土壤微生物碳泵储碳机制概论

梁超^{*}, 朱雪峰[†]

中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016

^{*} 通讯作者, E-mail: liangc@iae.ac.cn

[†] 通讯作者, E-mail: zhuxuefeng@iae.ac.cn

收稿日期: 2020-08-11; 收修改稿日期: 2020-11-08; 接受日期: 2020-11-23; 网络版发表日期: 2021-02-01

国家自然科学基金项目(批准号: 31930070, 41977051)资助

摘要 土壤有机碳储量高于大气和陆地植被碳的总和, 是一个巨大的陆地碳库。土壤碳库收支的微小波动势必影响区域碳通量和全球气候变化。土壤有机碳是土壤储碳机制的核心要素, 探究土壤有机碳的组成、来源和稳定性机制是深入认识陆地碳汇功能和应对气候变化的关键。近年来提出的土壤微生物碳泵(microbial carbon pump, MCP)概念强调了土壤微生物同化合成产物是土壤稳定有机碳库的重要贡献者, 其概念体系可以较好地阐释土壤有机碳的来源、形成与截获过程。本文以微生物介导的土壤有机碳转化过程为主线, 详细阐述了土壤MCP介导的储碳机制及其影响因素, 并展望了该机制驱动下可给予关注的代表性科学问题。

关键词 土壤微生物碳泵, 续埋效应, 碳循环, 土壤微生物, 土壤有机碳, 微生物残留物, 氨基糖, 土壤动物

1 引言

大气CO₂浓度升高造成的气候变化严重制约着人类社会的生存和发展, 土壤作为陆地生态系统最大的碳库, 其有机碳储量远高于大气和陆地植被, 土壤碳收支的微小变化会显著影响大气碳浓度(Rustad等, 2000; Stockmann等, 2013; Sanderman等, 2017)。因此, 土壤碳汇功能的提升是缓解全球气候变化和粮食安全等问题的关键(Lal, 2004)。传统上, 对于土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)形成和稳定的研究多关注植物源碳对土壤碳库积累的贡献(Rasse等, 2005), 然而, 随着研究手段与分析技术的飞速发展, 目前对于SOC形成和稳定机制的认知发生了巨大的变革, 逐渐从早期的腐殖质理论转为关注微生物转化和调控SOC形成

的新共识(Schmidt等, 2011; Cotrufo等, 2013; Lehmann和Kleber, 2015; Kallenbach等, 2016)。

在陆地生态系统的碳循环过程中, 土壤微生物既可以通过分解代谢向大气释放碳, 又可以通过合成代谢将外源碳转化成某种物质形式储存于土壤中(Schimmel和Schaeffer, 2012; Georgiou等, 2017; Malik等, 2018)。因此, 在外源碳转化的过程中, 土壤微生物既可以作为分解者调控非微生物来源碳的周转, 也可以作为贡献者调控微生物来源碳的形成(Schimmel和Schaeffer, 2012)。基于此, Liang等(2017)聚焦了土壤微生物体内合成代谢过程, 提出了以土壤微生物碳泵(microbial carbon pump, MCP)概念为核心的新的SOC形成和稳定机制——“土壤MCP概念体系”, 该体系将微生物对土壤植物源碳的转化以及微生物源碳的生成

中文引用格式: 梁超, 朱雪峰. 2021. 土壤微生物碳泵储碳机制概论. 中国科学: 地球科学, 51(5): 680–695, doi: [10.1360/SSTe-2020-0213](https://doi.org/10.1360/SSTe-2020-0213)

英文引用格式: Liang C, Zhu X. 2021. The soil microbial carbon pump as a new concept for terrestrial carbon sequestration. Science China Earth Sciences, 64(4): 545–558, <https://doi.org/10.1007/s11430-020-9705-9>

过程有机结合, 揭示了SOC数量与质量变化的微生物调控机理(图1). 本文详细解读了土壤MCP概念体系的内涵及其影响因素, 并针对当下具有代表性的土壤生态问题对该体系的应用前景进行了展望.

2 土壤MCP概念体系

土壤MCP概念体系简言之就是由土壤MCP介导并参与的SOC形成机制, 主要包括以下三方面内容: (1) 植物源碳的转化——土壤微生物对植物源碳转化的双重调控途径; (2) 土壤微生物源碳的生成——土壤MCP概念; (3) 土壤微生物源碳的稳定化——续埋效应. 具体阐释如下.

2.1 植物源碳转化的微生物双重调控途径——体外修饰与体内周转

土壤微生物对土壤碳循环分配过程的控制可根据其对植物源碳的利用模式不同, 分为以下两个途径. (1) 微生物的体外修饰(*ex vivo* modification): 土壤微生物通过分泌胞外酶分解或转化大分子植物源碳底物向土壤输送植物源残体的过程, 因此, 微生物扮演了分解者或者“加工者”的角色调控土壤有机碳库的动态. (2) 微生物的体内周转(*in vivo* turnover): 土壤微生物通过直接摄入小分子植物源碳底物经同化作用合成为自身生物量, 经过微生物细胞生长、数量增殖和死亡残体生成与积累等迭代过程向土壤输送微生物源有机碳, 即微生物主要以贡献者的角色调控土壤有机碳库中微生物来源碳的动态(Liang等, 2017).

在“体外修饰”途径中, 土壤微生物主要行使的是分解者的功能, 为了获取自身所需的能源和养分, 微生物会合成酶将其分泌到细胞外, 使其在土壤中或者结合在微生物细胞膜上催化分解土壤有机底物, 这类被微生物细胞分泌到胞外行使水解或氧化催化作用的酶被称为胞外酶(*extracellular enzymes*)(黄福贞, 1996). 在土壤碳、氮循环过程中被研究较多的胞外酶有氧化还原酶和水解酶, 如酚氧化酶、 β -葡萄糖苷酶和 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶. 酚氧化酶主要催化较难分解的芳香族化合物的氧化分解, 同时还兼具间接促进水解酶释放的作用; β -葡萄糖苷酶是纤维素水解酶, 可以将寡糖水解成单糖, 为土壤微生物提供可利用底物和能源; β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶通常可以催化几丁质和

图1 土壤微生物介导的陆地生态系统碳循环示意图

黄色领结图案表示微生物异化分解或催化过程. 途径A表示植物残体的部分分解产物贡献土壤稳定有机碳库的形成; 途径B表示土壤微生物通过死亡残体及其部分代谢产物等残留物质贡献土壤稳定有机碳库的形成, 该过程主要受土壤微生物碳泵的驱动和调控. 本图仅以植物凋落物与根际沉积物为例, 展示了土壤微生物在陆地生态系统碳循环过程中的介导作用, 其中的土壤微生物碳泵概念同样适用于其他类型的外源有机质输入, 如人为添加有机物料、动物残体或排泄物输入等

肽聚糖的水解, 释放土壤有机质中的碳和氮, 通常可以用该酶的活性反映土壤氮的可利用性(Luo等, 2017). 这些酶一方面可以有效地将土壤中不易被微生物直接利用的植物来源大分子进行“剪切”, 使其易于被微生物细胞直接吸收利用(Sinsabaugh等, 2009), 影响后续微生物源碳的产生过程; 另一方面, 那些经由“体外修饰”且不断被“加工”转化却仍然无法被微生物直接吸收利用的部分分解的植物残体, 也在一定程度上可以相对较为稳定地积累在土壤中, 调控土壤植物源碳的积累(Angst等, 2017; Liang等, 2017). 此外, 土壤有机质在胞外酶的催化分解过程中也会释放大量CO₂到空气中. Maire等(2013)发现, 当土壤灭菌后, 土壤中微生物来源的酶对土壤有机底物催化分解产生的CO₂可近似高达土壤呼吸的1/2. 由此可见, 土壤微生物“体外修饰”途径与土壤碳循环过程密切相关, 不仅可以为微生物提供可利用底物促进微生物源碳的生成, 也可以为土壤输送植物源部分分解的残体促进土壤植物源碳的积累, 同时该途径中胞外酶在催化底物分解的过程中也会向大气释放碳, 进而削弱土壤碳库的积累.

