、碳中和”这一战略目标的重要基石。后续研究可依托同位素示踪技术解析微生物固碳产物在土壤中的迁移转化路径,系统阐明不同生态系统类型中有机碳/无机碳封存机制的差异特征;整合遥感监测数据与土壤理化参数,构建高精度碳储动态预测模型。在此基础上,通过多源数据同化与交叉验证机制,系统性提升碳汇计量精度,为“双碳”目标实施路径提供量化依据。

参考文献 (References):

- [1] 杨阳, 张萍萍, 吴凡, 周媛媛, 宋怡, 王云强, 安韶山. 黄土高原植被建设及其对碳中和的意义与对策. 生态学报, 2023, 43(21): 9071-9081.
- [2] Yuan H Z, Ge T D, Chen C Y, O'Donnell A G, Wu J S. Significant role for microbial autotrophy in the sequestration of soil carbon. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(7): 2328-2336.
- [3] 赵明月, 刘源鑫, 张雪艳. 农田生态系统碳汇研究进展. 生态学报, 2022, 42(23): 9405-9416.
- [4] 程积民, 程杰, 杨晓梅. 黄土高原草地植被与土壤固碳量研究. 自然资源学报, 2011, 26(3): 401-411.
- [5] 方精云, 郭兆迪, 朴世龙, 陈安平. 1981—2000 年中国陆地植被碳汇的估算. 中国科学: D 辑: 地球科学, 2007, 37(6): 804-812.
- [6] 赵建华. 浅谈微生物转化土壤有机质的过程. 现代农业, 2017(6): 21.
- [7] 陈昕, 姜成浩, 罗安程. 秸秆微生物降解机理研究. 安徽农业科学, 2013, 41(23): 9728-9731, 9740.
- [8] 梁超, 朱雪峰. 土壤微生物碳泵储碳机制概论. 中国科学: 地球科学, 2021, 51(5): 680-695.
- [9] 李强. 岩溶土壤有机碳库分配、更新及其维持的微生物机制. 微生物学报, 2022, 62(6): 2188-2197.
- [10] 卢孟雅, 丁雪丽. 稻田土壤微生物残体积累对外源秸秆输入的响应研究进展. 土壤, 2024, 56(1): 10-18.
- [11] Lal R. Digging deeper: a holistic perspective of factors affecting soil organic carbon sequestration in agroecosystems. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3285-3301.
- [12] Yuan H Z, Ge T D, Zou S Y, Wu X H, Liu S L, Zhou P, Chen X J, Brookes P, Wu J S. Effect of land use on the abundance and diversity of autotrophic bacteria as measured by ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO) large subunit gene abundance in soils. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(5): 609-616.
- [13] Ge T D, Wu X H, Chen X J, Yuan H Z, Zou Z Y, Li B Z, Zhou P, Liu S L, Tong C L, Brookes P, Wu J S. Microbial phototrophic fixation of atmospheric CO₂ in China subtropical upland and paddy soils. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2013, 113: 70-78.
- [14] Nowak M E, Beulig F, von Fischer J, Muhr J, Küsel K, Trumbore S E. Autotrophic fixation of geogenic CO₂ by microorganisms contributes to soil organic matter formation and alters isotope signatures in a wetland mofette. *Biogeosciences*, 2015, 12(23): 7169-7183.
- [15] Lynn T M, Ge T D, Yuan H Z, Wei X M, Wu X H, Xiao K Q, Kumaresan D, Yu S S, Wu J S, Whiteley A S. Soil carbon-fixation rates and associated bacterial diversity and abundance in three natural ecosystems. *Microbial Ecology*, 2017, 73(3): 645-657.
- [16] Hart K M, Kulakova A N, Allen C C R, Simpson A J, Oppenheimer S F, Masoom H, Courtier-Murias D, Soong R, Kulakov L A, Flanagan P V, Murphy B T, Kelleher B P. Tracking the fate of microbially sequestered carbon dioxide in soil organic matter. *Environmental Science & Technology*, 2013, 47(10): 5128-5137.
