



岩溶土壤有机碳库分配、更新及其维持的微生物机制

李强^{1,2*}

1 中国地质科学院岩溶地质研究所, 自然资源部/广西岩溶动力学重点实验室, 自然资源部岩溶生态系统与石漠化治理重点实验室, 广西 桂林 541004

2 联合国教科文组织国际岩溶研究中心, 广西 桂林 541004

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.

Li Qiang. Microbial mechanism on distribution, renewal, and maintenance of soil organic carbon pool in karst area. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(6): 2188–2197.

摘 要: 在水-二氧化碳-碳酸盐岩-生物的相互作用下, 岩溶碳循环活跃, 在全球形成 $8.24 \times 10^8 \text{ t C/a}$ 的岩溶碳汇, 约占全球遗漏汇的 29.4%, 其中部分岩溶碳汇以土壤有机碳的形式固存, 因此碱性土壤固碳是未来碳中和的主要途径。微生物作为土壤碳循环的重要驱动者, 影响着土壤有机碳主要赋存形式即植物残体碳与微生物残体碳的动态变化。本文通过综述岩溶土壤有机碳库储量、岩溶土壤有机碳库的来源与构成、影响岩溶土壤有机碳库动态的微生物因素以及岩溶土壤有机碳库更新的微生物机制, 探讨了微生物对岩溶土壤植物残体碳与微生物残体碳的影响, 并提出亟待解决的关键科学问题。这为深入研究岩溶区土壤有机碳库分配、更新及其维持的微生物机制, 深化对岩溶土壤碳循环及其微生物机理认识, 进而为应对千分之四全球土壤增碳计划提供了参考。

关键词: 岩溶; 土壤有机碳; 微生物作用; 植物与微生物残体

基金项目: 国家自然科学基金(42172341); 中央引导地方科技发展专项(桂科 ZY20198009)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (42172341) and by the Special Funds for Local Science and Technology Development Guided by the Central Government, China (GuikeZY20198009)

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-773-7796692; E-mail: glqiangli@163.com, glqiangli@hotmail.com

Received: 7 January 2022; Revised: 1 March 2022; Published online: 18 April 2022

Microbial mechanism on distribution, renewal, and maintenance of soil organic carbon pool in karst area

LI Qiang^{1,2*}

1 Key Laboratory of Karst Dynamics, Ministry of Natural Resources & Guangxi Zhuang Autonomous Region, Key Laboratory of Karst Ecosystem and Treatment of Rocky Desertification, Ministry of Natural Resources, Institute of Karst Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Guilin 541004, Guangxi, China

2 International Research Center on Karst under the Auspices of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Guilin 541004, Guangxi, China

Abstract: Attributing to the water-carbon dioxide-carbonate-organism interaction, carbon cycle in karst area is active and 8.24×10^8 t C/a of karst carbon sink has been formed all over the world, which accounts for 29.4% of the global missing sink. Some karst carbon sinks are stored in the form of soil organic carbon. Therefore, alkaline soil carbon sequestration is expected to be the main way of carbon neutralization. Microorganisms, the important drivers of soil carbon cycle, play an important role in mediating the balance of plant compounds and microbial necromass in soil. This paper reviewed the reserves, composition, and sources of karst soil organic carbon pool, microbial factors affecting the dynamics of karst soil organic carbon pool, and the microbial mechanism on renewal of karst soil organic carbon pool. Moreover, the effects of microorganisms on plant compounds and microbial necromass in karst soil were discussed and the key problems were put forward. This review is expected to help understand the microbial mechanism on the distribution, renewal and maintenance of karst soil organic carbon pool and deepen the understanding of karst soil carbon cycle and its microbial mechanism. In addition, it provides strategies for China to cope with the challenges on Four Per Mille Initiative: Soils for Food Security and Climate.

Keywords: karst; soil organic carbon; microbial effect; plant- and microbial-derived compounds

全球土壤有机碳储量为 1.5×10^{15} – 2.2×10^{15} g, 是大气碳储量和植被生物量碳储量的数倍^[1]。了解土壤有机碳库动态和调控机制对研究全球碳循环机制及维持当前碳汇能力至关重要^[2]。

碳酸盐岩是岩溶发育的物质基础, 不但记录着地球历史时期的环境变化, 而且还是地球最大的碳库, 对地球大气和生命演变起到重要的作用^[3]。据统计, 现代全球岩溶分布面积为 2 200 万 km², 占陆地面积的 15%, 其中中国岩溶面积达 344 万 km², 约占全球岩溶总面积的 15.6%^[4]。在水-二氧化碳-碳酸盐岩-生物的相互作用下, 岩溶碳循环活跃, 在全球形成 8.24×10^8 t C/a 的岩溶碳汇, 约占全球遗漏汇的 29.4%^[5–6]。中

国学者在地质调查计划项目中国地质碳汇潜力研究(2010–2012)的支持下估算出我国岩溶碳汇总量为 $3\,699.1 \times 10^4$ t C/a^[7], 该结果与邱冬生等基于 GEM-CO₂ 模型估算的我国碳酸盐类岩石化学风化 CO₂ 消耗量 $2\,740 \times 10^4$ t C/a 为同一数量级, 但数值约高 1 000 万 t^[8]。这是因为我国实施的岩溶石漠化综合治理与生态恢复工程显著促进了岩溶作用, 提高了岩溶碳汇潜力^[9], 其中部分岩溶碳汇以岩溶土壤有机碳的形式固存^[10]。鉴于此, 丁仲礼院士在题为《中国碳中和框架路线图研究》的专题报告中明确提出碱性土壤固碳是未来碳中和的主要途径^[11]。2021 年中共中央、国务院印发的《关于完整准确全面贯彻

