DOI: 10.20103/j.stxb.202501100089
鞠文亮, 马登科, 刘翔.湿地土壤有机碳周转过程及稳定性研究进展.生态学报,2026,46(2):647-662.
Ju W L, Ma D K, Liu X.Research progress on the turnover process and stability of soil organic carbon in wetlands.Acta Ecologica Sinica,2026,46(2):647-662.

湿地土壤有机碳周转过程及稳定性研究进展

鞠文亮[1], 马登科[2], 刘 翔[1,*]
1 清华大学环境学院,北京 100084
2 中国科学院西北生态环境资源研究院干旱区生态安全与可持续发展全国重点实验室,兰州 730000

摘要:湿地在全球碳封存中发挥举足轻重的作用。湿地土壤有机碳库动态尤其是有机碳组分稳定性在很大程度上决定了湿地生态系统碳源或碳汇的属性,这对全球气候变化有巨大影响。厘清土壤有机碳的周转过程和稳定性对于提升湿地土壤碳封存和发挥湿地生态碳汇潜力意义重大。通过梳理国内外研究成果,从土壤有机碳来源、有机碳固存机制和有机碳组分等方面综述了湿地土壤有机碳周转过程和稳定性机制,强调了土壤有机碳组分变化对碳稳定性的贡献,并阐述了影响湿地土壤有机碳稳定性的因素。建议未来研究进一步量化不同类型湿地土壤有机碳组分的来源、周转过程及稳定性差异,以期为提升湿地系统固碳潜力和实现生态系统固碳增汇提供科学依据。

关键词:湿地生态系统;土壤有机碳;碳输入/输出;有机碳组分;稳定机制

Research progress on the turnover process and stability of soil organic carbon in wetlands

JU Wenliang[1], MA Dengke[2], LIU Xiang[1,*]
1 *School of Environment, Tsinghua University, Beijing* 100084, *China*
2 *State Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou* 730000, *China*

Abstract: Wetlands play a pivotal role in global carbon sequestration. Changes in soil organic carbon pools, especially the stability of organic carbon fractions, largely determine whether wetland ecosystems act as carbon sources or sinks, which induce significant impacts on global climate change. Understanding the turnover process and stability of soil organic carbon is crucial for enhancing soil carbon sequestration and maximizing potential of ecological carbon sink in wetlands. Here, we reviewed the turnover and stability of soil organic carbon in wetlands by summarizing research hotspots and findings from the aspects of organic carbon sources, sequestration mechanism, and fractions. We also highlighted the contribution of organic carbon fractions to soil carbon stability, and summarized the factors affecting soil organic carbon stability. Firstly, we summarized the soil carbon cycle processes driven by biogeochemistry in wetland ecosystems, including carbon input, organic carbon sequestration, and carbon output. Quantitative studies on soil carbon turnover in wetland ecosystems, particularly those involving external organic matter input, microbial autotrophic carbon fixation, and water-soluble organic carbon output, remain unclear. Secondly, we summarized the stability and turnover rates of soil organic carbon fractions in wetlands, introducing dissolved organic carbon, microbial-derived organic carbon, particulate organic carbon, mineral-associated organic carbon, and iron-bound organic carbon. Finally, we found that the stability of soil organic carbon in different types of wetlands was influenced by a combination of biotic and abiotic factors, climate change, and human

基金项目:地方专项基金(20242001312);甘肃省博士后资助项目(2024000601)
收稿日期:2025-01-10; **网络出版日期**:2025-10-15
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: x.liu@ tsinghua.edu.cn

activities. It is suggested that future research should further quantify the differences in the source, turnover, and stability of soil organic carbon fractions in different types of wetlands, in order to provide a scientific reference for improving the carbon sequestration potential of wetlands and realizing the role of terrestrial ecosystems in carbon sequestration and sink enhancement.

Key Words: wetland ecosystems; soil organic carbon; carbon input and output; organic carbon fraction; stabilization mechanisms

在“双碳”背景下,2023 年 4 月,我国发布了《生态系统碳汇能力巩固提升实施方案》,明确了我国生态系统碳汇能力巩固提升的主要目标及重点任务。湿地生态系统因其较高的初级生产力和长期淹水的环境,可以有效地在其土壤中储存大量的有机碳[1]。尽管湿地仅占陆地面积的 4%—6%,但却储存着全球近 30%的土壤有机碳(520—710 PgC),在维持全球碳平衡和缓解全球变暖方面发挥着重要的作用[2—3]。最近的研究提出“富碳湿地”(C-wetland)概念,即累积的土壤有机物中有机碳含量不低于 12%的典型湿地,而且“富碳湿地”的面积占全球湿地面积的 70%以上[4]。然而,湿地作为地球上最脆弱的生态系统之一,其碳库极易受到全球气候变化和人类活动等多种因素的影响[5—6]。温度上升、降水模式变化、排水和土地利用的改变等环境变化都会破坏湿地结构,加速有机物的分解,增加碳排放,促使湿地从长期碳汇向碳源转变,在一定程度上加剧了全球气候变暖的趋势[7—9]。

湿地土壤有机碳库微小的变化将导致大气二氧化碳(CO_2)和甲烷(CH_4)浓度产生较大的波动。湿地土壤有机碳的稳定性在很大程度上决定了碳积累速率与分解速率的平衡,进而影响湿地生态系统作为碳源或碳汇的潜力[10—11]。有机碳稳定性高时,碳不易被分解而长期保存在湿地土壤中,发挥湿地碳汇功能;相反,稳定性差的有机碳可以通过矿化成气态碳和浸出可迁移的液态碳等途径增加碳的释放和损失,此时湿地从碳汇转变为碳源[12—13]。湿地作为陆地和水域之间的过渡性地带,其独特的水环境变化对有机碳储存和稳定性产生更多的不确定性。而且,相比于森林、草地、农田等生态系统,对湿地生态系统中土壤有机碳稳定性及其影响因素的研究总结还存在不足。

因此,本文对自然湿地土壤中有机碳周转机制、碳组分的稳定性和有机碳稳定性的影响因素等进行了系统综述,总结了湿地土壤有机碳周转及稳定性的研究进展和不足,以期为湿地土壤有机碳封存和生态碳汇的未来研究工作提供参考。

1 湿地土壤有机碳周转机制

湿地生态系统中土壤碳周转是由生物地球化学作用驱动的大气-植物-土壤-微生物中碳的转化和迁移过程,主要包括碳输入、有机碳固存以及碳输出等复杂过程(图 1)。湿地土壤有机碳输入包括外源有机碳输入和生物固碳,其中外源有机碳主要来源于水体中颗粒态有机碳(POC)和溶解性有机碳(DOC)等,生物固碳主要来源于湿地植物、藻类等通过光合作用吸收固定的 CO_2 以及微生物自养固碳等[14]。湿地土壤有机碳固定过程包括外源输入碳和初级生产者形成的有机物质以植物凋落物、残体和根系分泌物等形式转移到土壤中,并在微生物、矿物吸附等作用下形成稳定的有机碳库在土壤中积累[15]。湿地土壤有机碳输出包括生物呼吸消耗有机物和有机碳矿化释放的 CO_2 和 CH_4 返回到大气中,以及未被固定的 DOC 从湿地转移到河流或海洋中[16]。

1.1 湿地土壤有机碳输入

内陆湿地土壤中陆源输入的有机碳主要是由陆地高等植物产生并由地表径流和地下水等携带的 POC 和 DOC[17—18]。除了陆源输入有机物,海洋潮汐、洋流等水文过程输入的藻类、浮游植物、细菌等有机物也为沿海湿地土壤带来了外源碳[14]。例如,高纬度的河流湿地中,陆源有机碳的输入比例可达 60%,主要以植物源有

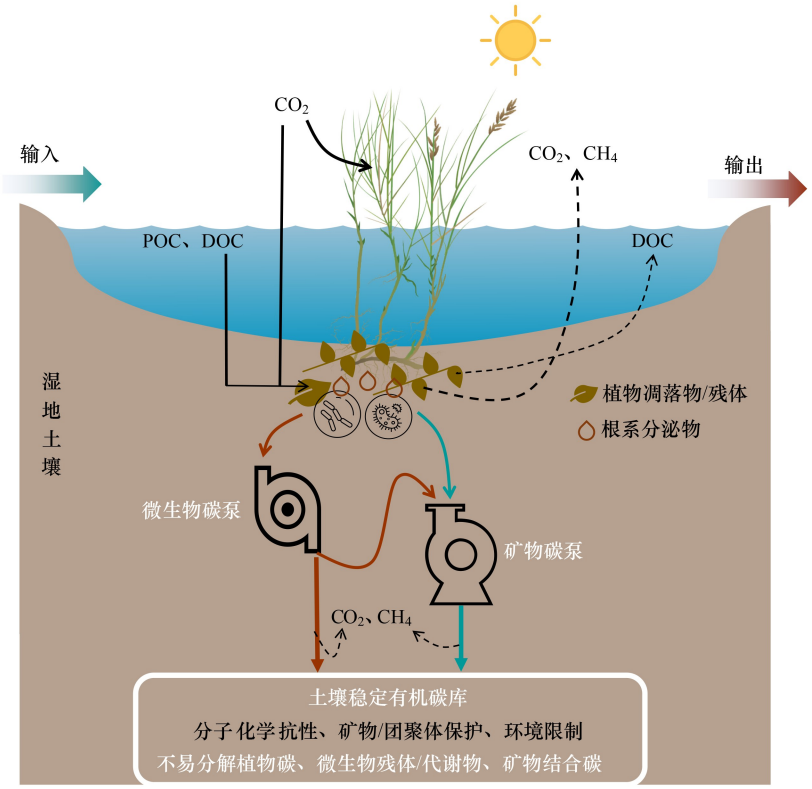

图 1　湿地生态系统中土壤碳周转

Fig.1　Soil carbon turnover in wetland ecosystems

DOC:溶解性有机碳;POC:颗粒态有机碳;CO_2:二氧化碳;CH_4:甲烷

机物和冻土融化输入的有机物等为主[19]。我国九龙江口红树林湿地土壤有机碳的外源输入主要以海水养殖产生的颗粒有机物(33%)为主,上游河流带来的 POC 和 C3 植物的贡献分别为 23%和 20%[20]。渤海西部滨海湿地土壤有机碳中陆地源 POC 的贡献较大,其次是淡水藻类和海洋浮游植物,相对贡献分别为(47±21)%、(41±18)%和(12±17)%[21]。相比于滨海湿地,关于内陆湿地土壤中陆地源 POC 和 DOC 输入率的研究却有限。