- [17] Liu Z, Sun Y F, Zhang Y Q, Qin S G, Sun Y Q, Mao H N, Miao L. Desert soil sequesters atmospheric CO₂ by microbial mineral formation. *Geoderma*, 2020, 361: 114104.
- [18] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.

- [19] Su R L, Wu X, Hu J L, Li H B, Xiao H B, Zhao J S, Hu R G. Warming promotes the decomposition of oligotrophic bacterial-driven organic matter in paddy soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 186: 109156.
- [20] 张洛梓, 陈清. 氮素输入对沼泽湿地碳固定和周转的影响. *环境科学与技术*, 2021, 44(4): 28-35.
- [21] 宋秋来. 松嫩平原旱作农田土壤 CO₂ 排放规律及土壤碳平衡研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- [22] 曹裕松, 李志安, 江远清, 丁思统. 陆地生态系统土壤呼吸研究进展. *江西农业大学学报*, 2004, 26(1): 138-143.
- [23] Cornelissen J H C, van Bodegom P M, Aerts R, Callaghan T V, van Logtestijn R S P, Alatalo J, Chapin F S, Gerdol R, Gudmundsson J, Gwynn-Jones D, Hartley A E, Hik D S, Hofgaard A, Jónsdóttir I S, Karlsson S, Klein J A, Laundre J, Magnusson B, Michelsen A, Molau U, Onipchenko V G, Quested H M, Sandvik S M, Schmidt I K, Shaver G R, Solheim B, Soudzilovskaia N A, Stenström A, Tolvanen A, Totland Ø, Wada N Y, Welker J M, Zhao X Q, Team M O. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, 2007, 10(7): 619-627.
- [24] Razavi B S, Liu S B, Kuzyakov Y. Hot experience for cold-adapted microorganisms: temperature sensitivity of soil enzymes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 105: 236-243.
- [25] 徐耀粘, 江明喜. 森林碳库特征及驱动因子分析研究进展. *生态学报*, 2015, 35(3): 926-933.
- [26] Berg I A. Ecological aspects of the distribution of different autotrophic CO₂ fixation pathways. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(6): 1925-1936.
- [27] Mangiapi M, Scott K. From CO₂ to cell: energetic expense of creating biomass using the Calvin-Benson-Bassham and reductive citric acid cycles based on genome data. *FEMS Microbiology Letters*, 2016, 363(7): fnw054.
- [28] Becerra A, Rivas M, García-Ferris C, Lazcano A, Peretó J. A phylogenetic approach to the early evolution of autotrophy: the case of the reverse TCA and the reductive acetyl-CoA pathways. *International Microbiology*, 2014, 17(2): 91-97.
- [29] Shih P M, Ward L M, Fischer W W. Evolution of the 3-hydroxypropionate bicycle and recent transfer of anoxygenic photosynthesis into the Chloroflexi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(40): 10749-10754.
- [30] Hu G P, Li Y, Ye C, Liu L M, Chen X L. Engineering microorganisms for enhanced CO₂ sequestration. *Trends in Biotechnology*, 2019, 37(5): 532-547.
- [31] Bassham J A, Benson A A, Kay L D, Harris A Z, Wilson A T, Calvin M. The path of carbon in photosynthesis. XXI. the cyclic regeneration of carbon dioxide Acceptor¹. *Journal of the American Chemical Society*, 1954, 76(7): 1760-1770.
- [32] 魏万玲. 紫色土自养微生物丰度及活性对环境因子的响应研究[D]. 重庆: 西南大学, 2020.
- [33] Calvin M, Benson A A. The path of carbon in photosynthesis. *Science*, 1948, 107(2784): 476-480.
- [34] Jiang P, Xiao L Q, Wan X, Yu T, Liu Y F, Liu M X. Research progress on microbial carbon sequestration in soil: a review. *Eurasian Soil Science*, 2022, 55(10): 1395-1404.
- [35] Akinyede R, Taubert M, Schrupp M, Trumbore S, Küsel K. Rates of dark CO₂ fixation are driven by microbial biomass in a temperate forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 150: 107950.
- [36] Krebs H A. Carbon dioxide assimilation in heterotrophic organisms. *Nature*, 1941, 147(3732): 560-563.