新发展理念做好碳达峰碳中和工作的意见》提到要持续巩固提升岩溶碳汇能力^[12]。然而,由于岩溶区地质背景特殊、地形地貌复杂、土壤空间异质性强,土壤有机碳研究远比其他地区困难^[13],以至于岩溶土壤有机碳库及其影响因素的研究相对滞后,进而限制我国陆地生态系统碳汇功能评价工作的开展^[14-15]。

微生物是土壤碳循环的重要驱动者,对土壤有机碳的形成和维持具有重要作用^[16]。植物与微生物残体是土壤有机碳的主要来源,二者在土壤中的积累直接影响着土壤碳库的动态变化^[16]。然而目前关于岩溶土壤植物残体碳与微生物残体碳形成和维持的微生物机制研究相对滞后,为此,本文通过综述岩溶土壤有机碳库储量、岩溶土壤有机碳库的来源与构成、影响岩溶土壤有机碳库动态的微生物因素以及岩溶土壤有机碳库更新的微生物机制,探讨微生物对岩溶土壤植物残体碳与微生物残体碳的影响。深入研究和认识岩溶区土壤有机碳库分配、更新及其维持的微生物机制,深化对岩溶土壤碳循环及其微生物机理的认识,并为应对千分之四全球土壤增碳计划的挑战提供参考^[2]。

1 岩溶土壤有机碳库储量

据统计,中国土壤有机碳储量为 8.914×10^{13} g,中国裸露岩溶区土壤有机碳储量约 1.261×10^{13} g、埋藏岩溶区土壤有机碳储量约 1.602×10^{13} g,约占中国土壤有机碳储量的 32.11%^[7,17-18]。由于岩溶土壤具有强烈的空间异质性,因此岩溶土壤有机碳区域差异较大。广西表层土壤有机碳储量为 0.64×10^{12} g,其中石灰岩类土壤有机碳占总广西表层土壤有机碳储量的 1.64%,其碳密度高于全国平均碳密度^[13];云南岩溶区表层土壤有机碳总储量为 0.59×10^{12} g,其碳密度高于全国平均碳密度^[19];重庆岩溶区表层土壤有

机碳储量为 0.14×10^{12} g,其碳密度高于全国平均碳密度^[20];而贵州岩溶区土壤有机碳总储量为 0.96×10^{12} g,其碳密度低于全国平均碳密度^[21]。

2 岩溶土壤有机碳库的来源与构成

土壤有机碳主要来源于植物残体与微生物残体,二者在土壤中的积累和分配直接影响着土壤碳库的动态变化及稳定性(图 1)。随着生态恢复过程中植被的生长和群落的演替,凋落物和死亡根系逐渐增多,土壤有机碳含量得以累积。因此,在农田转变为林地的过程中,土壤有机碳含量逐渐上升^[22]。然而,Douglas 等发现,农田即使经过长达 1 000 年的生态恢复,土壤有机碳仍达不到森林砍伐前的水平^[23]。Wang 等对广西岩溶区土壤有机碳近 30 年的变化进行分析时也发现,不同土壤层有机碳对植被恢复的响应不一致^[24]。这是因为地下与地上生态系统没有协同变化^[25-26],进而造成植物碎屑的大量输入未必导致土壤有机碳的大量蓄积。

异养微生物通过分解和消耗植物残体碳获取生长所需的能量和碳源,在不断的生长和繁衍中进行世代更替,以至于其残体在土壤中不断累积。这些微生物残体主要由不易被分解利用的一些大分子聚合物组成^[27],是土壤稳定碳库的重要组成,对土壤总有机碳的贡献率可达 25%–40%^[28-29]。Ma 等对全球草地土壤数据整合后发现,表征土壤微生物残体碳的氨基糖与有机碳含量正相关^[30]。Liang 等进一步对温带农田、草地和森林表层土壤微生物残体碳量占土壤有机碳的比例整合后发现,微生物残体碳占土壤有机碳比例分别为农田的 55.6%、草地的 61.8%、森林的 32.6%^[31]。Gao 等发现细菌微生物残体碳对岩溶土壤有机碳的贡献强于真菌^[32]。然而,当土壤养分不足时,土壤微生物残体碳可被微生物活体优先利用^[33]。进一步的证据显

示, 土壤有机碳稳定程度不同时的有机碳分子组成可以基本相似^[34]。

主要来源于植物残体与微生物残体的土壤有机碳尽管可进行化学分组(传统的腐殖质分组研究)、物理分组(对有机碳的密度分组或颗粒分组)和稳定性分组(即有机碳的活性分组)^[35], 但它们通常都是由烷基碳($\delta=0-45$)、甲氧基碳($\delta=46-60$)、氧烷基碳($\delta=61-90$)、乙缩醛($\delta=91-110$)、芳香碳($\delta=111-140$)、酚芳香基碳($\delta=141-160$)和羧基羰基碳($\delta=161-190$)等七大官能团构成^[10]。其中, 烷基碳主要包括难以降解、较稳定的植物源生物聚合物(如角质、木栓质、蜡质)、微生物代谢产物源的长链脂肪族化合物和具有侧链结构的甲基碳、脂类和多肽; 甲氧基碳主要包括含氮烷基、氨基酸和木质素; 氧烷基碳主要包括醇类、氨基糖、塔日酸、脱