湿地中植物、动物、微生物的残体和代谢产物是湿地土壤有机碳来源的主要贡献者[22]。湿地植物作为连通大气与土壤碳循环的关键介质,大多数湿地植物将大气中 CO_2 作为其主要的碳源进行同化而转化成有机物质,而且部分湿地类型(如红树林、盐沼、芦苇沼泽)中植物的总初级生产力高于大多数陆地生态系统(如草原、温带森林)[23]。在内陆和滨海湿地生态系统中,湿地中 90%左右的净初级生产力以植物凋落物、残体和根系分泌物的形式输入到土壤中[17]。湿地生态系统中植物死亡后,部分有机物分解并沉积为土壤有机物,泥炭湿地、河流湿地、红树林和盐沼湿地中植物有机物的沉积率分别为 20%、10%、13%和 18%左右[24]。中国滨海湿地的土壤有机碳库中来源于植被的有机碳占 30%—50%左右[25]。湿地植物源有机物以凋落物或根沉积的形式从地上和地下进入土壤,且由于植物凋落物和根系自身的质量和数量存在很大差异,植物源有机物的地上和地下输入对湿地土壤有机碳的贡献有明显的不同[26]。内陆湖泊湿地洪泛区中植物凋落物对土壤有机碳的贡献在汛期时大于根系,而根系对有机碳的贡献在非汛期时大于地上凋落物[27]。事实上,关于湿地植物源碳输入土壤的途径和形式对土壤有机碳贡献的定量化研究还很匮乏,因此还需进一步探索和比较地上凋落物和地下根系对不同类型湿地土壤有机碳来源的相对贡献。

湿地中自养微生物(藻类、蓝细菌、厌氧光合细菌等)通过光合作用或化能合成作用等固定 CO_2 实现生物量的增长,微生物产生的分泌物或死亡残体最终也会成为湿地土壤有机碳的来源[28—29]。据估计,全球陆地生

态系统土壤自养微生物每年可以固定 0.5%—4.1%的 CO_2,自养微生物的年固碳量最高可达 4.9 Pg[30]。自然生态系统的土壤微生物的 CO_2 固定能力不同,我国漳州的滨海湿地土壤微生物碳同化量(40.1 mg/kg)大于鄂尔多斯的半干旱区草地土壤(15.5 mg/kg)和常德的亚热带森林土壤(10.3 mg/kg)[31]。目前已发现 6 条主要的自养微生物固碳途径包括卡尔文循环、还原性三羧酸循环、还原乙酰辅酶 A 循环、3-羟基丙酸双循环、3-羟基丙酸/4-羟基丁酸循环和二羧酸/4-羟基丁酸循环,其中还原性三羧酸循环、还原乙酰辅酶 A 循环和二羧酸/4-羟基丁酸循环属于厌氧微生物固碳途径[32—33]。我国广西会仙岩溶湿地土壤微生物主要通过还原性三羧酸循环进行固碳,主要参与细菌包括假单胞菌、放线菌等[34]。滨海湿地土壤微生物固碳基因主要以参与卡尔文循环(*cbbL* 和 *cbbM*)、还原性三羧酸循环(*AclB*)和 3-羟基丙酸/4-羟基丁酸循环(*hbd* 和 *accA*)的基因为主[35]。湿地土壤微生物固碳机制的研究已取得一定的进展,但不同类型湿地中土壤微生物固碳率存在差异,而且微生物固碳对湿地土壤有机碳的定量化贡献还不清楚。

另外,不同来源的有机碳组分及其稳定性存在差异,输入到湿地土壤中后,将发生不同程度的分解和沉积过程[36]。了解有机碳的来源可以评估湿地土壤有机碳的分解程度和稳定性,且判断湿地土壤有机碳来源的主要指标有稳定碳同位素、碳氮比、生物标记物、放射性碳同位素、光谱指数等[37—38]。然而,目前关于湿地土壤有机碳溯源的研究依然存在不足。

1.2 湿地土壤有机碳固存

目前,对于土壤有机碳固存机制,学界逐渐从早期“腐殖质”形成理论转为“微生物碳泵”和“矿物碳泵”理论的新共识,即强调微生物转化和矿物、团聚体保护等物理化学机制调控有机碳形成和稳定[28,39—40]。微生物通过“体外修饰”和“体内周转”途径将植物凋落物与根际沉淀物等化合物分解和转化为土壤中植物源有机碳和微生物源有机碳,这部分有机碳通过“续埋效应”和土壤矿物、团聚体、环境限制等物理化学保护作用在土壤中趋于稳定化[41—43]。土壤中“微生物碳泵”和“矿物碳泵”决定了有机碳的形成和稳定性,对于湿地土壤有机碳固存也至关重要[44—45]。

湿地土壤有机碳稳定性维持机制包括分子化学结构保护、矿物和团聚体的物理化学保护以及环境限制保护等[15,22,46]。土壤有机碳分子化学结构与有机碳稳定性密切相关,富含烷基碳和芳香碳化合物的有机碳表现出相对更高的稳定性[47]。湿地土壤中输入的植物残体和微生物代谢产物中含有更多的难分解化合物,使得湿地土壤有机碳中烷基碳和芳香碳比例较高,有机碳结构稳定性较高[48]。湿地土壤中富含烷基碳和芳香碳的“老碳”(由植物残体经过数百万年形成)会促进矿物铁氧化物与有机碳的结合,进一步提高了有机碳的持久性[49]。河口湿地土壤有机碳中以难分解的烷基碳和芳香碳为主(39.7%—85.9%),而且滩涂湿地土壤有机碳中烷基碳和芳香碳比例高于红树林湿地和互花米草湿地[36]。湿地特殊的水环境造就了其土壤中拥有较高含量的粘土矿物和铁铝氧化物,而且粘土矿物和金属氧化物可通过吸附、共沉淀、团聚等方式和有机碳进行结合,形成有机无机复合体,降低有机碳的生物可及性和降解速率,从而在湿地土壤有机碳的长期封存中发挥作用[45, 50—51]。越来越多的研究证明,活性矿物对湿地土壤有机碳的稳定保存发挥着重要作用,矿物结合有机碳对湿地土壤有机碳的贡献高达 50%以上,金属氧化物而非粘土矿物主导了矿物对湿地土壤有机碳的保护作用[52—54]。湿地土壤中氧气限制可以降低微生物和胞外酶的活性,而促进有机碳的保存和积累,从而造就了陆地生态系统中有机碳密度最高的湿地和泥炭地[15]。湿地土壤中更频繁的氧化还原环境会改变铁氧化物的形态和反应强度而影响铁结合态有机碳的形成和损失,对土壤有机碳封存和分解产生双重影响[55—56]。氧化还原环境变化会同时影响湿地土壤水解酶活性、矿物结合和团聚体形成等过程,而目前的研究仍缺乏这些影响对湿地土壤有机碳稳定性的积极或负面作用的认识。

1.3 湿地土壤有机碳输出

湿地土壤中根系和微生物呼吸排放的 CO_2 和 CH_4是湿地土壤有机碳损失的主要途径。湿地土壤中大部分 CH_4排放量和 70%以上的 CO_2 排放量来自微生物对有机碳的分解,其中厌氧产甲烷菌的微生物 CH_4生成是湿地土壤中 CH_4的最大生物来源[57—58]。湿地土壤排放 CH_4是产甲烷菌和甲烷氧化菌参与的甲烷产生、氧化

和传输过程的最终结果,由氢营养型产甲烷、乙酸发酵型产甲烷、甲基营养型产甲烷、好氧甲烷氧化和厌氧甲烷氧化等途径决定[59—60]。湿地土壤 CH_4 生成是严格的厌氧过程,包括有机物经过水解作用转变成脂肪酸、CO_2 和 H_2,脂肪酸在产氢产乙酸菌作用下氧化生成乙酸、CO_2 和 H_2,以及乙酸、CO_2 和 H_2 最后被产甲烷古菌利用产生 CH_4[59]。全球湿地土壤 CO_2 和 CH_4 排放量的平均值分别为 2.26 Mg C hm^{-2} a^{-1} 和 0.48 Mg C hm^{-2} a^{-1},我国湿地土壤 CO_2 和 CH_4 排放量的平均值分别为 3.38 Mg C hm^{-2} a^{-1} 和 0.29 Mg C hm^{-2} a^{-1}[61]。而且,土壤 CO_2 和 CH_4 排放与湿地类型及空间有关,我国滨海湿地土壤中 CO_2 和 CH_4 排放量最高,分别为 5.98 Mg C hm^{-2} a^{-1} 和 0.60 Mg C hm^{-2} a^{-1},其次是内陆沼泽湿地、河流湿地和湖泊湿地[61]。沿海红树林湿地和盐沼湿地土壤呼吸作用分别释放 10.0 Mg C hm^{-2} a^{-1} 和 5.64 Mg C hm^{-2} a^{-1}[62]。基于 1993 年至 2020 年的年度土壤呼吸数据集,我国陆地生态系统年土壤呼吸为 0.78 kg C m^{-2} a^{-1},湿地土壤呼吸(1.18 kg C m^{-2} a^{-1})显著高于森林、草原、灌木丛、农田和沙漠等生态系统[63]。人为干扰或气候变化下湿地生态系统可能会成为碳排放的热点区域,而目前研究仍缺乏对湿地土壤碳排放的产生机制、空间分异规律和调控因素的认识。