- [37] Spohn M, Müller K, Höschen C, Mueller C W, Marhan S. Dark microbial CO₂ fixation in temperate forest soils increases with CO₂ concentration. *Global Change Biology*, 2020, 26(3): 1926-1935.
- [38] Prommer J, Walker T W N, Wanek W, Braun J, Zezula D, Hu Y T, Hofhansl F, Richter A. Increased microbial growth, biomass, and turnover drive soil organic carbon accumulation at higher plant diversity. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 669-681.
- [39] 占奥丽, 黄敏, 尹龙, 廖先青, 吴佳璇, 何小龙. 土壤碳循环微生物作用研究进展. *华中农业大学学报*, 2024, 43(4): 70-81.
- [40] Smith S E, Facelli E, Pope S, Andrew Smith F. Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil*, 2010, 326(1): 3-20.
- [41] Schweigert M, Herrmann S, Miltner A, Fester T, Kästner M. Fate of ectomycorrhizal fungal biomass in a soil bioreactor system and its contribution to soil organic matter formation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 120-127.
- [42] Gavito M E, Jakobsen I, Mikkelsen T N, Mora F. Direct evidence for modulation of photosynthesis by an arbuscular mycorrhiza-induced carbon sink strength. *New Phytologist*, 2019, 223(2): 896-907.
- [43] Hawkins H J, Cargill R I M, Van Nuland M E, Hagen S C, Field K J, Sheldrake M, Soudzilovskaia N A, Kiers E T. Mycorrhizal *Mycelium* as a global carbon pool. *Current Biology*, 2023, 33(11): R560-R573.
- [44] Hedges J I, Oades J M. Comparative organic geochemistries of soils and marine sediments. *Organic Geochemistry*, 1997, 27(7/8): 319-361.
- [45] Kumar M, You S M, Beiyan J Z, Luo G, Gupta J, Kumar S, Singh L, Zhang S C, Tsang D C W. Lignin valorization by bacterial genus *Pseudomonas*: state-of-the-art review and prospects. *Bioresource Technology*, 2021, 320: 124412.
- [46] Brink D P, Ravi K, Lidén G, Gorwa-Grauslund M F. Mapping the diversity of microbial lignin catabolism: experiences from the eLignin database.

- Applied Microbiology and Biotechnology, 2019, 103(10): 3979-4002.
- [47] Janusz G, Pawlik A, Sulej J, Świdarska-Burek U, Jarosz-Wilkolazka A, Paszczyński A. Lignin degradation: microorganisms, enzymes involved, genomes analysis and evolution. FEMS Microbiology Reviews, 2017, 41(6): 941-962.
- [48] Khan M U, Ahring B K. Lignin degradation under anaerobic digestion: influence of lignin modifications-a review. Biomass and Bioenergy, 2019, 128: 105325.
- [49] Hawkins H J, Cargill R I M, Van Nuland M E, Hagen S C, Field K J, Sheldrake M, Soudzilovskaia N A, Kiers E T. Mycorrhizal *Mycelium* as a global carbon pool. Current Biology, 2023, 33(11): R560-R573.
- [50] Trevisan S, Francioso O, Quaggiotti S, Nardi S. Humic substances biological activity at the plant-soil interface. Plant Signaling & Behavior, 2010, 5(6): 635-643.
- [51] Fernandez I, Cabaneiro A, González-Prieto S J. Partitioning CO₂ effluxes from an Atlantic pine forest soil between endogenous soil organic matter and recently incorporated ¹³C-enriched plant material. Environmental Science & Technology, 2006, 40(8): 2552-2558.
- [52] Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. Nature, 2015, 528(7580): 60-68.
- [53] Kelleher B P, Simpson A J. Humic substances in soils: are they really chemically distinct Environmental Science & Technology, 2006, 40(15): 4605-4611.
- [54] Gerke J. Concepts and misconceptions of humic substances as the stable part of soil organic matter: a review. Agronomy, 2018, 8(5): 76.
- [55] Lavalley J M, Soong J L, Cotrufo M F. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. Global Change Biology, 2020, 26(1): 261-273.