氢母菊脂和聚炔烃; 乙缩醛主要包括半纤维素; 芳香碳主要包括单宁和木质素; 酚芳香基碳主要包括单宁、木质素和软木质; 羧基羰基碳主要包括酰胺和酯^[36]。岩溶土壤有机碳具有较大的空间变异性可能与土壤有机碳的化学结构差异和官能团组成有关。这是因为微生物活性的差异能使土壤有机碳化学结构和官能团组成产生相应的变化, 因此研究微生物对土壤植物残体与微生物残体的调控机制具有重要的意义。

3 影响岩溶土壤有机碳库动态的微生物因素

微生物作为土壤有机碳周转的重要驱动者与参与者可影响土壤有机碳库中植物残体碳与微生物残体碳的动态变化(图 1)。传统观点认为,

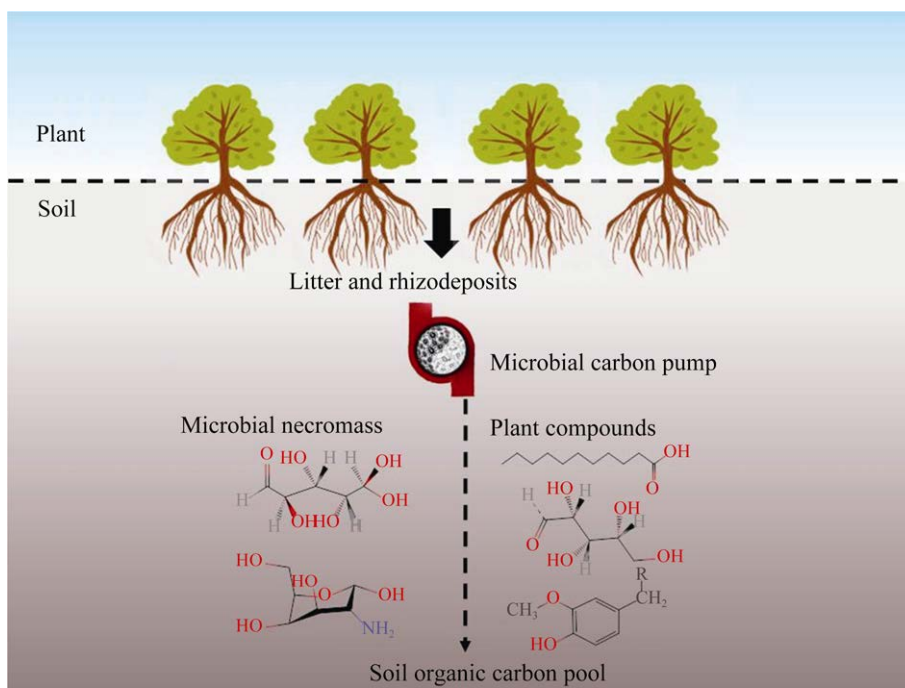


图 1 土壤微生物介导的植物残体碳与微生物残体碳的动态变化示意图(据文献[10]修改)

Figure 1 Microorganisms mediating the balance of plant compounds and microbial necromass in soil (revised according to reference [10]).

即使输入到土壤中的植物源碳化学组成不同,但在微生物的作用下最终会得到一系列化学结构相同的化合物^[37],然而 Stewart 等却发现植物源碳化学组成的起始差异信息会在土壤中一直保留下来^[38]。鉴于微生物死亡残体化学组分趋于相似以及土壤微生物功能与环境因子密切相关^[39],因此,受土地利用方式、植被类型等因素影响,土壤微生物可将植物源碳化学组成不同的信息保留下来^[40]。

植物源碳在微生物体内周转和体外修饰作用下发生动态变化^[40]。在微生物体内周转作用下,植物源碳逐渐被转化为化学结构相对较为稳定、化学组分趋于相似的微生物源碳即微生物死亡残体和部分代谢产物^[40]。土壤微生物的体外修饰作用主要通过分泌胞外酶分解或转化大分子植物源碳向土壤输送植物源残体,并调控土壤植物源碳的积累^[40-41]。

土壤微生物具有降解淀粉、半纤维素、纤维素和木质素等有机碳化学组分的功能基因^[42],因此通过微生物群落功能预测可间接评估土壤微生物体内周转和体外修饰能力。Hu 等将核磁共振技术与高通量测序技术相结合来解译土壤有机质化学组成与微生物群落功能的耦合关系^[10]。然而由于微生物群落功能预测结果只能预测到某个通路,因此该技术并不能从基因层面回答微生物的体内周转和体外修饰能力。鉴于微生物功能基因丰度对指示土壤微生物生态功能更具有现实意义,因此可通过分析参与土壤有机碳化学组分降解的功能基因丰度来指示土壤微生物体内周转和体外修饰能力^[43]。尽管对岩溶土壤有机碳降解的单一功能基因已有报道^[44],但关于岩溶土壤有机碳组分与碳降解功能基因的关系仍缺乏系统性研究。

有机碳化学组分与碳降解功能基因的关系研究虽然为揭示微生物体内周转和体外修饰能

力提供了便利,但由于土壤中处于休眠状态或者不活跃状态的微生物占有较大的比例^[45],势必影响土壤微生物体内周转和体外修饰能力评价结果的准确性。考虑到土壤微生物可将吸收的碳转化为自身生物量碳,因此分析土壤微生物碳素利用效率可以揭示岩溶土壤微生物的体内周转能力。