另外,湿地是向河流、湖泊和海洋等邻近水域提供 DOC 的热点区域,湿地输出 DOC 造成的土壤有机碳的损失也不容忽视。从湿地输出的超过 60%的非气态碳是以 DOC 的形式长距离运输到下游的河流、湖泊或海洋中,或被矿化为 CO_2 或 CH_4 释放到大气中[14,64]。据估计,全球从河流输送到海洋的 DOC 量约为 300 Tg/a,其中很大一部分来自内陆湿地输出的 DOC[65]。沿海红树林和盐沼湿地每年向邻近潮汐水域输出 DOC 造成的碳损失分别为 5.90 Mg C hm^{-2} a^{-1} 和 2.55 Mg C hm^{-2} a^{-1},贡献了全球湿地和河口 CO_2 交换量的 72%[62]。亚热带湿地土壤 DOC 浓度在夏季汛期和高地下水位的条件下增加,湿地连通的河流和湖泊的 DOC 浓度也同步增加,而且湿地 CH_4 排放量随着 DOC 浓度的增加而增加[66]。湿地土壤输出的 DOC 不仅会降低湿地生态系统的碳储量,也会影响邻近水域的水质和碳排放潜力,因此未来研究需要评估湿地土壤输出 DOC 的环境影响。

2　湿地土壤有机碳组分代表的碳稳定性

土壤有机碳稳定性是指土壤中有机碳抵抗矿化分解或避免损失的能力,强调其组分和含量在较长时间内保持不变的能力[12, 67]。土壤有机碳是由许多化学和物理上不同的有机碳化合物组成,这些化合物来自于植物、动物和微生物残体的逐步分解[33]。根据湿地土壤中有机碳组分的稳定性和周转速率的快慢,湿地土壤有机碳组分可以分为活性有机碳、慢性有机碳和惰性有机碳(图 2)[68—70]。其中,惰性有机碳的周转时间普遍在百年以上,远高于活性和慢性有机碳,是衡量土壤有机碳库响应长期环境变化的重要指标[71—72]。

湿地土壤活性/慢性有机碳组分主要有溶解性有机碳、颗粒态有机碳和微生物生物量碳;惰性有机碳组分主要有矿物结合态有机碳、铁结合态有机碳和微生物残体碳等。目前,国内外关于土壤有机碳组分的分类方法普遍归纳为化学分组法、物理分组法和生物分组法这三类[73—74]。土壤有机碳的化学分组法主要是基于有机碳组分在各种提取剂中的溶解性、氧化性和化学反应性进行的分类,其中水溶液提取的溶解性有机碳是高活性的有机碳组分,化学溶剂还原提取的铁结合态有机碳是惰性有机碳。基于密度和粒径大小的物理分组法对土壤有机碳的破坏程度最低,可以较好的反映有机碳的动态变化、结构和功能特征,其中颗粒态有机碳和矿物结合态有机碳这两种有机碳组分具有非常不同的形成方式和周转时间,被广泛作为在全球气候变化背景下理解和预测湿地生态系统中土壤有机碳动态的最佳指标[70, 75]。微生物源碳中微生物生物量碳是短期内可以被微生物分解利用的活性有机碳,而生物标志物氨基糖作为微生物残体碳的代表成分可以在土壤中持久保存[15, 44]。

2.1　湿地土壤溶解性有机碳

土壤溶解性有机碳(DOC)作为活性有机碳库的指标,周转时间短(几小时到几天),极易被微生物利用,对气候和人类活动敏感。土壤 DOC 来源于植物地上和地下部残体分解、根系分泌物和微生物过程副产物,对于湿地生态系统的生物地球化学循环和水质改善有显著影响[64,70, 76]。土壤 DOC 占土壤总有机碳的比例较低,一般不超过 3%,且 DOC 在总有机碳中的比例越高表明土壤有机碳稳定性越低[70]。我国 11 个滨海湿地

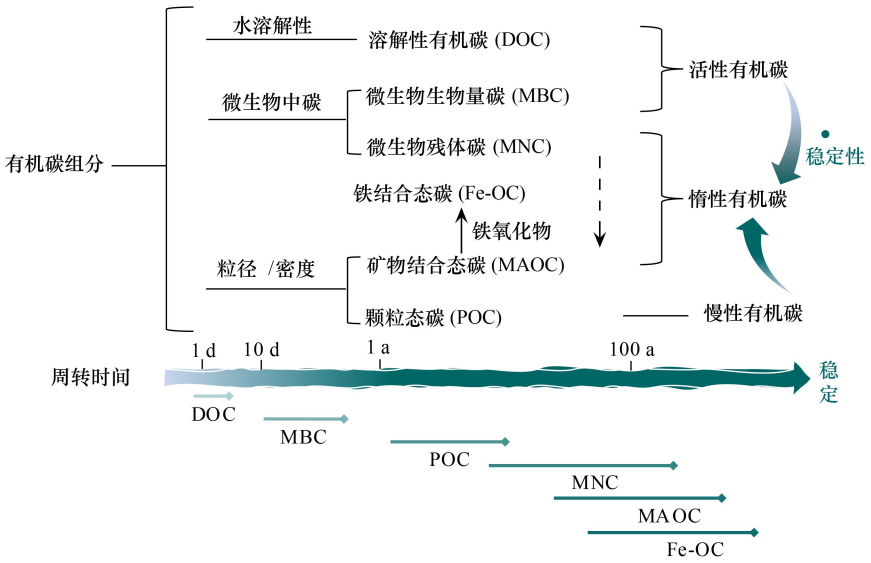

图 2 湿地土壤有机碳组分[68—70]

Fig.2 Soil organic carbon fractions in wetlands

MBC:微生物生物量碳;MNC:微生物残体碳;MAOC:矿物结合态有机碳;Fe-OC:铁结合态有机碳

土壤 DOC 含量在 20—100 mg/kg,约占土壤总有机碳的 0.4%[77]。黄河口盐沼湿地中互花米草区、斑块区、裸滩和交错区土壤 DOC 含量在 0—100 cm 土壤剖面深度内的变化范围分别为 21.3—112.2、10.0—68.5、6.97—21.0、4.27—17.4 mg/kg,植被的存在(植物入侵)会增加湿地土壤 DOC 含量[78]。美国东部德尔马瓦半岛的 4 个湿地土壤 DOC 含量在 20 mg/kg 左右,且在秋季和冬季之间的变化差异不显著[79]。湿地土壤 DOC 可通过河流系统横向转移到水生生态系统中,并作为异养呼吸的共同基质被矿化为 CO_2 和 CH_4 返回到大气中,或根据其内在化学性质和环境限制在湿地系统中长期存在[80—81]。最近的研究发现,湿地 CH_4 与 CO_2 排放比值和土壤有机碳中 DOC 的比例呈显著正相关,较高的 DOC 比例有利于甲烷生成菌的生长,从而增加 CH_4 的排放[57,66]。DOC 的分子化学多样性在决定湿地土壤 DOC 的浓度和转化潜力以及微生物群落组成和功能方面发挥了重要的作用[38, 82]。湿地土壤 DOC 成分中可被生物降解的 DOC(BDOC)是湿地碳排放的主要来源,而腐殖化程度和分子量较高的难降解 DOC 成分不易被生物降解或同化[80, 82]。然而,关于湿地土壤 DOC 的分子组成的来源、DOC 的分子多样性的驱动机制、难降解 DOC 组分的形成机制及其长期稳定性等科学问题依然亟待解决。

2.2 湿地土壤微生物源有机碳

土壤微生物生物量碳(MBC)是土壤中体积在 5—10 μm^3 的活的微生物体内包含的有机碳,占微生物源有机碳的 2%。土壤 MBC 作为有机碳库中活性碳的一部分,被用来评价土壤有机碳库周转速率和有机碳稳定性[68,83]。研究发现湿地土壤 MBC 在 10℃环境下的停留时间为 40—70 d,在 30℃环境下的停留时间为 10—20 d,而且湿地土壤 MBC 的周转时间要高于草地和林地[84]。全球湿地表层土壤 MBC 含量在 115—9000 mg/kg,而且湿地土壤 MBC 平均含量高于农田、草地和林地[85]。我国三江源高寒湿地表层土壤 MBC 含量在 81.3—133 mg/kg[86],鄱阳湖湿地表层土壤 MBC 含量在 70—160 mg/kg[87],沿海湿地表层土壤 MBC 含量在 100—400 mg/kg[77],而且湿地表层土壤 MBC 含量普遍高于底层土壤。全球 0—30 cm 土层的土壤 MBC 在 1988 年至 2019 年间以每年 0.033 Mg C hm^{-2} 的速度显著下降,这一趋势主要归因于全球气候变暖、降水量增加、土地利用类型改变以及土壤有机碳储量减少等[83,88]。土壤中有机物尤其是高质量有机物中的碳纳入到微生物生物量中,会促进微生物生长而产生更高的微生物碳利用效率(CUE),这对于土壤有机碳储存至关重

要[84,89]。在温度升高的背景下,亚热带泥炭地土壤中更高的微生物 CUE 导致了土壤 MBC 和 C 损失的增加,表明土壤 MBC 可以反映湿地土壤微生物生长和微生物矿化作用[90]。湿地土壤 MBC 可以通过微生物同化作用和矿物结合作用形成稳定的有机碳而贡献湿地长期碳汇,也可以促进微生物呼吸和有机碳矿化而增加湿地碳释放的风险[91—92]。因此,未来需要权衡土壤 MBC 作为活性碳库对于湿地碳汇功能的积极和负面影响,建立土壤 MBC 活性与温室气体排放的关联,基于土壤 MBC 调控机制增强湿地碳汇功能。