- [56] Sokol N W, Slessarev E, Marschmann G L, Nicolas A, Blazewicz S J, Brodie E L, Firestone M K, Foley M M, Hestrin R, Hungate B A, Koch B J, Stone B W, Sullivan M B, Zablocki O, Pett-Ridge J. Life and death in the soil microbiome: how ecological processes influence biogeochemistry. Nature Reviews Microbiology, 2022, 20(7): 415-430.
- [57] 徐英德, 汪景宽, 王思引, 孙雪冰, 李君薇, 张明垚, 高晓丹. 玉米残体分解对不同肥力棕壤团聚体组成及有机碳分布的影响. 中国生态农业学报, 2018, 26(7): 1029-1037.
- [58] Coban O, De Deyn G B, van der Ploeg M. Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands. Science, 2022, 375(6584): abe0725.
- [59] Sokol N W, Bradford M A. Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input. Nature Geoscience, 2018, 12(1): 46-53.
- [60] Lynn T M, Ge T D, Yuan H Z, Wei X M, Wu X H, Xiao K Q, Kumaresan D, Yu S S, Wu J S, Whiteley A S. Soil carbon-fixation rates and associated bacterial diversity and abundance in three natural ecosystems. Microbial Ecology, 2017, 73(3): 645-657.
- [61] An Z S, Wu G X, Li J P, Sun Y B, Liu Y M, Zhou W J, Cai Y J, Duan A M, Li L, Mao J Y, Cheng H, Shi Z G, Tan L C, Yan H, Ao H, Chang H, Feng J. Global monsoon dynamics and climate change. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, Vol 43, 2015, 43: 29-77.
- [62] Yang Y, Dou Y X, Wang B R, Wang Y Q, Liang C, An S S, Soromotin A, Kuzyakov Y. Increasing contribution of microbial residues to soil organic carbon in grassland restoration chronosequence. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 170: 108688.
- [63] King A E, Congreves K A, Deen B, Dunfield K E, Voroney R P, Wagner-Riddle C. Quantifying the relationships between soil fraction mass, fraction carbon, and total soil carbon to assess mechanisms of physical protection. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 135: 95-107.
- [64] 胡尧, 李懿, 侯雨乐. 岷江流域不同土地利用方式对土壤有机碳组分及酶活性的影响. 生态环境学报, 2018, 27(9): 1617-1624.
- [65] Si D F, Wu S, Wu H T, Wang D J, Fu Q L, Wang Y J, Wang P, Zhao F J, Zhou D M. Activated carbon application simultaneously alleviates paddy soil arsenic mobilization and carbon emission by decreasing porewater dissolved organic matter. Environmental Science & Technology, 2024, 58(18): 7880-7890.
- [66] Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. Biology and Fertility of Soils, 2008, 45(2): 115-131.
- [67] Cui M J, Zheng J J, Zhang R J, Lai H J. Soil bio-cementation using an improved 2-step injection method. Arabian Journal of Geosciences, 2020, 13(23): 1270.
- [68] Štursová M, Žifčáková L, Leigh M B, Burgess R, Baldrian P. Cellulose utilization in forest litter and soil: identification of bacterial and fungal decomposers. FEMS Microbiology Ecology, 2012, 80(3): 735-746.
- [69] Lu J Y, Yang J F, Keitel C, Yin L M, Wang P, Cheng W X, Dijkstra F A. Rhizosphere priming effects of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* depend on phosphorus fertilization and biological nitrogen fixation. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 150: 108005.
- [70] Yin L, Zhang T, Dijkstra F A, Huo C, Wang P, Cheng W. Priming effect varies with root order: a case of *Cunninghamia lanceolata*. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 160: 108354.
- [71] Sáez-Sandino T, García-Palacios P, Maestre F T, Plaza C, Guirado E, Singh B K, Wang J T, Cano-Díaz C, Eisenhauer N, Gallardo A, Delgado-

- Baquerizo M. The soil microbiome governs the response of microbial respiration to warming across the globe. *Nature Climate Change*, 2023, 13 (12): 1382-1387.
- [72] He L Y, Xu X F. Mapping soil microbial residence time at the global scale. *Global Change Biology*, 2021, 27(24): 6484-6497.