土壤微生物分泌到细胞外的多种酶是直接参与土壤有机碳库动态变化的重要生物大分子^[46],并影响着微生物体外修饰能力。因此,分析参与土壤有机碳循环过程的酶特别是关键的土壤酶可以揭示土壤有机碳稳定的机理^[47]。已有研究表明,尽管土壤酶活性与有机碳在剖面上具有一定的差异性,但岩溶生态系统土壤有机碳积累下总土壤酶活性仍得到相应的提高^[48]。

通常认为,土壤中参与有机碳分解或转化的生态功能主要来源于微生物群落中丰度相对较高的关键物种^[49]。然而,Chen 等的研究结果表明,土壤微生物稀有物种(相对丰度低于 1%)在维持生态系统功能和服务上也起着重要的作用^[43]。那么,岩溶土壤有机碳分解或转化是由土壤微生物优势物种决定还是由稀有物种决定需要进一步的探讨。

岩溶土壤作为碳酸盐岩类溶蚀风化产物,具有偏碱、富钙的特征^[50],那么岩溶土壤环境是如何通过影响微生物群落及其生态功能来影响土壤植物与微生物残体的动态变化。土壤 pH 和钙离子是影响土壤微生物群落的关键因素^[51]。这是因为环境 pH 可引起细胞膜电荷的变化,从而影响微生物对营养物质的吸收,影响代谢过程中酶的活性,为此,微生物生长繁殖需要最适的 pH 环境。作者课题组的前期研究结果表明,岩溶土壤微生物群落与 pH 显著相关。钙离子不但是微生物生长所需的大量元素,而且还是参与微生物生长、信号调节、基因表达以及使

微生物对环境变化产生响应的物质^[52], 因此岩溶土壤钙离子含量与微生物群落多样性显著相关^[26]。作者课题组通过研究我国西南岩溶区植被恢复过程中土壤微生物网络与土壤有机碳埋藏的关系, 发现 pH 和钙离子通过调节微生物群落来影响植物残体与微生物残体双碳的埋藏^[10]。

然而当土壤养分不足时, 土壤微生物残体碳可以作为有效氮素被微生物活体优先利用^[33], 说明土壤有机碳的稳定并非受分子结构的单独制约^[53]。由于有机碳与土壤矿物质成分的结合可提高土壤有机碳的稳定性, 因此土壤钙离子对提高岩溶土壤有机碳的稳定性具有重要的作用, 其作用机制主要包括配位交换、多价阳离子键桥、络合作用以及相对较弱的范德华力等^[54]。然而, 钙离子对有机碳的稳定作用在土壤呈中性时最弱, 但此时微生物丰度最高^[51], 有机碳含量最高^[55]。因此, 揭示岩溶土壤中中性条件下有机碳库动态变化的微生物机制是研究岩溶碳汇能力的重要前提。

4 岩溶土壤有机碳库更新的微生物机制

微生物在土壤有机碳库更新过程中还扮演着重要的角色。土壤中存在大量具有固定 CO₂ 功能的微生物^[56]。Miltner 等通过 ¹⁴CO₂ 同位素标记研究黑暗条件下土壤微生物固碳过程, 发现 90 d 后土壤中总有机碳含量可增加 0.05%^[56], 而 Ge 等的 ¹⁴CO₂ 同位素标记研究结果表明, 110 d 后旱地土壤有机碳增加 10.63–47.94 mg/kg、水稻田土壤有机碳增加 104.95–133.81 mg/kg, 由此可以推测, 理想状态下, 全球陆地生态系统土壤 CO₂ 固定微生物的年碳同化量在 0.3×10^{12} – 3.7×10^{12} g^[57]。可见 CO₂ 固定微生物对土壤有机碳库的更新具有重要的作用。

土壤微生物进行 CO₂ 固定并形成有机碳的途径主要包括卡尔文循环、还原柠檬酸循环、还原乙酰辅酶 A 途径、3-羟基丙酸双循环、3-羟基丙酸/4-羟基丁酸循环、二羧酸/4-羟基丁酸循环等 6 条途径^[42]。然而, 关于土壤固定 CO₂ 微生物的研究多集中在以卡尔文循环为主的微生物上^[57]。受碳酸盐岩母质影响, 岩溶土壤中贮存着大量的无机碳, 这部分无机碳主要由土壤溶液中的 HCO₃⁻、土壤空气中的 CO₂ 及土壤中淀积的 CaCO₃ 构成^[58]。随着岩溶植被的恢复, 土壤呼吸加强, 土壤空气中的 CO₂ 含量上升^[5,59]。此外, 土壤微生物分泌的碳酸酐酶能够催化 $\text{HCO}_3^- + \text{H}^+ \rightleftharpoons \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ 转化速率^[60], 影响 $\text{CaCO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^-$ 或者 $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2 + 2\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + 4\text{HCO}_3^-$ 动态变化, 改变土壤 CO₂ 供给。因此, 岩溶土壤中大量存在的无机碳可被 CO₂ 固定微生物利用并对土壤有机碳库进行更新。本课题基于 *cbbL* 基因固碳微生物研究结果表明, 岩溶土壤 CO₂ 固定微生物丰度与土壤有机碳含量显著正相关^[61–62], 进而对碱性土壤固碳具有重要的意义。