"微生物碳泵"和"矿物碳泵"理论表明,土壤微生物经过生长代谢等迭代过程形成的大量微生物残体碳(MNC),包括细菌残体碳(BNC)和真菌残体碳(FNC),可以通过与矿物结合而形成稳定的矿物结合态有机碳(MAOC),对土壤有机碳库的长期储存和稳定具有重要的作用[41—42,93—94]。相比于土壤 MBC 周转更快、含量较低,MNC 在土壤中周转时间更长,可达几十甚至上百年[69,95—96]。土壤中 MNC 含量是 MBC 含量的 40 倍,而且 MNC 对土壤有机碳积累的直接贡献可超过 50%[97]。最新的研究估计全球土壤 MNC 总储量约为 758 PgC,占全球土壤有机碳库的 40%左右,其中 311 PgC 储存在上层土壤中(BNC 有 67 PgC,FNC 有 244 PgC),447 PgC 储存在下层土壤中(BNC 有 130 PgC,FNC 有 317 PgC)[98]。全球湿地土壤 MNC 平均含量估计在 22 g/kg,高于北方林地、草地、农田和沙漠土壤,但湿地土壤 MNC 对有机碳的贡献(30%)却低于林地、草地和农田[99]。湿地中厌氧环境降低 MNC 对有机碳的贡献,可能是由于厌氧环境会降低 MNC 的产生(微生物生长代谢限制),影响 MNC 的稳定性(铁氧化还原诱导的物理保护下降),增加 MNC 的损失(水文迁移过程的损失和矿化损失)[100]。与旱地土壤相比,湿地土壤则更多地由植物而非微生物产生的碳来补充,湿地微生物源碳对有机碳贡献(28%—36%)要低于植物源碳贡献(33%—57%)[101]。农田转变为湿地的过程降低了土壤 MNC 含量,即使在转变后期(15 年)仍然不利于土壤 MNC 的积累,其含量仅占土壤有机碳的 6.0%—13%[102]。我国滨海湿地土壤 MNC 对有机碳的贡献在 13.4%—61.2%,而且 MNC 对有机碳的贡献随着气候梯度而降低,红树林湿地土壤 MNC 对有机碳的贡献是盐沼湿地的 1.3—5.0 倍[103]。内陆高寒湿地土壤 MNC 对有机碳的贡献在 10%—25%,且普遍低于高寒草甸和湿草甸土壤 MNC 对有机碳的贡献[104]。煤矿沉陷 2 年、5 年和 16 年后新形成的内陆湿地中土壤 MNC 对有机碳的贡献分别在 49%—54%、32%—38%和 49%—54%[44]。另外,包括湿地在内的生态系统中土壤 FNC 对有机碳的贡献要大于 BNC,而且土壤 FNC/BNC 值普遍大于 1,FNC/MNC 值大于 BNC/MNC 值[99]。洞庭湖湿地土壤 MNC 含量占土壤有机碳的 23%—32%,其中 FNC 的贡献(占 MNC 的 70%以上)远大于 BNC[100]。在对照和氮磷添加的条件下,黄河三角洲滨海湿地土壤 FNC 含量都比 BNC 含量高 5 倍以上[105]。然而,也有研究发现红树林湿地中土壤 FNC 对有机碳的贡献低于盐沼和光滩湿地,而土壤 BNC 对有机碳的贡献则与之相反[106]。湿地土壤 MNC 的形成和累积是湿地土壤有机碳稳定性和储量变化的主要贡献途径,但 MNC 对湿地土壤有机碳的真实贡献率的定量化还存在争议,亟需标准化评估体系。另外,土壤 MNC 的稳定性更多依赖与矿物结合,而湿地水文扰动、氧化还原、植物类型等环境条件如何改变 MNC 与矿物结合的保护作用?因此,需要结合宏基因组学、代谢组学和同位素标记等技术解析湿地土壤 MNC 形成和转化机制,量化湿地土壤 MNC 库对环境变化的响应阈值。

2.3　湿地土壤颗粒和矿物结合态有机碳

基于土壤有机碳组分在形成、持久性和功能方面的本质区别,土壤有机碳组分被分离为颗粒态有机碳(POC)和矿物结合态有机碳(MAOC)逐渐成为学术界共识[69,71]。土壤 POC 和 MAOC 具有截然不同的物理化学性质和周转时间,对气候变化和人类活动干扰的响应显著不同,可以作为在全球变化下理解和预测土壤有机碳动态的最佳指标[107—109]。土壤 POC 通过固有的生物化学惰性、团聚体的物理保护和/或微生物抑制作用在土壤中持续存在,平均滞留时间在几年到几十年[69]。相比之下,土壤 MAOC 通过与矿物表面的结合来保护有机碳不易被分解,平均停留时间为几十年到几百年[109]。最近的研究报道,全球 0—100 cm 土层中的土壤 MAOC 和 POC 储量的平均值分别为 975 PgC 和 330 PgC,而且 MAOC 和 POC 周转时间的平均值分别为 129 年和 23 年[72]。

湿地土壤 POC 主要源于植物的结构性高分子化合物,其主要成分包括纤维素、半纤维素和植物来源的酚

类物质,以及土壤真菌来源的几丁质和木聚糖酶等;MAOC 主要来源于植物浸出物或微生物加工转化产物(微生物多糖、氨基糖、胞壁酸)形成的低分子量的化合物,其主要成分包括碳水化合物、蛋白质、脂类物质等[46,110]。土壤 POC 主要通过植物残体的破碎过程进入矿质土壤,通常只经过生物的部分加工和分解,易被微生物直接利用[69,111]。土壤 MAOC 可通过"体外修饰"或"体内微生物周转"等多种途径形成,但主要途径与低分子量化合物的矿物吸附或团聚体闭蓄有关,形成稳定的碳组分[39,41,110]。基于 3418 个土壤中 POC 含量的全球数据集,自然湿地、泥炭地和稻田中土壤 POC 含量的平均值分别为 4.18 g/kg,2.43 g/kg 和 2.29 g/kg,而且通过机器学习预测全球尺度下自然湿地土壤 POC 含量的平均值为 4.41 g/kg[112]。土壤中 MAOC 占有机碳的比例(f_{MAOC})可以表示有机碳惰性组分在土壤有机碳中的占比,其值越大说明土壤碳库越稳定。陆地生态系统中土壤 f_{MAOC} 在 20%—90%,湿地土壤 f_{MAOC} 平均值显著低于农田和草地[113—114]。滨海湿地土壤中,MAOC 是土壤有机碳库的主要存在形式,贡献了 75%的有机碳,其中 72%的 MNC 以 MAOC 的形式存在于土壤中[106]。另外,土壤 MAOC 与 POC 的比值(MAOC/POC)可以也被用来表征土壤有机碳的稳定性,其值越大说明土壤有机碳稳定性越高,这一关系在多数湿地类型(河流湿地、滨海湿地等)中具有普适性[75,107]。但是,MAOC 的形成高度依赖于土壤矿物(如黏土、铁铝氧化物)的含量和类型,如高有机质含量的泥炭地中 MAOC 占比极低,导致 MAOC/POC 比值无法直接反映有机碳稳定性[51]。而且,不同湿地类型的水文条件和植被类型差异显著,可能限制了 MAOC/POC 比值在不同类型湿地类型之间的可比性[52]。目前,关于湿地土壤 POC 和 MAOC 含量及其对有机碳贡献的研究较多,但湿地土壤 POC 和 MAOC 的分子化学结构如何控制 POC 和 MAOC 的周转机制尚不清楚。同样地,需要模拟湿地水文-氧化还原-温度等多因子交互作用,量化湿地环境变化下土壤 POC 与 MAOC 的动态阈值。

2.4 湿地土壤铁结合态有机碳

铁氧化物是成土过程中的重要产物,也是土壤中广泛存在、具有较高活性的矿物类型之一。铁氧化物被称为有效的"锈汇(rusty sink)",能与有机碳形成铁氧化物-有机碳复合体即铁结合态有机碳(Fe-OC),而且全球陆地和海洋沉积环境中高达 80%的有机碳与铁氧化物结合而得以长期保存[55, 115]。铁氧化物的含量比粘土矿物含量低一个数量级,但由于其具有较大的比表面积和极高的反应性表面特征,因而能更有效地保护有机碳。铁氧化物主要通过促进土壤团聚体的形成、与溶解有机碳的吸附和共沉淀以及改变微生物活动来增强有机碳的稳定性,促进有机碳的长期积累[116—117]。最新的研究发现全球表层土壤 Fe-OC 储量为 233 PgC,占总有机碳储量的 34%和 MAOC 储量的 52%,且表现出明显的纬度分布模式[54]。湿地土壤存在的大量铁氧化物矿物可以与有机碳进行强烈的物理和化学结合,形成可持续存在几十年甚至上千年的稳定性 Fe-OC 复合物[56,115],全球湿地土壤 Fe-OC 含量((23.9±27.9) g/kg)要高于森林((5.8±9.4) g/kg)、草地((4.1±5.0) g/kg)和农田((3.5±3.5) g/kg)[54]。在已报道的陆地生态系统 351 组土壤 f_{Fe-OC}(Fe-OC 占总有机碳的比例)数据中,不同生态系统中土壤 f_{Fe-OC} 平均值表现为:湿地(24.5%)>草地(16.2%)>森林(14.9%)>农田(14.8%),贫氧生态系统显著高于有氧生态系统[118]。鄱阳湖湿地土壤铁氧化物和有机碳的结合方式以吸附为主,且土壤 Fe-OC 含量平均值为 0.9 g/kg,对总有机碳含量的贡献率为 11.6%[119]。长江-淮河流域湿地中表层土壤 Fe-OC 含量在 2.1—31.2 g/kg,底层土壤 Fe-OC 含量在 2.0—15.8 g/kg,而且 Fe-OC 含量对表层和底层土壤总有机碳的贡献率分别为 8.3%和 41.9%[120]。湿地土壤中 Fe-OC 动态与碳排放密切相关,Fe(II)氧化通过促进 Fe(III)氧化物与有机碳结合、降低苯酚氧化活性,减少了湿地土壤 CO_2 排放[121]。湿地水文条件饱和而非淹没条件下,土壤 Fe-OC 的共沉淀抑制了 DOC 的矿化,减少了厌氧呼吸产生的 CO_2 与 CH_4 排放,促进了有机碳的固存[122]。湿地的长期厌氧环境下铁还原微生物介导的铁异化还原过程可能会导致铁矿物溶解和有机碳释放,微生物呼吸将有机碳代谢为 CO_2 和 H_2O,但铁异化还原过程通常可以抑制产 CH_4 过程[123—124]。湿地环境从厌氧向有氧转变时,Fe(II)能够催化过氧化氢发生芬顿反应,生成的氧化能力极强的羟基自由基会增加有机碳的矿化[125]。目前对于湿地氧化还原环境驱动的土壤 Fe-OC 稳定性和解耦的内在机制研究还不够深入,依然需要采用更加先进的手段深入解析湿地氧化还原过程驱动的土壤铁-碳关系变化的关键机制。

3　影响湿地土壤有机碳稳定性的因素

除了土壤有机碳组分和分子结构本身的稳定性,不同类型湿地土壤有机碳稳定性受生物和非生物因素、气候变化以及人类活动等因素的综合影响(图 3)[126—127]。这些因素通过改变湿地土壤中植物源碳和微生物源碳的输入和转化,影响土壤有机碳组分和微生物可及性,最终成为湿地土壤有机碳稳定性的主要影响因素[22,46, 104]。