- [73] Nissan A, Alcolombri U, Peleg N, Galili N, Jimenez-Martinez J, Molnar P, Holzner M. Global warming accelerates soil heterotrophic respiration. *Nature Communications*, 2023, 14: 3452.
- [74] Chen H Y, Xu X, Fang C M, Li B, Nie M. Differences in the temperature dependence of wetland CO₂ and CH₄ emissions vary with water table depth. *Nature Climate Change*, 2021, 11(9): 766-771.
- [75] Pang Z Q, Chen J, Wang T H, Gao C S, Li Z M, Guo L T, Xu J P, Cheng Y. Linking plant secondary metabolites and plant microbiomes: a review. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 621276.
- [76] Ding H N, Liu T Q, Hu Q Y, Liu M, Cai M L, Jiang Y, Cao C G. Effect of microbial community structures and metabolite profile on greenhouse gas emissions in rice varieties. *Environmental Pollution*, 2022, 306: 119365.
- [77] 陈赛男, 岳甫均, 侯永梅, 刘小龙, 李思亮. 乌江流域梯级水库群混合期 N₂O 的释放机理及其影响因素. *地球与环境*, 2024, 52(5): 535-544.
- [78] Rath K M, Fierer N, Murphy D V, Rousk J. Linking bacterial community composition to soil salinity along environmental gradients. *The ISME Journal*, 2019, 13(3): 836-846.
- [79] Šantrůčková H, Bird M I, Elhottová D, Novák J, Pícek T, Šimek M, Tykva R. Heterotrophic fixation of CO₂ in soil. *Microbial Ecology*, 2005, 49 (2): 218-225.
- [80] Li Y H, Shahbaz M, Zhu Z K, Deng Y W, Tong Y Y, Chen L, Wu J S, Ge T D. Oxygen availability determines key regulators in soil organic carbon mineralisation in paddy soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 153: 108106.
- [81] Mikutta R, Mikutta C, Kalbitz K, Scheel T, Kaiser K, Jahn R. Biodegradation of forest floor organic matter bound to minerals *via* different binding mechanisms. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2007, 71(10): 2569-2590.
- [82] Rath K M, Rousk J. Salt effects on the soil microbial decomposer community and their role in organic carbon cycling: a review. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 108-123.
- [83] Zhai C C, Han L L, Xiong C, Ge A H, Yue X J, Li Y, Zhou Z X, Feng J Y, Ru J Y, Song J, Jiang L, Yang Y F, Zhang L M, Wan S Q. Soil microbial diversity and network complexity drive the ecosystem multifunctionality of temperate grasslands under changing precipitation. *Science of The Total Environment*, 2024, 906: 167217.
- [84] Šantrůčková H, Kotas P, Bárta J, Urich T, Čapek P, Palmtag J, Eloy Alves R J, Biasi C, Diáková K, Gentsch N, Gittel A, Guggenberger G, Hugelius G, Lashchinsky N, Martikainen P J, Mikutta R, Schleper C, Schnecker J, Schwab C, Shibistova O, Wild B, Richter A. Significance of dark CO₂ fixation in Arctic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 119: 11-21.
- [85] Šantrůčková H, Bird M I, Elhottová D, Novák J, Pícek T, Šimek M, Tykva R. Heterotrophic fixation of CO₂ in soil. *Microbial Ecology*, 2005, 49 (2): 218-225.
- [86] He P, Zhang Y T, Shen Q R, Ling N, Nan Z B. Microbial carbon use efficiency in different ecosystems: a meta-analysis based on a biogeochemical equilibrium model. *Global Change Biology*, 2023, 29(17): 4758-4774.
- [87] Kopittke P M, Berhe A A, Carrillo Y, Cavagnaro T R, Chen D L, Chen Q L, Dobarco M R, Dijkstra F A, Field D J, Grundy M J, He J Z, Hoyle F C, Kögel-Knabner I, Lam S K, Marschner P, Martinez C, McBratney A B, McDonald-Madden E, Menzies N W, Mosley L M, Mueller C W, Murphy D V, Nielsen U N, O'Donnell A G, Pendall E, Pett-Ridge J, Rumpel C, Young I M, Minasny B. Ensuring planetary survival: the centrality of organic carbon in balancing the multifunctional nature of soils. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2022, 52 (23): 4308-4324.