土壤细菌和真菌对土壤有机碳库更新的影响程度不尽相同。真菌主要参与有机质的分解, 而细菌可能受益于真菌生长和代谢的副产物, 并促进稳定性有机碳的增加^[63]。除此之外, 外生菌根真菌可选择性利用含氮有机物质进行代谢, 在造成土壤氮限制的同时增加土壤有机碳含量^[64]。碳酸盐岩是高氮母岩 (氮含量为 200–1 200 mg/kg; 其他岩石氮含量为 40 mg/kg 左右) 的一种类型^[65]。该类岩石风化形成的土壤在岩溶生态系统演替早期阶段具有氮限制, 而在森林演替阶段具有氮饱和的特征^[66]。此外, 随着岩溶生态系统的恢复, 土壤有机碳增加。那么, 氮饱和状态下, 外生菌根真菌与自由分解者对氮的竞争如何影响岩溶土壤有机碳库更新将有助于阐明曾被忽视的岩溶土壤储碳机制。

5 结语与展望

土壤微生物不但通过体内周转和体外修饰作用影响植物残体碳的动态变化,而且还能通过 CO₂ 固定、微生物细胞的生长、增殖、残体的形成和积累的迭代过程影响微生物残体碳量,进而直接影响着土壤碳库的动态变化。岩溶土壤有机碳作为岩溶碳汇的重要组成部分,探究微生物对岩溶土壤植物与微生物残体的分配、更新及维持机制是深入认识陆地碳汇功能和应对气候变化的关键。然而,在偏碱富钙、异质性强的岩溶土壤生态系统中,土壤植物残体碳、微生物残体碳与微生物的耦合机制仍亟待开展深入的研究。譬如:岩溶土壤植物残体碳与微生物残体碳在岩溶土壤有机碳库中的分配格局;钙离子对岩溶土壤植物残体碳和微生物残体碳稳定性的调控机制;岩溶土壤植物残体碳、微生物残体碳的动态变化与土壤微生物群落和生态功能多样性的关系;微生物对岩溶土壤有机碳库更新的定量分析。为解决上述问题,未来需要从微生物学机制入手,综合运用同位素示踪、分子生物学和地球系统科学的方法与技术,结合目前我国碳酸盐岩风化溶解产生的碳汇通量监测数据已被联合国政府间气候变化专门委员会第五次报告采纳的重要机遇期,利用土壤碳循环模型解析岩溶土壤碳循环的生物地球化学过程,评估增碳潜力,从生态系统尺度上衡量和评价岩溶土壤碳库的生态效应,让岩溶碳汇在我国实现双碳目标的进程中发挥应有的作用。

参考文献

- [1] Batjes NH. Harmonized soil property values for broad-scale modelling (WISE30sec) with estimates of global soil carbon stocks. *Geoderma*, 2016, 269: 61–68.
- [2] Billings SA, Lajtha K, Malhotra A, Berhe AA, De Graaff MA, Earl S, Fraterrigo J, Georgiou K, Grandy S, Hobbie SE, Moore JAM, Nadelhoffer K, Pierson D, Rasmussen C, Silver WL, Sulman BN, Weintraub S, Wieder W. Soil organic carbon is not just for soil scientists: measurement recommendations for diverse practitioners. *Ecological Applications*, 2021, 31(3): e02290.
- [3] Falkowski P, Scholes RJ, Boyle E, Canadell J, Canfield D, Elser J, Gruber N, Hibbard K, Höglberg P, Linder S, MacKenzie FT, Moore B, Pedersen T, Rosenthal Y, Seitzinger S, Smetacek V, Steffen W. The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 2000, 290(5490): 291–296.
- [4] 李大通, 罗雁. 中国碳酸盐岩分布面积测量. 中国岩溶, 1983, 2(2): 147–150.
Li DT, Luo Y. Measurement of carbonate rocks distribution area in China. *Carsologica Sinica*, 1983, 2(2): 147–150. (in Chinese)
- [5] Huang YD, Li Q. Karst biogeochemistry in China: past, present and future. *Environmental Earth Sciences*, 2019, 78(15): 1–14.
- [6] Liu ZH, Dreybrodt W, Wang HJ. A new direction in effective accounting for the atmospheric CO₂ budget: considering the combined action of carbonate dissolution, the global water cycle and photosynthetic uptake of DIC by aquatic organisms. *Earth-Science Reviews*, 2010, 99(3/4): 162–172.
- [7] 蒋忠诚, 覃小群, 曹建华, 蒋小珍, 何师意, 罗为群. 中国岩溶作用产生的大气 CO₂ 碳汇的分区计算. 中国岩溶, 2011, 30(4): 363–367.
Jiang ZC, Qin XQ, Cao JH, Jiang XZ, He SY, Luo WQ. Calculation of atmospheric CO₂ sink formed in karst progresses of the karst divided regions in China. *Carsologica Sinica*, 2011, 30(4): 363–367. (in Chinese)
- [8] 邱冬生, 庄大方, 胡云锋, 姚锐. 中国岩石风化作用所致的碳汇能力估算. 地球科学, 2004, 29(2): 177–182, 190.
Qiu DS, Zhuang DF, Hu YF, Yao R. Estimation of carbon sink capacity caused by rock weathering in China. *Earth Science*, 2004, 29(2): 177–182, 190. (in Chinese)
- [9] Tong X, Brandt M, Yue Y, Horion S, Wang K, Keersmaecker WD, Tian F, Schurgers G, Xiao X, Luo Y, Chen C, Myneni R, Shi Z, Chen H, Fensholt R. Increased vegetation growth and carbon stock in China karst via ecological engineering. *Nature Sustainability*, 2018, 1(1): 44–50.
- [10] Hu LN, Li Q, Yan JH, Liu C, Zhong JX. Vegetation restoration facilitates belowground microbial network complexity and recalcitrant soil organic carbon storage in southwest China karst region. *Science of the Total Environment*, 2022, 808: 151711.