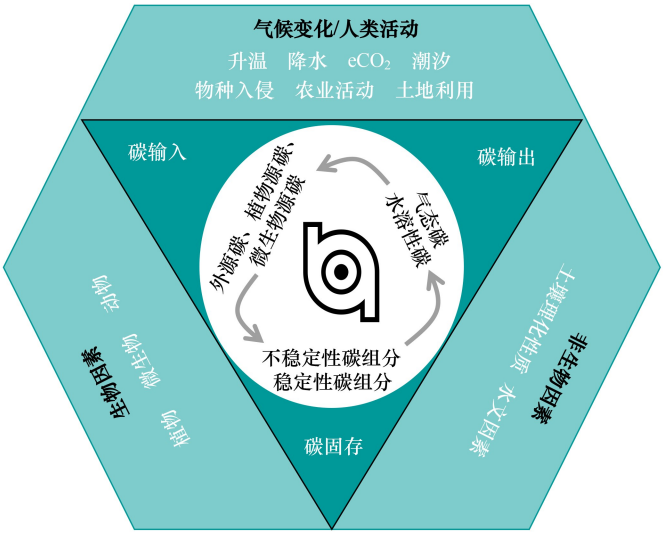

图 3　湿地土壤有机碳稳定性的影响因素[126—127]

Fig.3　Factors affecting soil organic carbon stability in wetlands

生物因素中植物、动物和微生物会直接影响土壤有机碳组分及其稳定性变化。植物惰性碳和微生物残体碳的贡献均会直接影响湿地土壤有机碳自身结构抗性,对湿地土壤团聚体和 MAOC 中稳定性有机碳的贡献较大[26,44,46]。泥炭湿地中泥炭藓中酚类和酸性代谢产物通过激活湿地土壤中的铁和铝(氢)氧化物,促进了与金属矿物结合的有机碳的显著积累,且导致金属矿物结合型有机碳在湿地土壤 MAOC 中占据主导地位[51]。湿地中植物根系分泌物可以通过吸附/共沉淀最终稳定形成土壤 MAOC,或被微生物转化成微生物残体而不断贡献稳定性有机碳积累[70,128]。另外,湿地中植物根系分泌物也可以通过刺激微生物产生激发效应来加速有机碳的分解,或将有机化合物从与矿物质的保护性结合中释放出来,促进了碳的流失[129—130]。湿地中动物的觅食、挖洞筑穴等生物扰动行为通过改变有机质的数量和质量、微生物生物量和群落组成以及土壤矿物等影响土壤有机碳的组分和稳定性[131]。

湿地土壤有机碳稳定性受土壤理化性质和水文因素的调控,土壤 pH、含水率、质地组成、氧化还原电位、养分、矿物组成、地下水位等非生物因素与土壤有机碳组分和周转密切相关[70,103,106]。湿地土壤中适宜的 pH 值有助于提高养分有效性,促进湿地植物和微生物生长,增加植物和微生物残体碳的输入,促进土壤有机碳的积累[100]。辽河口湿地土壤中有机碳组分的稳定性与土壤 pH 呈显著正相关,土壤 pH 通过影响植物根际作用及微生物活性来改变稳定性碳组分的积累和损失[132]。经历氧化还原环境变化的湿地土壤中铁氧化物的增加会促进 Fe-OC 的积累,减少 CO_2 排放,尤其是在 pH 较高的非泥炭藓主导的淡水湿地中[121]。在湿地生态系统中,“酶闩”和“铁门”是解释有机碳循环过程的重要生态机制。“酶闩”是指湿地中微生物分解有机物的过程受到酶活性的限制,而“铁门”是指湿地中铁元素的氧化还原作用控制有机物的分解[133]。湿地地下水位的下降会通过提高水解酶活性来加速有机碳的分解,而铁氧化物的增加也会通过降低酚氧化酶活性和增加铁结合有机碳来促进有机碳的积累[64,134]。长江-淮河流域不同类型湿地土壤中有氧条件对 Fe-OC 的形成有促进

作用,而且 Fe-OC 含量与土壤 pH、总氮和铁氧化物含量密切相关[120]。红树林和盐沼湿地土壤碳氮比和质地组成对有机碳中微生物残体有显著的负面影响,表明土壤养分和物理保护是调节沿海湿地微生物残体积累的重要非生物控制因素[103]。

气候变化和人类活动会影响湿地中植被的生长、土壤微生物活性以及湿地水文过程等,从而通过影响有机碳输入和转化等过程改变湿地土壤有机碳稳定性[8, 22, 57]。气候变化导致的湿地生态系统中温度和水分等环境变化都会显著改变土壤有机碳的稳定性,这与气候变化的强度和湿地类型等有关。温度是影响土壤有机碳分解的关键环境因素,温度升高主要通过影响底物可利用性和微生物活性改变土壤有机碳矿化速率,土壤呼吸加速增加了有机碳的分解[69]。随着全球气候变暖,湿地植物生长和凋落物输入的加快有利于土壤中植物源和微生物源碳的输入和积累,同时土壤中水解酶活性和微生物活性的升高会增加底物可利用性与可及性而加速有机碳的分解[135]。气候变暖和 CO_2 浓度升高(eCO_2)会改变泥炭地土壤中植物源和微生物源碳的输入以及有机碳的形成和稳定性,变暖和 eCO_2 下土壤有机碳库周转加快,可能破坏泥炭地土壤有机碳储存的稳定性[136]。一项在黄河三角洲开展的为期 8 年的湿地生态系统增温实验的结果表明,增温显著改变了优势植物物种的生物量,减少了植物源碳输入,同时增加了微生物对碳的分解,导致土壤微生物残体碳的损失和有机碳储量的下降[13]。降雨事件导致湿地地下水位升高,厌氧环境和淋溶作用会促进湿地土壤活性碳的释放,然而降雨事件也可以限制滨海湿地土壤根系和微生物的氧利用度和生物活性,抑制土壤有机碳分解[137]。在干旱季,降雨频率减少显著降低了黄河三角洲湿地土壤 CO_2 和 CH_4通量,而在湿润季,降雨频率并没有对湿地土壤碳矿化产生显著的影响,这意味着河口盐沼湿地土壤碳矿化损失对降雨频率变化的响应具有季节依赖性[138]。潮汐淹水塑造了滨海湿地中土壤有机碳储量和碳组分变化格局,随着淹水强度的增强,湿地土壤植物残体和微生物残体的减少导致了有机碳含量的下降[91]。另外,人类活动中引进外来物种、土地利用模式改变、农业开垦/灌溉/施肥等行为都可以对湿地土壤有机碳周转和稳定性造成影响[14, 45,139]。外来植物入侵极大地改变了湿地土壤碳转化,互花米草的入侵可以显著增加沼泽湿地中土壤微生物残体碳的积累,而大多数红树林湿地中土壤微生物残体碳的积累下降[140]。一项对比中国滨海热带到温带地区的 11 个不同的自然湿地和邻近围垦养殖塘的土壤有机碳储量和碳组分的研究发现,从自然湿地向养殖塘的转变使得土壤有机碳不稳定,并通过减少有机质输入,显著降低了土壤有机碳储量[77]。中国东北自然湿地被开垦为稻田后,无论是泥炭湿地还是非泥炭湿地,土壤有机碳含量均损失,且土壤有机碳的分子多样性以及有机碳中脂肪族和烷基化合物相对比例下降[141]。高原山地稻田恢复为沼泽湿地的过程增加了土壤有机碳储量和稳定性碳组分 MAOC 和 Fe-OC 的含量,但也增加了不稳定性碳占有机碳的比例[142]。

4 研究展望

湿地土壤有机碳的形成和周转机制决定了湿地碳库对全球碳平衡的贡献,为提升湿地生态系统碳汇功能和制定碳管理政策提供科学依据。外源有机碳输入和生物固碳是湿地土壤有机碳的直接来源,“微生物碳泵”和“矿物碳泵”等机制调控湿地土壤有机碳组分的形成和稳定,而且湿地土壤有机碳稳定性受到生物因素、非生物因素、气候变化、人类活动和湿地类型等多因素的共同影响。然而,不同类型湿地土壤有机碳周转的调控机制及其对气候变化等因素的响应还存在不确定性,关于不同类型湿地土壤有机碳组分的形成和稳定性及其调控措施等方面的研究仍存在不足。未来应加强以下几方面的研究:

(1) 湿地土壤有机碳的输入和输出形式及其对湿地土壤碳库的贡献还需进一步明确。外源有机质和微生物自养固碳也是湿地土壤有机碳输入的重要形式,但外源有机质和微生物自养固碳在湿地土壤有机碳形成中的贡献的研究明显不足。同时,关于湿地土壤碳输出的研究往往忽略水溶性有机碳的输出贡献。未来应关注陆源和水文输入有机物对湿地土壤有机碳来源的贡献,加强微生物自养固碳和水溶性有机碳输出的研究。

(2) 加强植物源和微生物源残体碳对湿地土壤有机碳形成和稳定性的量化分析。土壤“微生物碳泵”和“矿物碳泵”理论下,植物源和微生物源残体碳对湿地土壤有机碳固存的贡献越来越重要。未来应利用分子

生物学、稳定同位素示踪、纳米二次离子质谱、核磁共振波谱、扫描透射电子显微镜、微流控土壤芯片等先进的检测方法和技术在微观尺度上原位解析湿地土壤有机碳组分中植物源和微生物源碳的分布特征及其稳定机制。

(3) 深入解析不同类型湿地土壤有机碳组分的稳定性机制及其关键影响因素。土壤有机碳组分是指示湿地土壤有机碳库稳定性及其响应环境变化的重要指标,但是土壤有机碳组分的周转机制及其驱动因素在不同类型湿地之间存在明显差异。而且,关于内陆湿地土壤有机碳组分和稳定性的研究存在明显不足。另外,湿地生态系统中"酶闩"和"铁门"机制对于土壤有机碳组分稳定性的调控还存在争议。未来研究应进一步明确不同类型湿地生态系统(尤其是内陆湿地)中"酶闩"和"铁门"等机制对土壤中有机碳组分周转和稳定性的相对贡献,评估不同类型湿地淹水环境、水位变动、植物入侵等因素对土壤有机碳组分和稳定性机制的影响。

(4) 提升湿地生态系统中土壤有机碳稳定性潜力,优化湿地土壤碳封存途径。在全面解析湿地土壤有机碳稳定性机制的基础上,通过增加外源碳和生物固碳、增强矿物保护、提高微生物转化效率、进行湿地生态水文与水资源管理和避免人类活动的过度干扰等途径提升湿地土壤有机碳的稳定性和储存量。

参考文献(References):

[1] 李金帅, 郝天象, 杨萌, 于贵瑞. 中国自然湿地生态系统碳循环关键过程及增汇途径. 中国科学:地球科学, 2024, 54(8): 2478-2495.