在“体内周转”途径中, 易于被微生物吸收利用的小分子有机质是微生物体内同化作用的重要驱动力(Zhu等, 2018), 这部分底物既可以是微生物通过“体外修饰”途径不断产生的植物源小分子, 也可以是土壤中

微生物源的易分解有机碳(Lehmann和Kleber, 2015), 经过微生物群落的吸收利用和生长迭代, 上述易利用碳底物逐渐被转化为相对较为稳定的微生物源碳, 包括微生物死亡残体和部分代谢产物, 进而贡献土壤碳库的形成和积累(Liang等, 2017)。

2.2 土壤微生物源碳的形成——土壤微生物碳泵

从上述微生物对外源碳的双重调控途径可以看出, 微生物的“体内周转”途径在微生物调控土壤碳库形成和积累过程中具有重要作用, Liang等(2017)将以该过程为驱动力的微生物源碳形成过程进一步抽象凝练成了土壤MCP概念, 即在具备可利用底物的情况下, 土壤微生物通过同化作用经由“体内周转”途径将土壤里易分解的有机物质转化为微生物生物量和自身代谢产物, 在微生物死亡后, 其死亡残体以及部分代谢产物会相对较为稳定地留存在土壤中以微生物残留物的形式贡献给土壤碳库, 随着微生物群落不断地生长、繁殖以及死亡的迭代过程, 微生物源稳定有机碳不断产生并逐渐在土壤中积累, 正向贡献了土壤碳库的形成。上述经由土壤微生物“体内周转”途径、以微生物群落生长死亡迭代过程为驱动力持续生成微生物残留物的过程即为土壤MCP。

2.3 微生物残留物的稳定机制——续埋效应

“续埋效应”(entombing effect)指的是微生物残留物在土壤里趋向稳定化的现象。长期微生物同化过程导致微生物死亡残体和部分代谢产物的持续积累, 促进了一系列微生物残留物类有机物质的形成, 此类化合物生成、积累并稳定于土壤中的过程就是“续埋效应”(Liang等, 2017)。其中, “续”取微生物源碳源源不断/连续产生之义, 主要对应土壤MCP持续产生微生物残留物的过程; 而“埋”则指土壤微生物残留物在土壤有机碳库中稳定化的过程, 主要基于微生物残留物在土壤中的物理保护作用而提出(Liang等, 2017)。近年来, 土壤团聚体以及土壤矿物对有机碳的保护被认为是SOC稳定的重要机制(Mikutta等, 2006; Schmidt等, 2011; Dungait等, 2012)。土壤团聚体能够将SOC包裹起来, 通过空间上的物理隔离保护SOC, 使其免受微生物的分解利用(Lützow等, 2006; Jastrow等, 2007; Lehmann和Kleber, 2015)。除了土壤团聚体对SOC的物理保护作用外, 土壤矿物也可以通过吸附或者与土壤有

机质结合形成较难被微生物分解利用的有机-无机复合体来稳定SOC, 即矿物学保护机制在有机碳稳定化过程中也发挥了重要作用(Lehmann等, 2007; Kögel-Knabner等, 2008; McCarthy等, 2008; Monreal等, 2010)。例如, 研究表明, 矿物结合有机质中, 相比于植物源多糖, 微生物来源的多糖贡献更大, 更容易与矿物结合而稳定存在于土壤(Rumpel等, 2010), 高岭土的添加可显著降低DNA碳的分解速率, 进一步证实了微生物源有机碳矿物学稳定机制的存在(Morrissey等, 2015)。

综上, 结合土壤微生物的代谢调控, 以土壤MCP为核心的概念体系描绘了植物源与微生物源碳流通的路径, 在由微生物通过分解与合成代谢作用驱动的陆地生态系统碳循环过程中, “体外修饰”途径是微生物分解大分子有机底物的主要方式, 该过程不仅直接影响着土壤非微生物来源碳的周转, 也影响着微生物“体内周转”途径的强度; “体内周转”途径作为土壤MCP的核心过程, 其强度将显著影响“续埋效应”对土壤碳固存的贡献。

3 土壤MCP介导的土壤碳截获过程影响因素

土壤MCP驱动的土壤碳截获主要依赖两个过程: 一是土壤微生物来源碳的生成, 另一个则是土壤微生物来源碳的稳定。因此, 微生物群落的内秉生理特征(physiology)以及土壤微生物源有机碳稳定机制是直接影响土壤MCP介导的碳截获过程的内在因素。鉴于土壤微生物群落对于环境变化的高度敏感性(Kim等, 2013; Mau等, 2015; Hermans等, 2017), 土壤因素、气候变化、土地利用和管理方式等外在因素可以通过影响微生物群落的结构、酶分泌特征以及生物量形成等内在特征影响土壤MCP介导的土壤碳截获过程(Schimmel和Schaeffer, 2012; Zhang等, 2016; Zhao等, 2016)。此外, 气候或人为扰动也可以通过影响土壤非生物与生物因素影响土壤MCP产物的生成及其在土壤中的稳定化过程。