- Environment*, 2022, 820: 153137.
- [11] 丁仲礼. 中国碳中和框架路线图研究. 中国科学院学部第七届学术年会. 2021.
 - [12] 中共中央 国务院. 关于完整准确全面贯彻新发展理念做好碳达峰碳中和工作的意见. http://www.gov.cn/xinwen/2021-10/24/content_5644613.htm. 2022-01-06.
 - [13] 陈曦. 广西土壤有机碳储量估算及与全国部分省区的比较研究. *地理科学*, 2014, 34(10): 1247–1253.
Chen X. Estimation of soil organic carbon reserves in Guangxi and comparison study with some provinces in China. *Scientia Geographica Sinica*, 2014, 34(10): 1247–1253. (in Chinese)
 - [14] 徐丽, 于贵瑞, 何念鹏. 1980s–2010s 中国陆地生态系统土壤碳储量的变化. *地理学报*, 2018, 73(11): 2150–2167.
Xu L, Yu GR, He NP. Changes of soil organic carbon storage in Chinese terrestrial ecosystems from the 1980s to the 2010s. *Acta Geographica Sinica*, 2018, 73(11): 2150–2167. (in Chinese)
 - [15] Wang J, Feng L, Palmer PI, Liu Y, Fang S, Bösch H, O'Dell CW, Tang X, Yang D, Liu L, Xia C. Large Chinese land carbon sink estimated from atmospheric carbon dioxide data. *Nature*, 2020, 586(7831): 720–723.
 - [16] Wang BR, Liang C, Yao HJ, Yang EN, An SS. The accumulation of microbial necromass carbon from litter to mineral soil and its contribution to soil organic carbon sequestration. *CATENA*, 2021, 207: 105622.
 - [17] Yu DS, Shi XZ, Wang HJ, Sun WX, Chen JM, Liu QH, Zhao YC. Regional patterns of soil organic carbon stocks in China. *Journal of Environmental Management*, 2007, 85(3): 680–689.
 - [18] Wu HB, Guo ZT, Peng CH. Distribution and storage of soil organic carbon in China. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, 17(2): 1048.
 - [19] 包承宇, 曾和平, 张梦妍, 李浩, 潘波. 云南省土壤有机碳储量估算及空间分布. *水土保持通报*, 2014, 34(6): 260–266.
Bao CY, Zeng HP, Zhang MY, Li H, Pan B. Spatial distribution and estimation of soil organic carbon in Yunnan province. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2014, 34(6): 260–266. (in Chinese)
 - [20] 倪九派, 袁道先, 谢德体, 魏朝富. 重庆岩溶区土壤有机碳库的估算及其空间分布特征. *生态学报*, 2009, 29(11): 6292–6301.
Ni JP, Yuan DX, Xie DT, Wei CF. Estimation of soil organic carbon storage and the characteristic of carbon spatial distributions in karst area, Chongqing, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(11): 6292–6301. (in Chinese)
 - [21] 王世杰, 彭韬, 刘再华, 倪健, 陈喜, 张信宝, 刘长成. 加强喀斯特关键带长期观测研究, 支撑西南石漠化区生态恢复与民生改善. *中国科学院院刊*, 2020, 35(7): 925–933.
Wang SJ, Peng T, Liu ZH, Ni J, Chen X, Zhang XB, Liu CC. Strengthen karst surface systematic processes research, support ecological restoration and social improvement in karst rocky desertification areas in southwest China. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2020, 35(7): 925–933. (in Chinese)
 - [22] Shao PS, Liang C, Lynch L, Xie HT, Bao XL. Reforestation accelerates soil organic carbon accumulation: evidence from microbial biomarkers. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 182–190.
 - [23] Douglas PMJ, Pagani M, Eglinton TI, Brenner M, Curtis JH, Breckenridge A, Johnston K. A long-term decrease in the persistence of soil carbon caused by ancient Maya land use. *Nature Geoscience*, 2018, 11(9): 645–649.
 - [24] Wang MM, Chen HS, Zhang W, Wang KL. Soil organic carbon stock and its changes in a typical karst area from 1983 to 2015. *Journal of Soils and Sediments*, 2021, 21(1): 42–51.
 - [25] Jangid K, Williams MA, Franzluebbers AJ, Schmidt TM, Coleman DC, Whitman WB. Land-use history has a stronger impact on soil microbial community composition than aboveground vegetation and soil properties. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(10): 2184–2193.
 - [26] Li Q, Song A, Yang H, Müller WEG. Impact of rocky desertification control on soil bacterial community in karst graben basin, southwestern China. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 636405.
 - [27] Amelung W. Methods using amino sugars as markers for microbial residues in soil// Lal R, Kimble JM, Follett RF, Stewart BA. Assessment Methods for Soil Carbon. Boca Raton: Lewis Publishers, 2001.
 - [28] Kindler R, Miltner A, Richnow HH, Kästner M. Fate of Gram-negative bacterial biomass in soil—mineralization and contribution to SOM. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(9): 2860–2870.
 - [29] Miltner A, Bombach P, Schmidt-Brücken B, Kästner M. SOM genesis: microbial biomass as a significant source. *Biogeochemistry*, 2012, 111(1/2/3): 41–55.
 - [30] Ma T, Zhu S, Wang Z, Chen D, Dai G, Feng B, Su X, Hu H, Li K, Han W, Liang C, Bai Y, Feng X. Divergent accumulation of microbial necromass and plant lignin components in grassland soils. *Nature Communications*, 2018, 9: 3480.
 - [31] 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.
 - [32] Gao Y, Yu GR, Yang TT, Jia YL, He NP, Zhuang J. New insight into global blue carbon estimation under