[2] Poulter B, Fluet-Chouinard E, Hugelius G, Koven C, Fatoyinbo L, Page S E, Rosentreter J A, Smart L S, Taillie P J, Thomas N, Zhang Z, Wijedasa L S. A Review of Global Wetland Carbon Stocks and Management Challenges. Wetland Carbon and Environmental Management. 2021: 1-20.

[3] Zou J Y, Ziegler A D, Chen D L, McNicol G, Ciais P, Jiang X, Zheng C M, Wu J, Wu J, Lin Z Y, He X Y, Brown L E, Holden J, Zhang Z T, Ramchunder S J, Chen A P, Zeng Z Z. Rewetting global wetlands effectively reduces major greenhouse gas emissions. Nature Geoscience, 2022, 15(8): 627-632.

[4] 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. Innovation, 2023, 4(2): 100403.

[5] 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.

[6] Fluet-Chouinard E, Stocker B D, Zhang Z, Malhotra A, Melton J R, Poulter B, Kaplan J O, Goldewijk K K, Siebert S, Minayeva T, Hugelius G, Joosten H, Barthelmes A, Prigent C, Aires F, Hoyt A M, Davidson N, Finlayson C M, Lehner B, Jackson R B, McIntyre P B. Extensive global wetland loss over the past three centuries. Nature, 2023, 614(7947): 281-286.

[7] Temmink R J M, Lamers L P M, Angelini C, Bouma T J, Fritz C, van de Koppel J, Lexmond R, Rietkerk M, Silliman B R, Joosten H, van der Heide T. Recovering wetland biogeomorphic feedbacks to restore the world's biotic carbon hotspots. Science, 2022, 376(6593): eabn1479.

[8] Bao T, Jia G S, Xu X Y. Weakening greenhouse gas sink of pristine wetlands under warming. Nature Climate Change, 2023, 13(5): 462-469.

[9] 彭书时, 席毅. 湿地面积时空变化特征及其生态效应. 中国科学基金, 2022, 36(3): 383-390.

[10] Huang H, Calabrese S, Rodriguez-Iturbe I. Variability of ecosystem carbon source from microbial respiration is controlled by rainfall dynamics. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(52): e2115283118.

[11] Patzner M S, Mueller C W, Malusova M, Baur M, Nikeleit V, Scholten T, Hoeschen C, Byrne J M, Borch T, Kappler A, Bryce C. Iron mineral dissolution releases iron and associated organic carbon during permafrost thaw. Nature Communications, 2020, 11: 6329.

[12] Sollins P, Homann P, Caldwell B A. Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. Geoderma, 1996, 74(1/2): 65-105.

[13] Sun B Y, Sun R F, Xu J J, Gao W J, Chu X J, Yuan H L, Wan F X, Yan L M, Han G X, Xia J Y, Nie M. Warming-induced plant species shifts lead to substantial losses of wetland soil carbon. Ecology Letters, 2025, 28(5): e70129.

[14] Hao Q, Song Z L, Zhang X D, He D, Guo L D, van Zwieten L, Yu C X, Wang Y D, Wang W Q, Fang Y Y, Fang Y, Liu C Q, Wang H L. Organic blue carbon sequestration in vegetated coastal wetlands: Processes and influencing factors. Earth-Science Reviews, 2024, 255: 104853.

[15] 冯晓娟, 戴国华, 刘婷, 贾娟, 朱二雄, 刘程竹, 赵云鹏, 王亚, 康恩泽, 肖军, 李薇. 从生物地球化学视角理解土壤碳封存的机制和潜在途径. 中国科学: 地球科学, 2024, 54(11): 3421-3432.

[16] 王法明, 唐剑武, 叶思源, 刘纪化. 中国滨海湿地的蓝色碳汇功能及碳中和对策. 中国科学院院刊, 2021, 36(3): 241-251.

[17] 杨中元, 娄厦, 陈仕哲, Irina Fedorova Viktorovna, Dorzhievna Radnaeva Larisa, Elena Nikitina. 长江口滨海湿地有机碳循环过程及影响因素研究进展. 同济大学学报: 自然科学版, 2024, 52(2): 303-312.

[18] Hemingway J D, Schefuß E, Spencer R G M, Dinga B J, Eglinton T I, McIntyre C, Galy V V. Hydrologic controls on seasonal and inter-annual variability of Congo River particulate organic matter source and reservoir age. Chemical Geology, 2017, 466: 454-465.

[19] Vonk J E, Tank S E, Bowden W B, Laurion I, Vincent W F, Alekseychik P, Amyot M, Billet M F, Canário J, Cory R M, Deshpande B N, Helbig M, Jammet M, Karlsson J, Larouche J, MacMillan G, Rautio M, Walter Anthony K M, Wickland K P. Reviews and syntheses: Effects of permafrost thaw on Arctic aquatic ecosystems. Biogeosciences, 2015, 12(23): 7129-7167.

[20] 王飞飞, 吴高杰, 杨盛昌, 曹文志. 河口型红树林湿地土壤有机碳储量与来源特征. 湿地科学, 2024, 22(5): 664-673.

[21] Zhang J Q, Hao Q, Li Q, Zhao X W, Fu X L, Wang W Q, He D, Li Y, Zhang Z Q, Zhang X D, Song Z L. Source identification of sedimentary organic carbon in coastal wetlands of the western Bohai Sea. Science of The Total Environment, 2024, 913: 169282.

[22] 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.

[23] Were D, Kansiime F, Fetahi T, Cooper A, Jjuuko C. Carbon sequestration by wetlands: a critical review of enhancement measures for climate change mitigation. Earth Systems and Environment, 2019, 3(2): 327-340.

[24] Gao G, Beardall J, Jin P, Gao L, Xie S Y, Gao K S. A review of existing and potential blue carbon contributions to climate change mitigation in the Anthropocene. Journal of Applied Ecology, 2022, 59(7): 1686-1699.

[25] Fu C C, Li Y, Zeng L, Zhang H B, Tu C, Zhou Q, Xiong K X, Wu J P, Duarte C M, Christie P, Luo Y M. Stocks and losses of soil organic carbon from Chinese vegetated coastal habitats. Global Change Biology, 2021, 27(1): 202-214.

[26] Feng X. Plant influences on soil organic carbon dynamics. Cambridge: Burleigh Dodds Science Publishing, 2022: 1-9.

[27] 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.

[28] 朱雪峰, 孔维栋, 黄懿梅, 肖可青, 罗煜, 安韶山, 梁超. 土壤微生物碳泵概念体系 2.0. 应用生态学报, 2024, 35(1): 102-110.

[29] Nowak M E, Beulig F, von Fischer J, Muhr J, Küsel K, Trumbore S E. Autotrophic fixation of geogenic CO_2 by microorganisms contributes to soil organic matter formation and alters isotope signatures in a wetland mofette. Biogeosciences, 2015, 12(23): 7169-7183.

[30] 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.

[31] 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.

[32] 郭强, 韩子琛, 夏允, 杨柳明, 范跃新, 杨玉盛. 土壤微生物固碳机理及其影响因素研究进展. 植物生态学报, 2024, 48(11): 1406-1421.

[33] 刘洋荧, 王尚, 厉舒祯, 邓晔. 基于功能基因的微生物碳循环分子生态学研究进展. 微生物学通报, 2017, 44(7): 1676-1689.

[34] 康卫华. 会仙岩溶湿地土壤固碳微生物菌群及固碳能力研究[D]. 武汉: 华中科技大学, 2023.

[35] Liu B L, Qi L, Zheng Y L, Zhang C, Zhou J, An Z R, Wang B, Lin Z K, Yao C, Wang Y X, Yin G Y, Dong H P, Li X F, Liang X, Han P, Liu M, Zhang G S, Cui Y, Hou L J. Four years of climate warming reduced dark carbon fixation in coastal wetlands. The ISME Journal, 2024, 18(1): wrae138.

[36] Wang F F, Zhang N, Yang S C, Li Y S, Yang L, Cao W Z. Source and stability of soil organic carbon jointly regulate soil carbon pool, but source alteration is more effective in mangrove ecosystem following *Spartina* alterniflora invasion. Catena, 2024, 235: 107681.

[37] 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^{13}C-δ^{15}N, and lignin biomarker. Global Change Biology, 2021, 27(2): 417-434.

[38] Ju W L, Ma D K, Chen M L, Sardans J, Zhu B, Liu J, Chen J, Peñuelas J, Liu X. Soil-derived dissolved organic matter in inland wetlands along a temperate river: Insights from spectroscopic characteristics coupled with machine learning methods. Water Research X, 2025, 29: 100339.

[39] Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. Nature, 2015, 528(7580): 60-68.

[40] Cotrufo M F, Wallenstein M D, Boot C M, Denef K, Paul E. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter. Global Change Biology, 2013, 19(4): 988-995.

[41] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. Nature Microbiology, 2017, 2: 17105.

[42] 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(3): 135-136.

[43] 肖可青, 李心男, 邢稳, 冯孟熙, 张铭, 赵瑶, 朱永官. 土壤"矿物碳泵(MnCP)"介导有机碳的固存与稳定机制. 土壤学报, 2024, 62

(3): 1-18.

[44] Liu X K, Wang Y J, Zhao Y K, Zhang X, Wang Y, Cao Q Q, Liu J. Microbial necromass carbon contributed to soil organic carbon accumulation and stabilization in the newly formed inland wetlands. Environmental Research, 2025, 264: 120397.