3.1 内在因素

土壤微生物群落作为土壤MCP的核心和载体, 其自身生理特征包括微生物细胞生长速率、生长效率、

周转时间以及化学组成或化学计量学特征等(Sinsabaugh等, 2009; Zheng等, 2019). 其中, 微生物生长速率指单位时间内生成的微生物细胞数量. 生长效率限定了微生物的底物利用效率(carbon use efficiency, CUE), 指微生物将单位底物转化为自身生物量的能力. 两者结合细胞本身的生化特征共同决定和影响微生物源有机碳生成的数量和质量, 进而影响土壤碳在“土壤微生物量-微生物残留物”链条中的传递(Lee和Schmidt, 2014; Kallenbach等, 2015; Geyer等, 2016; Chen等, 2020). 前期的研究表明, 微生物群落生长速率和效率越高越有利于土壤碳的积累(Kallenbach等, 2015; Poeplau等, 2019; Prommer等, 2020), 然而较为活跃的微生物生长也会加速微生物对SOC的分解利用, 进而导致SOC的损失(Kivlin等, 2013; Jin等, 2020); 也有研究指出, 较低的CUE会限制微生物分解者生物量的合成, 降低了此部分微生物对土壤碳的分解, 进而有利于土壤碳的积累(Allison等, 2010). 由此可见, 微生物生长速率以及CUE与微生物介导的有机碳截获过程并非简单的线性关联, 这可能与土壤养分以及土壤含水量、温度等理化性质有关(Zheng等, 2019), 其调控机制尚待深入挖掘. 土壤微生物的化学计量特征主要指其生物量中碳、氮、磷等元素的比例, 该比值可以指示微生物养分需求、代谢过程以及酶学特征等与群落内秉特征相关的过程(许淼平等, 2018). Li Z L等(2020)的研究发现, 微生物生物量的化学计量比是影响氮矿化的决定因素; 较低的土壤微生物生物量碳磷比和氮磷比会加速SOC和氮的矿化(Ashraf等, 2020); 土壤微生物量碳和氮与SOC和全氮含量密切相关(Wu, 2020). 因此, 土壤微生物化学计量的特征不仅是土壤微生物群落代谢特征的重要指示, 同时也是预测不同生境下微生物群落代谢规律的关键, 进而有助于判断微生物群落驱动的土壤MCP功能对外界干扰的应对策略. 此外, 微生物生理特征具有生态尺度差异. 在个体尺度或者种属水平上, 微生物生理特征会因生长阶段和生境特点而异, 各自具备最适生长曲线; 而在群落尺度或者门水平上, 微生物生长特征受到各物种相对丰度、种群间竞争以及合作关系等的影响而呈现出群落综合特征(Blazewicz等, 2020). Liang等(2019)整合估算了温带区农田、草地和森林生态系统表层土壤中真菌和细菌来源死亡残体的数量以及其占SOC的比例, 量化均值结果表明微生物死亡残体占

SOC比例分别为农田55.6%、草地61.8%、森林32.6%. 上述比值是微生物残体在各生态系统内经过长时间积累后的结果, 因此微生物群落驱动的土壤MCP功能的具体评估也需要考虑其时间尺度效应. 综上, 探究不同生态与时间尺度的微生物生理特征对土壤MCP的影响更有助于阐明土壤MCP储碳机制与环境响应策略(Geyer等, 2016).

土壤微生物源有机碳的稳定机制是影响土壤MCP功能发挥的另一内在因素. SOC的稳定一方面与自身的化学结构和抗分解性质有关, 另一方面也与土壤对SOC的保护机制有关(Lützow等, 2006). 分子的化学特征, 包括分子量、极性和化学键等, 在一定程度上决定了化合物的相对稳定性. 一般来说, 低分子量的化合物通常较易被微生物分解利用, 而高分子量的化合物相对较难被分解, 因此在土壤中具有更长的保留时间(Malik等, 2016). 研究发现, 微生物细胞具备一些大分子聚合物成分(Amelung, 2001), 这可能是造成微生物源碳稳定不易被分解利用的原因. 然而也有研究发现, 当土壤养分不足时, 土壤微生物残体也可以作为有效氮素被微生物活体优先利用(Li L D等, 2019; Cui等, 2020); 此外也有研究发现, 稳定程度不同的土壤碳组分具有相似的分子组成(Jia等, 2020), 上述均说明土壤中微生物源有机碳的稳定并非受分子结构的单独制约(Lehmann和Kleber, 2015). 分子的抗分解特性是相对而非绝对, 其在分解前期对分解过程的制约性更为明显, 而在有机质分解后期, 土壤团聚体对有机质的物理保护和土壤矿物对有机质的吸附和结合是限制SOC分解过程的主要影响因素(Lützow等, 2006). 因此, 土壤微生物源碳的稳定性也与土壤环境密切相关.

目前, 土壤有机质被认为是由一系列大小各异、分解程度不同的植物源或者微生物源的有机碳组成的混合组分(Lehmann和Kleber, 2015). 不同粒级团聚体保护有机碳的效果各异, 其中大团聚体对SOC的保护作用较弱, 微团聚体对SOC的保护相对较强, 团聚体不仅可以利用底物与微生物进行物理上的隔离, 同时微团聚体中微生物来源的有机碳可以与矿物结合形成复合体而相对较为稳定的留存在土壤中(Lehmann等, 2007; Totsche等, 2018; Samson等, 2020). 土壤团聚体的形成和大小, 土壤矿物的种类、组成、比表面积以及带电荷量都会影响其对微生物源有机碳的吸附能力(Dontsova和Bigham, 2005; 汪景宽等, 2019), 进

而会影响土壤微生物残体在土壤中的稳定程度(Pronk等, 2015; Creamer等, 2019). 通常, 铁、铝氧化物含量较高的土壤, 对SOC的吸附能力较强, 其主要通过配体交换和静电作用来吸附土壤有机质(王磊等, 2017). 其次, 黏土矿物含量高的土壤, 其SOC的含量也相对较高(Wiesmeier等, 2019), 这主要与黏土矿物的比表面积较大有关(Singh等, 2016). 有研究显示, 比表面积相对较大的蒙脱石对微生物来源碳的吸附量要显著高于比表面积相对较低的高岭石(Dontsova和Bigham, 2005). 此外, 水合铁/铝氧化物还可以与黏土矿物相互作用, 结合有机质, 三者形成复合体, 使土壤有机质被稳定下来(Saidy等, 2013). 并且, 铁氧化物还具有促进土壤团聚体形成的作用, 正向影响SOC的物理保护过程(王璐莹等, 2018). 然而, 土壤微生物对土壤稳定碳库的矿化过程也会使得原本已稳定下来的微生物源碳被分解, 因此影响微生物分解矿化能力的外界因素也会间接影响“续埋效应”所稳定下来的土壤碳库的大小和质量(Liang等, 2017; Zhu等, 2020).

3.2 外在因素

土壤非生物因素, 如水分、土壤pH值、有机质含量以及温度等理化性质都会对土壤微生物群落的代谢活性、底物利用效率、生物量化学计量比和群落结构等产生影响, 进而影响微生物来源碳的生成、积累乃至后续的稳定化过程(Khan等, 2016; Yin等, 2016; 周正虎和王传宽, 2016; Zhou等, 2017; Malik等, 2018). 土壤水分含量过高且氧气不足时, 微生物生长效率降低导致CUE降低, 不利于微生物生物量的生成和死亡残体的积累(Zheng等, 2019); 土壤含水量较低时, 土壤微生物生物量碳氮比升高, 真菌生物量倾向于占主导地位(Ahmed等, 2019). Jones等(2019)通过对农田土壤的研究发现, 土壤pH值和交换性铝含量与微生物CUE显著相关, 并且发现当土壤pH值小于5.5时, 随着土壤酸度的增加, 微生物CUE逐渐降低, pH值大于5.5更有助于提升农田土壤微生物对底物的利用效率. 此外, 由于土壤pH值会影响土壤矿物表面位点, 其被认为是影响土壤矿物对有机质吸附结合能力的关键因素(王磊等, 2017). 因此, 土壤pH值的变动也会通过影响有机碳的稳定化进而影响土壤MCP介导的碳截获过程. 氨基糖作为土壤微生物死亡残体的生物标识物, 在许多生态系统的研究中都呈现出与SOC极强的正相关关系

(Amelung, 2001; Zhang等, 2013; Shao等, 2019), 因此有机质含量较高的土壤, 其土壤微生物死亡残体含量也可能相对较高. 另外, 土壤温度以及黏土矿物含量均会影响微生物量的周转速率: 土壤温度越高, 黏土矿物含量越低, 微生物量周转越快(Ali等, 2020). 土壤成土母质种类和土壤深度也均会对微生物死亡残体的数量产生影响, 而影响微生物对土壤碳形成和稳定的贡献(Moritz等, 2009; Ding等, 2017).