- [88] Ma W T, Peng D H, Walker S L, Cao B, Gao C H, Huang Q Y, Cai P. *Bacillus subtilis* biofilm development in the presence of soil clay minerals and iron oxides. *NPJ Biofilms and Microbiomes*, 2017, 3: 4.
- [89] 蒋婕妤. 不同土壤类型自养细菌群落与微生物固碳对侵蚀-沉积响应规律研究[D]. 长沙: 湖南大学, 2019.
- [90] Malik A A, Puissant J, Buckeridge K M, Goodall T, Jehmlich N, Chowdhury S, Gweon H S, Peyton J M, Mason K E, van Agtmaal M, Blaud A, Clark I M, Whitaker J, Pywell R F, Ostle N, Gleixner G, Griffiths R I. Land use driven change in soil pH affects microbial carbon cycling processes. *Nature Communications*, 2018, 9: 3591.
- [91] Prommer J, Walker T W N, Wanek W, Braun J, Zezula D, Hu Y T, Hofhansl F, Richter A. Increased microbial growth, biomass, and turnover drive soil organic carbon accumulation at higher plant diversity. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 669-681.
- [92] Patoine G, Eisenhauer N, Cesarz S, Phillips H R P, Xu X F, Zhang L H, Guerra C A. Drivers and trends of global soil microbial carbon over two decades. *Nature Communications*, 2022, 13: 4195.
- [93] Silva-Sánchez A, Soares M, Rousk J. Testing the dependence of microbial growth and carbon use efficiency on nitrogen availability, pH, and

- organic matter quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 134: 25-35.
- [94] Su R L, Wu X, Hu J L, Li H B, Xiao H B, Zhao J S, Hu R G. Warming promotes the decomposition of oligotrophic bacterial-driven organic matter in paddy soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 186: 109156.
- [95] 赵欣鑫, 李玉霖, 李有文, 巨天珍. 氮沉降增加和人类干扰对半干旱草地土壤呼吸的影响. *农业工程学报*, 2020, 36(15): 120-127.
- [96] 孙雪琦, 戴辉, 曾泉鑫, 周嘉聪, 彭园珍, 陈文伟, 张秋芳, 陈岳民. 氮添加土壤微生物群落结构影响微生物碳利用效率. *生态学报*, 2024, 44(4): 1737-1746.
- [97] Zheng M H, Zhang T, Luo Y Q, Liu J X, Lu X K, Ye Q, Wang S H, Huang J, Mao Q G, Mo J M, Zhang W. Temporal patterns of soil carbon emission in tropical forests under long-term nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 2022, 15(12): 1002-1010.
- [98] 胡启良, 杨滨娟, 刘宁, 黄国勤. 绿肥混播下不同施氮量对水稻产量、土壤碳氮和微生物群落的影响. *华中农业大学学报*, 2022, 41(6): 16-26.
- [99] Li Z, Wei X M, Zhu Z K, Fang Y Y, Yuan H Z, Li Y H, Zhu Q H, Guo X B, Wu J S, Kuzyakov Y, Ge T D. Organic fertilizers incorporation increased microbial necromass accumulation more than mineral fertilization in paddy soil *via* altering microbial traits. *Applied Soil Ecology*, 2024, 193: 105137.
- [100] Wang E Z, Yu B, Zhang J Y, Gu S S, Yang Y F, Deng Y, Guo X, Wei B Q, Bi J J, Sun M M, Feng H Q, Song A L, Fan F L. Low carbon loss from long-term manure-applied soil during abrupt warming is realized through soil and microbiome interplay. *Environmental Science & Technology*, 2024, 58(22): 9658-9668.
- [101] Chappell A, Baldock J, Sanderman J. The global significance of omitting soil erosion from soil organic carbon cycling schemes. *Nature Climate Change*, 2015, 6(2): 187-191.
- [102] Souza R C, Cantão M E, Vasconcelos A T R, Nogueira M A, Hungria M. Soil metagenomics reveals differences under conventional and no-tillage with crop rotation or succession. *Applied Soil Ecology*, 2013, 72: 49-61.