- human activity in land-sea interaction area: a case study of China. *Earth-Science Reviews*, 2016, 159: 36–46.
- [33] Cui J, Zhu ZK, Xu XL, Liu SL, Jones DL, Kuzyakov Y, Shibistova O, Wu JS, Ge TD. Carbon and nitrogen recycling from microbial necromass to cope with C: N stoichiometric imbalance by priming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107720.
- [34] Jia YF, Kuzyakov Y, Wang GA, Tan WB, Zhu B, Feng XJ. Temperature sensitivity of decomposition of soil organic matter fractions increases with their turnover time. *Land Degradation & Development*, 2020, 31(5): 632–645.
- [35] 胡慧蓉, 马焕成, 罗承德, 胡庭兴. 森林土壤有机碳分组及其测定方法. *土壤通报*, 2010, 41(4): 1018–1024.
Hu HR, Ma HC, Luo CD, Hu TX. Forest soil organic carbon fraction and its measure methods. *Chinese Journal of Soil Science*, 2010, 41(4): 1018–1024. (in Chinese)
- [36] 李娜, 盛明, 尤孟阳, 韩晓增. 应用 ^{13}C 核磁共振技术研究土壤有机质化学结构进展. *土壤学报*, 2019, 56(4): 796–812.
Li N, Sheng M, You MY, Han XZ. Advancement in research on application of ^{13}C NMR techniques to exploration of chemical structure of soil organic matter. *Acta Pedologica Sinica*, 2019, 56(4): 796–812. (in Chinese)
- [37] Grandy AS, Neff JC. Molecular C dynamics downstream: the biochemical decomposition sequence and its impact on soil organic matter structure and function. *Science of the Total Environment*, 2008, 404(2/3): 297–307.
- [38] Stewart CE, Neff JC, Amatangelo KL, Vitousek PM. Vegetation effects on soil organic matter chemistry of aggregate fractions in a Hawaiian forest. *Ecosystems*, 2011, 14(3): 382–397.
- [39] Leite J, Fischer D, Rouws LFM, Fernandes-Júnior PI, Hofmann A, Kublik S, Schlöter M, Xavier GR, Radl V. Cowpea nodules harbor non-rhizobial bacterial communities that are shaped by soil type rather than plant genotype. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 7: 2064.
- [40] Liang C, Schimel JP, Jastrow JD. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.
- [41] Angst G, Mueller KE, Kögel-Knabner I, Freeman KH, Mueller CW. Aggregation controls the stability of lignin and lipids in clay-sized particulate and mineral associated organic matter. *Biogeochemistry*, 2017, 132(3): 307–324.
- [42] 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.
- Liu YY, Wang S, Li SZ, Deng Y. Advances in molecular ecology on microbial functional genes of carbon cycle. *Microbiology China*, 2017, 44(7): 1676–1689. (in Chinese)
- [43] Chen QL, Ding J, Zhu D, Hu HW, Delgado-Baquerizo M, Ma YB, He JZ, Zhu YG. Rare microbial taxa as the major drivers of ecosystem multifunctionality in long-term fertilized soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107686.
- [44] Liu M, Han GL, Zhang Q. Effects of agricultural abandonment on soil aggregation, soil organic carbon storage and stabilization: results from observation in a small karst catchment, Southwest China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 288: 106719.
- [45] Bastida F, Torres IF, Moreno JL, Baldrian P, Ondoño S, Ruiz-Navarro A, Hernández T, Richnow HH, Starke R, García C, Jehmlich N. The active microbial diversity drives ecosystem multifunctionality and is physiologically related to carbon availability in Mediterranean semi-arid soils. *Molecular Ecology*, 2016, 25(18): 4660–4673.
- [46] Chen J, Sinsabaugh RL. Linking microbial functional gene abundance and soil extracellular enzyme activity: implications for soil carbon dynamics. *Global Change Biology*, 2021, 27(7): 1322–1325.
- [47] Chen J, Elsgaard L, Van Groenigen KJ, Olesen JE, Liang Z, Jiang Y, Lærke PE, Zhang YF, Luo YQ, Hungate BA, Sinsabaugh RL, Jørgensen U. Soil carbon loss with warming: new evidence from carbon-degrading enzymes. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 1944–1952.
- [48] 靳振江, 李强, 黄静云, 邓丽君, 陆文体, 黄美辉, 唐志琴, 唐显治, 罗堃, 杨帅, 吴琼敏. 典型岩溶生态系统土壤酶活性、微生物数量、有机碳含量及其相关性——以丫吉岩溶试验场为例. *农业环境科学学报*, 2013, 32(2): 307–313.
Jin ZJ, Li Q, Huang JY, Deng LJ, Lu WT, Huang MH, Tang ZQ, Tang XZ, Luo K, Yang S, Wu QM. Relationship among soil organic carbon, enzyme activities and microbial numbers in typical karst ecosystem: a case study of Yaji karst experimental site, China. *Journal of Agro-Environment Science*, 2013, 32(2): 307–313. (in Chinese)
- [49] Zheng HP, Yang TJ, Bao YZ, He PP, Yang KM, Mei XL, Wei Z, Xu YC, Shen QR, Banerjee S. Network analysis and subsequent culturing reveal keystone taxa involved in microbial litter decomposition dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 157: 108230.
- [50] Yuan DX. On the karst ecosystem. *Acta Geologica Sinica - English Edition*, 2001, 75(3): 336–338.
- [51] Bahram M, Hildebrand F, Forslund SK, Anderson JL,