除了土壤非生物因素外, 土壤生物因素也显著影响着土壤微生物群落结构及其生物量的生成和死亡残体的积累. 土壤中除了微生物外还有许多与微生物在同一生境共栖并介导有机碳循环的土壤动物, 包括植食性、腐食性、捕食性、食微动物和杂食性的动物(Bardgett和Van Der Putten, 2014). 这些土壤动物既可以直接通过分泌物矿化分解土壤有机质, 也能够通过取食微生物影响微生物群落特征而间接影响土壤有机质的周转, 或是通过对土壤的搅拌混合作用增加微生物与有机残体的接触, 从而提高微生物对土壤有机质的分解利用(邵元虎等, 2015). 尽管土壤动物如此重要, 目前却鲜有研究工作直接评估在土壤动物的影响下, 微生物来源碳对SOC的贡献及其后续在土壤中的稳定化过程(Crowther等, 2012; Soong等, 2016; Gan等, 2018; Bray和Wickings, 2019; Gan和Wickings, 2020). 作为影响微生物群落的一个重要生物控制因素, 研究土壤动物对土壤MCP的生物调控机制有助于厘清土壤有机碳的生物地球化学循环过程及其生物截获机制(Grandy等, 2016).

另一方面, 土壤中存在着数量庞大的病毒群落, 其可通过侵染和裂解宿主细胞调控土壤微生物群落的内秉特征进而影响土壤MCP介导的有机碳截获过程. 当土壤微生物细胞被病毒侵染裂解后, 其内容物释放到土壤中, 可以直接影响土壤有机质的循环(Emerson, 2019); 被裂解微生物的非正常死亡也会影响土壤微生物死亡残体的数量和质量, 进而影响微生物源碳对土壤碳库的贡献(王光华等, 2020). 此外, 土壤微生物群落结构也会受到土壤病毒的影响和调控(Chow等, 2014; Braga等, 2020), 进而影响微生物群落介导的MCP功能. 尽管Min等(2019)通过宏病毒组的方法推测红树林土壤的病毒参与了土壤微生物量碳的生成和周转, 目前对于土壤病毒所介导的土壤元素循环机理研究尚属起步阶段. 开展土壤病毒对土壤MCP介导碳截

获影响的效应研究, 不仅有助于土壤碳截获机理的完善, 同时有利于深入认知土壤病毒的生态功能。

除上述土壤因素外, 气候变化也显著影响生态系统碳循环、土壤生态功能和可持续性(朴世龙等, 2019)。升温、降水格局的改变以及大气CO₂升高等气候变化不仅影响地上植被的生产力和陆地生态系统碳储量(范泽孟等, 2019), 还对地下根系碳的输入以及土壤微生物群落的结构和代谢功能影响巨大, 这势必影响土壤MCP功能的发挥(Mooney等, 1999; Jastrow等, 2005; Van Groenigen等, 2007; Frey等, 2008; Sokol和Bradford, 2019)。前期已有研究表明, 气候变化能够影响土壤微生物死亡残体的积累(Glaser等, 2006; Van Groenigen等, 2007; Liang等, 2015; Jia等, 2017)。土壤养分受限的生态系统内, 氮沉降可以缓解土壤养分的不足, 使得真菌群落生物量减少, 进而导致土壤中微生物来源碳的库容减小, 削弱微生物对土壤有机碳库的贡献(Liang和Balser, 2012); 而升温既能够削弱(Liang和Balser, 2012), 也能够增加(Ding等, 2019)微生物死亡残体对土壤碳库的贡献, 这种不一致的现象很可能是由于土壤类型和水分、养分的含量差异等因素导致。由此可见, 气候变化对微生物死亡残体介导的碳截获过程具有较为复杂的影响, 结果也不尽相同。但鉴于气候因素在上述某些情形下会对微生物残体产生消极影响而不利于土壤碳库的长期保持以及土壤MCP功能的发挥, 表明气候变化会对微生物介导的陆地生态系统碳的源-汇平衡产生深远影响(Liang等, 2015)。

土地管理和利用方式的变更在影响地上植被生产力的同时也显著影响着地下生物过程, 从而影响微生物介导的元素地球化学循环(Foley等, 2005)。很多研究表明, 耕作方式、施肥策略以及土地利用类型等会影响土壤有机质和微生物残体的含量(Joergensen等, 2010; Ding等, 2013; Zhang等, 2014; Zhu等, 2018)。例如, 长期的连作会降低土壤微生物死亡残体标识物氨基糖的含量, 即使退耕休养, 其含量也很难在短期内恢复(Amelung等, 2001; Lauer等, 2011)。另外, 长期施肥显著影响农田土壤各粒级团聚体中氨基糖的含量和分布, 施肥能够促进微生物死亡残体对土壤团聚体形成和稳定性的正向贡献, 进而有助于SOC的增加(Ding等, 2015)。Samson等(2020)研究发现, 含氮量较高的有机肥添加可以高效地促进农田土壤微生物来源有机碳

对土壤碳库形成和稳定化的贡献。Luo等(2020)关于高寒草原土外源添加养分的研究发现, 外源氮的添加可以提高真菌残体对SOC的贡献、丛枝菌根真菌的丰度以及真菌死亡残体对土壤团聚体形成的促进作用, 进而提高土壤对SOC的物理保护作用, 缓解土壤碳的流失。对于土地利用方式来说, 草地变为耕地后, 微生物来源碳明显降低(Guan等, 2018; Ding等, 2020)。此外, 外源输入有机质的数量、质量、化学计量比以及多样性会对土壤微生物群落的代谢活性产生影响, 进而影响微生物对外源碳的转化和土壤碳库的形成与积累(Singh等, 2007; Wiesmeier等, 2019)。例如, 作物秸秆还田一方面可以直接提高土壤微生物的数量、生物量、多样性和代谢活性(Wang等, 2017; 董亮等, 2017; Li T等, 2020), 增强微生物对于外源底物的转化, 促进微生物量碳的形成及其对SOC积累的贡献(Blagodatskaya等, 2009; Rottmann等, 2010); 另一方面, 秸秆还田也可以通过提高土壤团聚体的形成和稳定(Six等, 2000; 薛斌等, 2018; Cates等, 2019), 间接促进土壤微生物源碳在土壤碳库中的积累。外源有机质的化学计量比会影响土壤微生物量的化学计量比和周转时间, 进而影响土壤微生物生物量和残体的生成以及土壤碳氮截获过程(Khan和Joergensen, 2019; Cui等, 2020)。Lehmann等(2020)近期文章指出, 外源有机质的多样性将会影响微生物胞外酶的分泌, 进而影响土壤有机质的形成和分解过程, 由此可见, 外源植物碳的多样性可能会通过影响微生物“体外修饰”途径, 调控微生物的“体内周转”途径, 进而影响土壤MCP介导的土壤碳库形成过程。此外, 土地利用方式、外源氮养分的添加以及土壤pH值等理化性质也会对土壤病毒群落的丰度和结构造成影响, 进而影响病毒裂解对微生物群落介导的土壤碳截获过程的调控效应(Williamson等, 2005; Li Y T等, 2019; Bi等, 2020; 王光华等, 2020)。综上, 土地管理和利用方式的改变对土壤微生物死亡残体的积累具有很大影响, 是制约土壤MCP功能发挥的重要外在因素。