[45] Anthony T L, Silver W L. Mineralogical associations with soil carbon in managed wetland soils. Global Change Biology, 2020, 26(11): 6555-6567.

[46] 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.

[47] Kögel-Knabner I. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(2): 139-162.

[48] 杨英. 不同土地类型的土壤有机碳结构特征及酶活性[D]. 北京: 北京林业大学, 2017.

[49] Ni B B, Yu X F, Duan X, Zou Y C. Wetland soil organic carbon balance is reversed by old carbon and iron oxide additions. Frontiers in Microbiology, 2024, 14: 1327265.

[50] 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.

[51] Zhao Y P, Liu C Z, Li X Q, Ma L X, Zhai G Q, Feng X J. *Sphagnum* increases soil's sequestration capacity of mineral-associated organic carbon *via* activating metal oxides. Nature Communications, 2023, 14: 5052.

[52] Liu C Z, Wang S M, Zhao Y P, Wang Y, Wang Y Y, Zhu E X, Jia J, Liu Z G, He J S, Feng X J. Enhanced microbial contribution to mineral-associated organic carbon accrual in drained wetlands: Beyond direct lignin-iron interactions. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 185: 109152.

[53] Zhu E X, Liu Z G, Wang S M, Wang Y Y, Liu T, Feng X J. Organic carbon and lignin protection by metal oxides versus silicate clay: comparative study based on wetland and upland soils. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2023, 128(7): e2023JG007474.

[54] Jia N, Li L, Guo H, Xie M Y. Important role of Fe oxides in global soil carbon stabilization and stocks. Nature Communications, 2024, 15: 10318.

[55] Chen C M, Hall S J, Coward E, Thompson A. Iron-mediated organic matter decomposition in humid soils can counteract protection. Nature Communications, 2020, 11: 2255.

[56] Ruiz F, Bernardino A F, Queiroz H M, Otero X L, Rumpel C, Ferreira T O. Iron's role in soil organic carbon (de)stabilization in mangroves under land use change. Nature Communications, 2024, 15(1): 10433.

[57] Hu H, Chen J, Zhou F, Nie M, Hou D Y, Liu H, Delgado-Baquerizo M, Ni H W, Huang W G, Zhou J Z, Song X W, Cao X F, Sun B, Zhang J B, Crowther T W, Liang Y T. Relative increases in CH_4 and CO_2 emissions from wetlands under global warming dependent on soil carbon substrates. Nature Geoscience, 2024, 17(1): 26-31.

[58] Chen H Y, Xu X, Fang C M, Li B, Nie M. Differences in the temperature dependence of wetland CO_2 and CH_4 emissions vary with water table depth. Nature Climate Change, 2021, 11(9): 766-771.

[59] 顾航, 肖凡书, 贺志理, 颜庆云. 湿地微生物介导的甲烷排放机制. 微生物学报, 2018, 58(4): 618-632.

[60] 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.

[61] Xiao D R, Deng L, Kim D G, Huang C B, Tian K. Carbon budgets of wetland ecosystems in China. Global Change Biology, 2019, 25(6): 2061-2076.

[62] Alongi D M. Carbon balance in salt marsh and mangrove ecosystems: a global synthesis. Journal of Marine Science and Engineering, 2020, 8(10): 767.

[63] Zhao W, Yang M, Yu G R, Chen Z, Wang Q F. The temporal response of soil respiration to environment differed from that on spatial scale. Agricultural and Forest Meteorology, 2023, 342: 109752.

[64] Wang S M, Liu T, Zhu E X, He C, Shi Q, Feng X J. Potential retention of dissolved organic matter by soil minerals during wetland water-table fluctuations. Water Research, 2024, 254: 121412.

[65] Bauer J E, Cai W J, Raymond P A, Bianchi T S, Hopkinson C S, Regnier P A G. The changing carbon cycle of the coastal ocean. Nature, 2013, 504(7478): 61-70.

[66] Zhang Y M, Huang X Y, Zhang Z Q, Blewett J, Naafs B D A. Spatiotemporal dynamics of dissolved organic carbon in a subtropical wetland and their implications for methane emissions. Geoderma, 2022, 419: 115876.

[67] 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.

[68] 余健, 房莉, 卞正富, 汪青, 俞元春. 土壤碳库构成研究进展. 生态学报, 2014, 34(17): 4829-4838.

[69] Lavallee 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.

[70] Iroshaka Gregory Marcelus Cooray P L, Chalmers G, Chittleborough D. A review of properties of organic matter fractions in soils of mangrove wetlands: Implications for carbon storage. Soil Biology and Biochemistry, 2025, 201: 109660.

[71] Cotrufo M F, Ranalli M G, Haddix M L, Six J, Lugato E. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. Nature Geoscience, 2019, 12(12): 989-994.

[72] Zhou Z H, Ren C J, Wang C K, Delgado-Baquerizo M, Luo Y Q, Luo Z K, Du Z G, Zhu B, Yang Y H, Jiao S, Zhao F Z, Cai A D, Yang G H, Wei G H. Global turnover of soil mineral-associated and particulate organic carbon. Nature Communications, 2024, 15: 5329.

[73] von Lützow M, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, Flessa H, Guggenberger G, Matzner E, Marschner B. SOM fractionation methods: Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(9): 2183-2207.

[74] 张丽敏, 徐明岗, 娄翼来, 王小利, 李忠芳. 土壤有机碳分组方法概述. 中国土壤与肥料, 2014(4): 1-6.

[75] Sun R F, Sun B Y, Li X G, Wei S Y, Zhao M L, Chu X J, Song W M, Yuan J J, Han G X. Seven-year experimental warming decreases labile but not recalcitrant soil organic carbon fractions in a coastal wetland. Journal of Soils and Sediments, 2023, 23(8): 3071-3081.

[76] Chen M L, Maie N, Parish K, Jaffé R. Spatial and temporal variability of dissolved organic matter quantity and composition in an oligotrophic subtropical coastal wetland. Biogeochemistry, 2013, 115(1): 167-183.

[77] Lin S Y, Zhou Y X, Wang W Q, Sardans J, Li Y, Fu C C, Zeng F J, Song Z L, Tariq A, Peñuelas J. Losses and destabilization of soil organic carbon stocks in coastal wetlands converted into aquaculture ponds. Global Change Biology, 2024, 30(9): e17480.

[78] 张光亮, 白军红, 贾佳, 庄涛, 王昕, 王伟, 赵庆庆, 盖凌云. 互花米草入侵对黄河口盐沼湿地土壤溶解性有机碳空间分布的影响. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2018, 54(1): 90-97.

[79] Wardinski K M, Hotchkiss E R, Jones C N, McLaughlin D L, Strahm B D, Scott D T. Water-soluble organic matter from soils at the terrestrial-aquatic interface in wetland-dominated landscapes. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2022, 127(9): e2022JG006994.

[80] Begum M S, Park J H, Yang L Y, Shin K H, Hur J. Optical and molecular indices of dissolved organic matter for estimating biodegradability and resulting carbon dioxide production in inland waters: a review. Water Research, 2023, 228: 119362.

[81] Kellerman A M, Kothawala D N, Dittmar T, Tranvik L J. Persistence of dissolved organic matter in lakes related to its molecular characteristics. Nature Geoscience, 2015, 8(6): 454-457.

[82] Ma K, Li Y Y, Song W, Zhou J Y, Liu X, Wang M Q, Gong X F, Wang L L, Tu Q C. Disentangling drivers of mudflat intertidal DOM chemodiversity using ecological models. Nature Communications, 2024, 15: 6620.

[83] Shi W J, Gao D C, Zhang Z, Ding J Z, Zhao C H, Wang H M, Hagedorn F. Exploring global data sets to detect changes in soil microbial carbon and nitrogen over three decades. Earth's Future, 2024, 12(10): e2024EF004733.

[84] Li J Q, Pei J M, Dijkstra F A, Nie M, Pendall E. Microbial carbon use efficiency, biomass residence time and temperature sensitivity across ecosystems and soil depths. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 154: 108117.

[85] Wang Z Q, Zhao M Y, Yan Z B, Yang Y H, Niklas K J, Huang H, Donko Mipam T, He X J, Hu H F, Joseph Wright S. Global patterns and predictors of soil microbial biomass carbon, nitrogen, and phosphorus in terrestrial ecosystems. Catena, 2022, 211: 106037.

[86] 聂秀青, 王冬, 周国英, 熊丰, 杜岩功. 三江源地区高寒湿地土壤微生物生物量碳氮磷及其化学计量特征. 植物生态学报, 2021, 45(9): 996-1005.

[87] 于昊天, 黄时豪, 刘亚军, 寇文伯, 刘以珍, 吴兰. 鄱阳湖湿地土壤酶及微生物生物量的剖面分布特征. 环境科学研究, 2017, 30(11): 1715-1722.

[88] 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.

[89] 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(7967): 981-985.

[90] Sihi D, Inglett P W, Gerber S, Inglett K S. Rate of warming affects temperature sensitivity of anaerobic peat decomposition and greenhouse gas production. Global Change Biology, 2018, 24(1): e259-e274.

[91] Tan J, Huang J F, Quan W H, Su L F, Liu Y, Cai Y B, Li S H, Guo P P, Luo M. Divergence of microbial carbon use efficiency and soil organic carbon along a tidal flooding gradient in a subtropical coastal wetland. Water Research, 2025, 280: 123527.

[92] Qu W D, Xie B H, Hua H, Bohrer G, Penuelas J, Wu C Y, Han G X. Long-term nitrogen enrichment accelerates soil respiration by boosting microbial biomass in coastal wetlands. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 175: 108864.

[93] Liang C. Microbial necromass on the rise: the growing focus on its role in soil organic matter development. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 150: 108000.

[94] Kallenbach C M, Frey S D, Grandy A S. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. Nature Communications, 2016, 7: 13630.

[95] Gunina A, Dippold M, Glaser B, Kuzyakov Y. Turnover of microbial groups and cell components in soil: ^{13}C analysis of cellular biomarkers. Biogeosciences, 2017, 14(2): 271-283.

[96] 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.

[97] 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.