- Soudzilovskaia NA, Bodegom PM, Bengtsson-Palme J, Anslan S, Coelho LP, Harend H, Huerta-Cepas J, Medema MH, Maltz MR, Mundra S, Olsson PA, Pent M, Pölme S, Sunagawa S, Ryberg M, Tedersoo L, Bork P. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, 2018, 560(7717): 233–237.
- [52] Wang TY, Flint S, Palmer J. Magnesium and calcium ions: roles in bacterial cell attachment and biofilm structure maturation. *Biofouling*, 2019, 35(9): 959–974.
- [53] Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 2015, 528(7580): 60–68.
- [54] Rowley MC, Grand S, Verrecchia ÉP. Calcium-mediated stabilisation of soil organic carbon. *Biogeochemistry*, 2018, 137(1/2): 27–49.
- [55] 戴万宏, 黄耀, 武丽, 俞佳. 中国地带性土壤有机质含量与酸碱度的关系. *土壤学报*, 2009, 46(5): 851–860.
Dai WH, Huang Y, Wu L, Yu J. Relationships between soil organic matter content(SOM) and pH in topsoil of zonal soils in China. *Acta Pedologica Sinica*, 2009, 46(5): 851–860. (in Chinese)
- [56] Miltner A, Kopinke FD, Kindler R, Selesi D, Hartmann A, Kästner M. Non-phototrophic CO₂ fixation by soil microorganisms. *Plant and Soil*, 2005, 269(1/2): 193–203.
- [57] Ge TD, Wu XH, Chen XJ, Yuan HZ, Zou ZY, Li BZ, Zhou P, Liu SL, Tong CL, Brookes P, Wu JS. Microbial phototrophic fixation of atmospheric CO₂ in China subtropical upland and paddy soils. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2013, 113: 70–78.
- [58] 潘根兴. 中国土壤有机碳和无机碳库量研究. *科技通报*, 1999, 15(5): 330–332.
Pan GX. Study on carbon reservoir in soils of China. *Bulletin of Science and Technology*, 1999, 15(5): 330–332. (in Chinese)
- [59] 李强, 孙海龙, 何师意, 姜光辉, 吴孔运, 汪劲良. 桂林岩溶试验场植物多样性恢复及其水、气效应. *热带地理*, 2005, 25(1): 5–9.
- Li Q, Sun HL, He SY, Jiang GH, Wu KY, Wang JL. Recovery of the phytodiversity and its water-gas effect in the Guilin karst experimental site. *Tropical Geography*, 2005, 25(1): 5–9. (in Chinese)
- [60] Wang CW, Li W, Shen TM, Cheng WL, Yan Z, Yu LJ. Influence of soil bacteria and carbonic anhydrase on karstification intensity and regulatory factors in a typical karst area. *Geoderma*, 2018, 313: 17–24.
- [61] Li Q, Wang H, Jin ZJ, Xiong WB, Wu X, Zhang Y, Liu C. The carbon isotope fractionation in the atmosphere-soil-spring system associated with CO₂-fixation bacteria at Yaji karst experimental site in Guilin, SW China. *Environmental Earth Sciences*, 2015, 74(6): 5393–5401.
- [62] 张双双, 靳振江, 贾远航, 李强. 岩溶地区不同土地利用方式土壤固碳细菌群落结构特征. *环境科学*, 2019, 40(1): 412–420.
Zhang SS, Jin ZJ, Jia YH, Li Q. Community structure of CO₂-fixing soil bacteria from different land use types in karst areas. *Environmental Science*, 2019, 40(1): 412–420. (in Chinese)
- [63] Domeignoz-Horta LA, Shinfuku M, Junier P, Poirier S, Verrecchia E, Sebag D, DeAngelis KM. Direct evidence for the role of microbial community composition in the formation of soil organic matter composition and persistence. *ISME Communications*, 2021, 1: 64.
- [64] Averill C, Hawkes CV. Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling. *Ecology Letters*, 2016, 19(8): 937–947.
- [65] Morford SL, Houlton BZ, Dahlgren RA. Increased forest ecosystem carbon and nitrogen storage from nitrogen rich bedrock. *Nature*, 2011, 477(7362): 78–81.
- [66] Chen H, Li DJ, Xiao KC, Wang KL. Soil microbial processes and resource limitation in karst and non-karst forests. *Functional Ecology*, 2018, 32(5): 1400–1409.

李强, 中国地质科学院岩溶地质研究所研究员, 自然资源部岩溶生态系统与石漠化治理重点实验室主任, 博士生导师, 玛丽居里学者, 研究方向为微生物驱动的岩溶碳循环及固碳机制。获广西自然科学基金杰出青年基金和第十四届广西青年科技奖, 入选自然资源部自然资源高层次创新人才, 任中国地质调查局“地质环境创新工程”副首席专家、中国水土保持学会科技协作工作委员会委员、中国微生物学会地质微生物学专业委员会委员。主持国家重点研发计划课题、国家自然科学基金、广西自然科学基金、中国地质调查局、中国博士后基金等各类项目 13 项。已在 *Science of the Total Environment*、*Catena*、*Frontiers in Microbiology*、*FEMS Microbiology Ecology* 等学术期刊发表 SCI 论文 20 余篇。