尽管本文提出的土壤MCP介导的土壤碳截获指的是土壤中有机碳的固定过程, 且该过程主要依赖于土壤微生物的代谢活动, 但在某些微生物过程相对较为微弱的地区, 如我国西部的荒漠地区, 非生物碳酸盐固碳过程也是影响土壤碳形成和稳定的重要途径(Li等, 2015; 李彦等, 2016)。尽管无机碳固定过程并没

有微生物的参与, 但无机碳的固存过程会影响土壤养分, 特别是磷的释放(Hartmann等, 2014), 且前期有报道指出, 无机碳的添加显著提高了土壤pH值、降低了真菌群落多样性, 并促进了土壤有机质的矿化过程(Xiao等, 2018), 提示土壤非生物固碳过程可能会通过影响土壤的理化性质影响土壤微生物群落的结构和代谢活性, 进而影响土壤MCP介导的SOC截获过程。

综上, 土壤微生物介导的碳截获受到土壤微生物群落生理特征、土壤微生物源有机碳稳定机制这些内在因素, 以及土壤生物与非生物因素、气候变化以及人为干扰等诸多外在因素的综合调控, 各驱动因子之间存在着复杂的交互作用。比如, 气候变化(包括升温、降雨格局改变、氮沉降以及大气CO₂浓度升高)可以单独或共同影响土壤生物和非生物因素, 进而对土壤微生物群落生理特征产生直接或间接的影响。与此同时, 土壤生物与非生物因素对气候变化的响应会反过来影响局域气候进而加剧或减缓气候变化。因此, 单一因子对土壤微生物群落介导的有机碳动态的研究无法全面、准确地模拟气候变化背景下土壤微生物群落的真实响应, 深入探究外在影响因素间的交互作用对土壤MCP内在影响因素和功能的影响与调控机制, 将更有助于阐明气候变化背景下陆地生态系统的储碳

机制和气候应对策略(图2)。

4 土壤MCP驱动的生态学问题——土壤MCP应用前景

土壤MCP概念通过对土壤微生物来源碳循环的现有认识加以整合理论化, 藉以说明微生物残留物积累(“续埋效应”)对土壤稳定有机碳的产生和固存具有重要作用。利用以土壤MCP为核心的概念体系描绘和解释微生物同化代谢在土壤碳固存中重要意义的同时, 也激发我们对当前一些基础生态问题的再思考, 提出重要的研究假设命题。

4.1 微生物双重转化途径对土壤稳定有机碳组成的调控

SOC分解过程既驱动生态系统碳循环又可重塑地下有机碳的组成和分配格局。SOC的组分及其复杂度是影响土壤性质以及诸如有机-矿物互作、环境可持续性、土壤固碳等功能的重要因素。传统观点认为, 在有机质分解的过程中, 即使起始输入的凋落物化学组成不同, 最终会逐步得到一系列化学结构相同的难降解化合物(Grandy和Neff, 2008; Wallenstein等, 2013);

图2 影响土壤微生物碳泵功能发挥的内在与外在因素示意图

与该趋同理论相悖的观点却认为,凋落物化学组成的起始差异将会伴随该外源碳进入土壤而一直存在(Stewart等, 2011; Filley等, 2008). 而Wickings等(2012)发现分解者群落自身性质能够在凋落物和有机质分解过程中调控其有机化学组成, 倾向于认为有机质的化学组成是由分解者调控. 上述三种观点对土壤碳组分复杂性调控的理解尽管不同, 但并不矛盾, 土壤MCP概念体系可以很好地将上述观点兼容并蓄, 阐明与微生物代谢和碳组分复杂性相关的分解者调控作用机制.

相对于植物细胞组分的多样, 微生物细胞组分的多样性较低, 从理论上讲, 微生物死亡残体积累会支持有机化学组分的趋同假设, 即在凋落物降解的过程中, 起始输入的化学组分各异的有机质在被微生物同化合成成为自身生物量后, 有机组分趋于相似. 经过不断的微生物“体内周转”后, 原本差异明显的外源有机质的化学组成和复杂性会趋于相同; 而另一些经过微生物“体外修饰”途径转化进入土壤有机碳库的植物源碳组分趋于不同, 使得原本差异可能并不明显的外源有机质化学组成和复杂性趋异(Liang等, 2017). 由此, 我们可以进一步假设经过有机质降解后的SOC的化学结构和复杂度取决于微生物“体内周转”和“体外修饰”两个途径的相对贡献, 即微生物代谢模式调控土壤稳定有机碳组成(图3a). 所以, 即使输入的凋落物相同, 经微生物作用后的产物化学组成也可能是趋异的, 即如果微生物的“体外修饰”作用占了主导, SOC产物的化学组成复杂性就会提高(Liang等, 2017).

4.2 微生物双重生态效应对土壤稳定有机碳储量的调控

土壤稳定碳库的动态变化一直是困扰土壤学家的难题. 由于土壤碳库巨大且异质性高, 很难对其库容量的变化进行有效捕捉, 阻碍了我们对碳循环机制的认知. 因此, 揭示自然生态系统地下微生物在碳固存和矿化间的平衡调控机制任重道远. 微生物在碳循环过程中的调节作用是矛盾对立的, 降解矿化SOC的微生物也会同时通过自身的同化合成生成土壤稳定有机碳. 因此, 我们认为土壤稳定碳的储量动态主要取决于微生物异化分解(矿化有机碳成 CO_2)和同化合成(微生物量生成和残留物积累)两个过程强度的消长(Liang等, 2017; Zhu等, 2020), 对于土壤稳定碳库动态的研究

要同时兼顾上述两种微生物功能.

“激发效应”指外源添加碳导致微生物分解土壤稳定有机碳的能力增强、 CO_2 释放量增加的现象(Nottingham等, 2009). 与“激发效应”损失土壤稳定碳相比, 微生物也会通过提高自身生物量和残留物的积累, 持续贡献微生物源的稳定有机碳(Liang和Balser, 2011; Miltner等, 2012), 即“续埋效应”. 尽管该效应对于土壤碳的形成和积累很重要, 但并未被纳入传统的土壤碳循环模型. 根据土壤MCP概念体系, 可以通过比较微生物“激发效应”和“续埋效应”各自的贡献程度来评价土壤稳定碳库的动态变化(图3b)(Liang等, 2017). 具体来说, 如果外源添加的有机质碳氮比较高, 真菌比例可能会相应增大(Miura等, 2013; 罗永清等, 2017). 由于真菌(相比细菌)合成自身细胞物质能力较强, 伴随着 CO_2 释放量升高的同时, 输入稳定碳库的真菌死亡残体会因此增加, 提高土壤中微生物源碳的积累(Luo等, 2020). 据此, “激发效应”和“续埋效应”会共同影响土壤稳定有机碳库的形成(图3b)(Liang等, 2017). 近期关于我国东北地区免耕黑土不同玉米秸秆还田量处理对土壤微生物群落和死亡残体影响的研究表明, 微生物死亡残体贡献SOC的能力和群落潜在的分解代谢功能具有处理间差异, 并且两者的结合能够解释各处理SOC数量的变化, 初步表明微生物分解和同化合成两个过程间的消长决定了SOC的数量(Zhu等, 2020), 为微生物双重生态效应调控土壤稳定有机碳储量的观点提供了部分数据支持.