[98] Hu H, Qian C, Xue K, Jörgensen R G, Keiluweit M, Liang C, Zhu X F, Chen J, Sun Y S, Ni H W, Ding J X, Huang W G, Mao J D, Tan R X, Zhou J Z, Crowther T W, Zhou Z H, Zhang J B, Liang Y T. Reducing the uncertainty in estimating soil microbial-derived carbon storage. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2024, 121(35): e2401916121.

[99] 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.

[100] Liao S S, Nie X D, Liao W F, Liu Y, Zeng A Q, Li Z W. Contribution and control of microbial necromass carbon in wetland soils. Aquatic Sciences, 2024, 86(3): 81.

[101] 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.

[102] Zhao Y K, Zheng G D, Dong J Y, Wang Z L, Xu H P, Li C C, Wang Y J, Wang Y, Liu X K, Bo H Z, Liu J. Effects of the conversion of croplands to wetlands on the components and sources of soil organic carbon. Catena, 2024, 247: 108565.

[103] Zhang G L, Bai J H, Wang W, Jia J, Huang L B, Kong F L, Xi M. Plant invasion reshapes the latitudinal pattern of soil microbial necromass and its contribution to soil organic carbon in coastal wetlands. Catena, 2023, 222: 106859.

[104] 赵博. 高寒湿地生物地貌演替对植物和微生物残体碳积累的影响[D]. 兰州:兰州大学, 2023.

[105] 杨丽娟, 孙凯, 程蕊, 杨小立, 王大郅, 李红丽, 王光美. 长期氮磷添加对滨海湿地土壤微生物残体碳和酶活性的影响. 生态与农村环境学报, 2024, 40(12): 1624-1633.

[106] 魏金娥. 滨海湿地微生物残体碳及其对气候变暖的响应研究[D]. 上海:华东师范大学, 2024.

[107] 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(5): 295-300.

[108] García-Palacios P, Bradford M A, Benavente-Ferraces I, de Celis M, Delgado-Baquerizo M, García-Gil J C, Gaitán J J, Goñi-Urtiaga A, Mueller C W, Panettieri M, Rey A, Sáez-Sandino T, Schuur E A G, Sokol N W, Tedersoo L, Plaza C. Dominance of particulate organic carbon in top mineral soils in cold regions. Nature Geoscience, 2024, 17(2): 145-150.

[109] 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(6): 402-421.

[110] Sokol N W, Sanderman J, Bradford M A. Pathways of mineral-associated soil organic matter formation: Integrating the role of plant carbon source, chemistry, and point of entry. Global Change Biology, 2019, 25(1): 12-24.

[111] 张睿博, 汪金松, 王全成, 胡健, 吴菲, 刘宁, 高章伟, 时蓉喜, 刘梦洁, 周青平, 牛书丽. 土壤颗粒态有机碳与矿物结合态有机碳对气候变暖响应的研究进展. 地理科学进展, 2023, 42(12): 2471-2484.

[112] Guo Z Y, Liu J Z, He L Y, Rodrigues J L M, Chen N, Zuo Y J, Wang N N, Zhu X H, Sun Y, Zhang L H, Song Y Y, Zhang D J, Yuan F H, Song C C, Xu X F. Dominant edaphic controls on particulate organic carbon in global soils. Global Change Biology, 2024, 30(12): e17619.

[113] Hansen P M, Even R, King A E, Lavallee J, Schipanski M, Cotrufo M F. Distinct, direct and climate-mediated environmental controls on global particulate and mineral-associated organic carbon storage. Global Change Biology, 2024, 30(1): e17080.

[114] 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.

[115] Lalonde K, Mucci A, Ouellet A, Gélinas Y. Preservation of organic matter in sediments promoted by iron. Nature, 2012, 483(7388): 198-200.

[116] Liu L H, Zheng N G, Yu Y X, Zheng Z Z, Yao H Y. Soil carbon and nitrogen cycles driven by iron redox: a review. Science of The Total Environment, 2024, 918: 170660.

[117] Huang X Y, Liu X W, Chen L S, Wang Y F, Chen H. Iron-bound organic carbon dynamics in peatland profiles: The preservation equivalence of deep and surface soil. Fundamental Research, 2023, 3(6): 852-860.

[118] 杨颖, 吴福忠, 吴秋霞, 朱晶晶, 倪祥银. 陆地生态系统土壤铁结合态有机碳:含量、分布与调控. 科学通报, 2023, 68(6): 695-704.

[119] 徐晨瀛, 胡启武, 张桂华, 梁金凤, 薛文婧, 叶雨欣, 陈珂, 吴菡, 尧波. 鄱阳湖湿地剖面土壤铁结合态有机碳沿高程的分布特征. 应用

生态学报, 2024, 35(12): 3488-3496.

[120] Chen W, Chen W X, Dong K, Guo Q C, Wang G X, Han J G, Zhang X H. Iron-bound organic carbon distribution in freshwater wetlands with varying vegetation and hydrological regime. Wetlands, 2024, 44(6): 71.

[121] Wang Y Y, Liu X Q, Zhang X Y, Dai G H, Wang Z H, Feng X J. Evaluating wetland soil carbon stability related to iron transformation during redox oscillations. Geoderma, 2022, 428: 116222.

[122] Zou Y C, Zhang S J, Huo L L, Sun G Z, Lu X G, Jiang M, Yu X F. Wetland saturation with introduced Fe(III) reduces total carbon emissions and promotes the sequestration of DOC. Geoderma, 2018, 325: 141-151.

[123] Pan W N, Kan J J, Inamdar S, Chen C M, Sparks D. Dissimilatory microbial iron reduction release DOC (dissolved organic carbon) from carbon-ferrihydrite association. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 103: 232-240.

[124] 唐子阳, 汤佳, 庄莉, 马金莲, 周顺桂, 樊霆. 土壤铁氧化物对有机质产甲烷过程的影响及其机制. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1653-1660.

[125] 段勋, 李哲, 刘淼, 邹元春. 铁介导的土壤有机碳固持和矿化研究进展. 地球科学进展, 2022, 37(2): 202-211.

[126] 徐嘉晖, 孙颖, 高雷, 崔晓阳. 土壤有机碳稳定性影响因素的研究进展. 中国生态农业学报, 2018, 26(2): 222-230.

[127] 杨阳, 王宝荣, 窦艳星, 薛志婧, 孙慧, 王云强, 梁超, 安韶山. 植物源和微生物源土壤有机碳转化与稳定研究进展. 应用生态学报, 2024, 35(1): 111-123.

[128] Panchal P, Preece C, Peñuelas J, Giri J. Soil carbon sequestration by root exudates. Trends in Plant Science, 2022, 27(8): 749-757.

[129] Keiluweit M, Bougoure J J, Nico P S, Pett-Ridge J, Weber P K, Kleber M. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. Nature Climate Change, 2015, 5(6): 588-595.

[130] Waldo N B, Hunt B K, Fadely E C, Moran J J, Neumann R B. Plant root exudates increase methane emissions through direct and indirect pathways. Biogeochemistry, 2019, 145(1): 213-234.

[131] Xiao K, Wu Y C, Pan F, Huang Y R, Peng H B, Lu M Q, Zhang Y, Li H L, Zheng Y, Zheng C M, Liu Y, Chen N W, Xiao L L, Han G X, Li Y S, Xin P, Li R L, Xu B C, Wang F M, Tamborski J J, Wilson A M, Alongi D M, Santos I R. Widespread crab burrows enhance greenhouse gas emissions from coastal blue carbon ecosystems. Communications Earth & Environment, 2024, 5: 437.

[132] 罗庆, 何清, 吴慧秋, 寇力月, 方旭, 张鑫雨, 李缘, 柴育廷, 张瑞生, 代文举. 辽河口湿地土壤有机碳组分特征及其影响因素. 生态环境学报, 2024, 33(3): 333-340.

[133] Wen Y, Zang H D, Ma Q X, Evans C D, Chadwick D R, Jones D L. Is the 'enzyme latch' or 'iron gate' the key to protecting soil organic carbon in peatlands Geoderma, 2019, 349: 107-113.

[134] Wang Y Y, Wang H, He J S, Feng X J. Iron-mediated soil carbon response to water-table decline in an alpine wetland. Nature Communications, 2017, 8: 15972.

[135] 孙瑞丰, 韩广轩. 模拟增温对土壤有机碳含量、组分和化学结构的影响:进展与展望. 应用生态学报, 2024, 35(9): 2432-2444.

[136] Ofiti N O E, Schmidt M W I, Abiven S, Hanson P J, Iversen C M, Wilson R M, Kostka J E, Wiesenberg G L B, Malhotra A. Climate warming and elevated CO_2 alter peatland soil carbon sources and stability. Nature Communications, 2023, 14: 7533.

[137] Han G X, Sun B Y, Chu X J, Xing Q H, Song W M, Xia J Y. Precipitation events reduce soil respiration in a coastal wetland based on four-year continuous field measurements. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 256: 292-303.

[138] Li X, Chen K L, Zhang Q Q, Zhang X S, Wang X J, Zhao M L, Li P G, Xie B H, Han G X, Song W M. The response of soil carbon mineralization losses to changes in rainfall frequency is seasonally dependent in an estuarine saltmarsh. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 197: 109538.

[139] Lu M Z, Zou Y C, Xun Q L, Yu Z C, Jiang M, Sheng L X, Lu X G, Wang D L. Anthropogenic disturbances caused declines in the wetland area and carbon pool in China during the last four decades. Global Change Biology, 2021, 27(16): 3837-3845.

[140] Ding X L, Wang W Q, Wen J H, Feng T S, Peñuelas J, Sardans J, Liang C, Agathokleous E, Wang C, Song Z L, Li Q, Filley T R, He H B, Zhang X D. *Spartina alterniflora* invasion differentially alters microbial residues and their contribution to soil organic C in coastal marsh and mangrove wetlands. Catena, 2023, 230: 107246.

[141] Yin X L, Yu X F, Qin L, Jiang M, Lu X G, Zou Y C. Reclamation leads to loss of soil organic carbon and molecular complexity: Evidence from natural to reclaimed wetlands. Soil and Tillage Research, 2025, 248: 106436.

[142] Yang X, Zheng J, Yang D. Variation of soil organic carbon stability in restored mountain marsh wetlands. Scientific Reports, 2024, 14: 23702.