4.3 土壤动物对土壤MCP介导的碳截获过程的影响

如前文所述, 土壤动物是影响土壤微生物群落的一个重要生物因素, 但其对土壤微生物残留物及其介导的碳截获过程的影响研究却尚属空白. 根据土壤动物的习性, 其对土壤MCP介导的有机碳截获过程的影响可能会包括以下三个方面: (1) 土壤动物代谢周转植物源有机碳, 影响进入土壤MCP的植物源碳或底物资源的可利用性; (2) 食微动物调控微生物群落生理特征, 影响土壤MCP的能力和效率; (3) 土壤动物活动改变土壤结构, 影响微生物源有机碳的稳定化过程(图3c).

具体来看, 对于植食性土壤动物来说, 其取食过程会直接影响微生物可利用植物源碳底物的数量和质量

图 3 土壤微生物碳泵概念体系下的土壤有机碳动态调控机制示意图

(Osler和Sommerkorn, 2007); 此外, 土壤动物的排泄物以及死亡残体也可以为土壤微生物提供可利用的有机碳资源(Hunter, 2001). 因此, 一定程度范围内的土壤动物取食过程可以增加微生物资源的可利用性, 进而促进微生物生物量及其死亡残留物的形成, 有利于土壤MCP功能的发挥. 然而, 大量食根昆虫的爆发或是腐食动物(如蚯蚓)的入侵可能会加剧土壤动物与微生物对可利用碳的竞争, 减少微生物可利用碳的数量, 从而导致微生物生物量合成的降低, 削弱土壤MCP介导的碳截获功能(Eisenhauer等, 2011). 对于食微动物来说, 其对于微生物的取食可以提高微生物群落更新的速率, 潜在降低微生物源碳的积累. 然而, 食微动物对于微生物的取食以及动物排泄物养分的释放也可能会刺

激微生物群落的生长与生物量的形成(Hanlon, 1981; Fu等, 2005; Osler和Sommerkorn, 2007; Crowther等, 2012). 此外, 食微动物的捕食很可能会影响微生物群落对于碳在生长和防御两个过程中的分配(Fine等, 2006), 使得微生物以合成和分泌防御代谢产物为主(Böllmann等, 2010), 进而降低对生物量碳合成的分配, 减少微生物源有机碳的生成. 对于穴居动物来说, 其可能会通过混合土壤、改变土壤结构的方式影响土壤团聚体的形成、土壤养分的分布状况进而影响微生物群落活性以及微生物源有机碳的稳定性(Li等, 2002; Jouquet等, 2006; Wilkinson等, 2009). 土壤动物剧烈的活动可能会降低土壤对微生物源有机碳的闭蓄保护, 导致原本稳定下来的微生物源碳更容易被暴露而被微生

物分解(Wolters, 2000).

5 结语

微生物源有机碳在土壤中广泛分布且可以通过物理保护或与土壤矿物相结合而形成相对稳定、不易被分解的形式,但目前尚缺少对该部分碳的准确定量.虽然我们可以预见,微生物通过“体内周转”和“体外修饰”过程调控SOC的化学组成,通过“激发效应”和“续埋效应”调控土壤稳定有机碳的储量动态,以及土壤动物会影响微生物源有机碳的形成和积累过程,但是我们目前对结合微生物的两个代谢途径及其生态效应的认识远远不足,对土壤动物在微生物源碳截获的全链条过程中的影响缺乏认知和评估.因此,对于全球气候变化条件下,地下碳的分配格局和对碳循环的预测尚有诸多不确定性.关于土壤微生物固碳机理的研究,对于认识与完善全球碳循环模型,以及制定提高陆地碳截获能力的策略都是必不可少的.这里特别关注的“土壤MCP”概念,它把微生物通过同化作用将有机碳合成至自身生物量,再通过残留物形式不断输入到稳定土壤有机碳库的过程抽象概念化,并扩延成了与陆地生态系统碳循环和全球气候变化密切相关的新的概念体系.诚然,该概念体系需要融合多学科的研究方法而得到进一步的完善,以便更好地指导微生物残留物形成和响应全球变化机制的研究.

未来,关于土壤MCP研究的关键在于对土壤MCP分子生物学过程与机制、环境生态效应,以及生物地球化学循环过程的综合探究和分析.从微生物学机制入手,综合运用同位素示踪和组学的方法与技术,以分子生物学视角探究土壤MCP周转运行的内在机理.同时,探究生物和非生物因素对土壤MCP的影响机制,厘清土壤MCP的环境适应机制和响应策略,为应对气候变化、调控土壤MCP固碳效率提供理论指导.另外,结合当今气候变化的重要命题,通过模型手段解析土壤MCP的生物地球化学过程,从生态系统尺度上衡量和评价土壤MCP生态效应.综合上述从微观到宏观的多层次分析和考量,为陆地生态系统储碳策略的提出与评估提供技术支持与科学参考.

致谢 衷心感谢中国科学院沈阳应用生态研究所生态系统微生物学课题组与物质循环课题组的支持, Joshua

Schimel教授以及诸多同仁的帮助.

参考文献

- 董亮, 田慎重, 王学君, 孙泽强, 郑东峰, 刘盛林, 董晓霞, 郭洪海, 罗加法. 2017. 秸秆还田对土壤养分及土壤微生物数量的影响. *中国农学通报*, 33: 77–80
- 范泽孟, 范斌, 岳天祥. 2019. 欧亚大陆植被生态系统潜在分布情景及其对气候变化的响应. *中国科学: 地球科学*, 49: 1817–1830
- 黄福贞. 1996. 分解者在生态系统物质循环中的作用. *生物学通报*, 31: 15–16
- 李彦, 王玉刚, 唐立松. 2016. 重新被“激活”的土壤无机碳研究. *土壤学报*, 4: 845–849
- 罗永清, 赵学勇, 王涛, 李玉强, 左小安, 丁杰萍. 2017. 植物根系分解及其对生物和非生物因素的响应机理研究进展. *草业学报*, 26: 197–207
- 朴世龙, 张新平, 陈安平, 刘强, 连旭, 王旭辉, 彭书时, 吴秀臣. 2019. 极端气候事件对陆地生态系统碳循环的影响. *中国科学: 地球科学*, 49: 1321–1334
- 邵元虎, 张卫信, 刘胜杰, 王晓丽, 傅声雷. 2015. 土壤动物多样性及其生态功能. *生态学报*, 35: 6614–6625
- 汪景宽, 徐英德, 丁凡, 高晓丹, 李双异, 孙良杰, 安婷婷, 裴久渤, 李明, 王阳, 张维俊, 葛壮. 2019. 植物残体向土壤有机质转化过程及其稳定机制的研究进展. *土壤学报*, 56: 528–540
- 王光华, 刘俊杰, 朱冬, 叶茂, 朱永官. 2020. 土壤病毒的研究进展与挑战. *土壤学报*, 57: 1319–1332
- 王磊, 应蓉蓉, 石佳奇, 龙涛, 林玉锁. 2017. 土壤矿物对有机质的吸附与固定机制研究进展. *土壤学报*, 54: 805–818
- 王璐莹, 秦雷, 吕宪国, 姜明, 邹元春. 2018. 铁促进土壤有机碳累积作用研究进展. *土壤学报*, 55: 1041–1050
- 许森平, 任成杰, 张伟, 陈正兴, 付淑月, 刘伟超, 杨改河, 韩新辉. 2018. 土壤微生物生物量碳氮磷与土壤酶化学计量对气候变化的响应机制. *应用生态学报*, 29: 2445–2454
- 薛斌, 黄丽, 陈涛. 2018. 连续秸秆还田和免耕对土壤团聚体及有机碳的影响. *水土保持学报*, 32: 182–189
- 周正虎, 王传宽. 2016. 生态系统演替过程中土壤与微生物碳氮磷化学计量关系的变化. *植物生态学报*, 40: 1257–1266
- Ahmed I U, Mengistie H K, Godbold D L, Sandén H. 2019. Soil moisture integrates the influence of land-use and season on soil microbial community composition in the Ethiopian highlands. *Appl Soil Ecol*, 135: 85–90
- Ali R S, Poll C, Kandeler E. 2020. Soil properties control microbial carbon assimilation and its mean residence time. *Front Environ Sci*, 8: 33
- Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. 2010. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nat*

- Geosci*, 3: 336–340
- Amelung W. 2001. Methods using amino sugars as markers for microbial residues in soil. In: *Assessment Methods for Soil Carbon*. Boca Raton: Lewis Publishers. 233–270
- Amelung W, Kimble J M, Samson-Liebig S, Follett R F. 2001. Restoration of microbial residues in soils of the conservation reserve program. *Soil Sci Soc Am J*, 65: 1704–1709
- Angst G, Mueller K E, Kögel-Knabner I, Freeman K H, Mueller C W. 2017. Aggregation controls the stability of lignin and lipids in clay-sized particulate and mineral associated organic matter. *Biogeochemistry*, 132: 307–324
- Ashraf M N, Hu C, Wu L, Duan Y H, Zhang W J, Aziz T, Cai A D, Abrar M M, Xu M G. 2020. Soil and microbial biomass stoichiometry regulate soil organic carbon and nitrogen mineralization in rice-wheat rotation subjected to long-term fertilization. *J Soils Sedim*, 20: 3103–3113
- Bardgett R D, Van Der Putten W H. 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515: 505–511
- Bi L, Yu D T, Du S, Zhang L M, Zhang L Y, Wu C F, Xiong C, Han L L, He J Z. 2020. Diversity and potential biogeochemical impacts of viruses in bulk and rhizosphere soils. *Environ Microbiol*, 1462–2920.15010
- Blagodatskaya E V, Blagodatsky S A, Anderson T H, Kuzyakov Y. 2009. Contrasting effects of glucose, living roots and maize straw on microbial growth kinetics and substrate availability in soil. *Eur J Soil Sci*, 60: 186–197
- Blazewicz S J, Hungate B A, Koch B J, Nuccio E E, Morrissey E, Brodie E L, Schwartz E, Pett-Ridge J, Firestone M K. 2020. Taxon-specific microbial growth and mortality patterns reveal distinct temporal population responses to rewetting in a California grassland soil. *ISME J*, 14: 1520–1532
- Böllmann J, Elmer M, Wöllecke J, Raidl S, Hüttel R F. 2010. Defensive strategies of soil fungi to prevent grazing by *Folsomia candida* (Collembola). *Pedobiologia*, 53: 107–114
- Braga L P P, Spor A, Kot W, Breuil M C, Hansen L H, Setubal J C, Philippot L. 2020. Impact of phages on soil bacterial communities and nitrogen availability under different assembly scenarios. *Microbiome*, 8: 1–4
- Bray N, Wickings K. 2019. The roles of invertebrates in the urban soil microbiome. *Front Ecol Evol*, 7: 359
- Cates A M, Braus M J, Whitman T L, Jackson R D. 2019. Separate drivers for microbial carbon mineralization and physical protection of carbon. *Soil Biol Biochem*, 133: 72–82
- Chen X B, Xia Y H, Rui Y C, Ning Z, Hu Y J, Tang H M, He H B, Li H X, Kuzyakov Y, Ge T D, Wu J S, Su Y R. 2020. Microbial carbon use efficiency, biomass turnover, and necromass accumulation in paddy soil depending on fertilization. *Agr Ecosyst Environ*, 292: 106816
- Chow C E T, Kim D Y, Sachdeva R, Caron D A, Fuhrman J A. 2014. Top-down controls on bacterial community structure: Microbial network analysis of bacteria, T4-like viruses and protists. *ISME J*, 8: 816–829
- Cotrufo M F, Wallenstein M D, Boot C M, Deneff K, Paul E. 2013. 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? *Glob Change Biol*, 19: 988–995
- Creamer C A, Foster A L, Lawrence C, McFarland J, Schulz M, Waldrop M P. 2019. Mineralogy dictates the initial mechanism of microbial necromass association. *Geochim Cosmochim Acta*, 260: 161–176
- Crowther T W, Boddy L, Jones T H. 2012. Functional and ecological consequences of saprotrophic fungus-grazer interactions. *ISME J*, 6: 1992–2001
- Cui J, Zhu Z K, Xu X L, Liu S L, Jones D L, Kuzyakov Y, Shibistova O, Wu J S, Ge T D. 2020. Carbon and nitrogen recycling from microbial necromass to cope with C:N stoichiometric imbalance by priming. *Soil Biol Biochem*, 142: 107720
- Ding X L, Chen S Y, Zhang B, Liang C, He H B, Horwath W R. 2019. Warming increases microbial residue contribution to soil organic carbon in an alpine meadow. *Soil Biol Biochem*, 135: 13–19
- Ding X L, Han X Z, Zhang X D, Qiao Y F. 2013. Effects of contrasting agricultural management on microbial residues in a Mollisol in China. *Soil Tillage Res*, 130: 13–17
- Ding X L, Liang C, Zhang B, Yuan Y R, Han X Z. 2015. Higher rates of manure application lead to greater accumulation of both fungal and bacterial residues in macroaggregates of a clay soil. *Soil Biol Biochem*, 84: 137–146
- Ding X L, Zhang B, Lü X X, Wang J K, Horwath W R. 2017. Parent material and conifer biome influence microbial residue accumulation in forest soils. *Soil Biol Biochem*, 107: 1–9
- Ding X L, Zhang B, Wei Z B, He H B, Filley T R. 2020. Conversion of grassland into cropland affects microbial residue carbon retention in both surface and subsurface soils of a temperate agroecosystem. *Biol Fertil Soils*, 56: 137–143
- Dontsova K M, Bigham J M. 2005. Anionic polysaccharide sorption by clay minerals. *Soil Sci Soc Am J*, 69: 1026–1035
- Dungait J A, Hopkins D W, Gregory A S, Whitmore A P. 2012. Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Glob Change Biol*, 18: 1781–1796
- Eisenhauer N, Schläpghammerský J, Reich P B, Frelich L E. 2011. The wave towards a new steady state: Effects of earthworm invasion on

- soil microbial functions. *Biol Invasions*, 13: 2191–2196
- Emerson J B. 2019. Soil viruses: A new hope. *mSystems*, 4: e00120-19
- Filley T R, Boutton T W, Liao J D, Jastrow J D, Gamblin D E. 2008. Chemical changes to nonaggregated particulate soil organic matter following grassland-to-woodland transition in a subtropical savanna. *J Geophys Res*, 113: G03009
- Fine P V A, Miller Z J, Mesones I, Irazuzta S, Appel H M, Stevens M H H, Sääksjärvi I, Schultz J C, Coley P D. 2006. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, 87: S150–S162
- Foley J A, DeFries R, Asner G P, Barford C, Bonan G, Carpenter S R, Chapin F S, Coe M T, Daily G C, Gibbs H K, Helkowski J H, Holloway T, Howard E A, Kucharik C J, Monfreda C, Patz J A, Prentice I C, Ramankutty N, Snyder P K. 2005. Global consequences of land use. *Science*, 309: 570–574
- Frey S D, Drijber R, Smith H, Melillo J. 2008. Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming. *Soil Biol Biochem*, 40: 2904–2907
- Fu S L, Ferris H, Brown D, Plant R. 2005. Does the positive feedback effect of nematodes on the biomass and activity of their bacteria prey vary with nematode species and population size? *Soil Biol Biochem*, 37: 1979–1987
- Gan H J, Liang C, Wickings K. 2018. Root herbivores accelerate carbon inputs to soil and drive changes in biogeochemical processes. *Rhizosphere*, 6: 112–115
- Gan H J, Wickings K. 2020. Root herbivory and soil carbon cycling: Shedding “green” light onto a “brown” world. *Soil Biol Biochem*, 150: 107972
- Georgiou K, Abramoff R Z, Harte J, Riley W J, Torn M S. 2017. Microbial community-level regulation explains soil carbon responses to long-term litter manipulations. *Nat Commun*, 8: 1223
- Geyer K M, Kyker-Snowman E, Grandy A S, Frey S D. 2016. Microbial carbon use efficiency: Accounting for population, community, and ecosystem-scale controls over the fate of metabolized organic matter. *Biogeochemistry*, 127: 173–188
- Glaser B, Millar N, Blum H. 2006. Sequestration and turnover of bacterial- and fungal-derived carbon in a temperate grassland soil under long-term elevated atmospheric $p\text{CO}_2$. *Glob Change Biol*, 12: 1521–1531
- Grandy A S, Neff J C. 2008. Molecular C dynamics downstream: The biochemical decomposition sequence and its impact on soil organic matter structure and function. *Sci Total Environ*, 404: 297–307
- Grandy A S, Wieder W R, Wickings K, Kyker-Snowman E. 2016. Beyond microbes: Are fauna the next frontier in soil biogeochemical models? *Soil Biol Biochem*, 102: 40–44
- Guan Z H, Li X G, Wang L, Mou X M, Kuzyakov Y. 2018. Conversion of Tibetan grasslands to croplands decreases accumulation of microbially synthesized compounds in soil. *Soil Biol Biochem*, 123: 10–20
- Hanlon R D G. 1981. Influence of grazing by Collembola on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentration. *Oikos*, 36: 362–367
- Hartmann J, Moosdorf N, Lauerwald R, Hinderer M, West A J. 2014. Global chemical weathering and associated P-release—The role of lithology, temperature and soil properties. *Chem Geol*, 363: 145–163
- Hermans S M, Buckley H L, Case B S, Curran-Cournane F, Taylor M, Lear G. 2017. Bacteria as emerging indicators of soil condition. *Appl Environ Microbiol*, 83: e02826-16
- Hunter M D. 2001. Insect population dynamics meets ecosystem ecology: Effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agric For Entomol*, 3: 77–84
- Jastrow J D, Amonette J E, Bailey V L. 2007. Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration. *Clim Change*, 80: 5–23
- Jastrow J D, Michael Miller R, Matamala R, Norby R J, Boutton T W, Rice C W, Owensby C E. 2005. Elevated atmospheric carbon dioxide increases soil carbon. *Glob Change Biol*, 11: 2057–2064
- Jia J, Feng X J, He J S, He H B, Lin L, Liu Z G. 2017. Comparing microbial carbon sequestration and priming in the subsoil versus topsoil of a Qinghai-Tibetan alpine grassland. *Soil Biol Biochem*, 104: 141–151
- Jia Y F, Kuzyakov Y, Wang G A, Tan W B, Zhu B, Feng X J. 2020. Temperature sensitivity of decomposition of soil organic matter fractions increases with their turnover time. *Land Degrad Dev*, 31: 632–645
- Jin J, Wood J, Franks A, Armstrong R, Tang C X. 2020. Long-term CO_2 enrichment alters the diversity and function of the microbial community in soils with high organic carbon. *Soil Biol Biochem*, 144: 107780
- Jin M, Guo X, Zhang R, Qu W, Gao B L, Zeng R Y. 2019. Diversities and potential biogeochemical impacts of mangrove soil viruses. *Microbiome*, 7: 58
- Joergensen R G, Mäder P, Fließbach A. 2010. Long-term effects of organic farming on fungal and bacterial residues in relation to microbial energy metabolism. *Biol Fertil Soils*, 46: 303–307
- Jones D L, Cooledge E C, Hoyle F C, Griffiths R I, Murphy D V. 2019. pH and exchangeable aluminum are major regulators of microbial energy flow and carbon use efficiency in soil microbial communities. *Soil Biol Biochem*, 138: 107584
- Jouquet P, Dauber J, Lagerlöf J, Lavelle P, Lepage M. 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental

- effects on soil and feedback loops. *Appl Soil Ecol*, 32: 153–164
- Kallenbach C M, Frey S D, Grandy A S. 2016. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nat Commun*, 7: 13630
- Kallenbach C M, Grandy A S, Frey S D, Diefendorf A F. 2015. Microbial physiology and necromass regulate agricultural soil carbon accumulation. *Soil Biol Biochem*, 91: 279–290
- Khan K S, Joergensen R G. 2019. Stoichiometry of the soil microbial biomass in response to amendments with varying C/N/P/S ratios. *Biol Fertil Soils*, 55: 265–274
- Khan K S, Mack R, Castillo X, Kaiser M, Joergensen R G. 2016. Microbial biomass, fungal and bacterial residues, and their relationships to the soil organic matter C/N/P/S ratios. *Geoderma*, 271: 115–123
- Kim M, Heo E, Kang H, Adams J. 2013. Changes in soil bacterial community structure with increasing disturbance frequency. *Microb Ecol*, 66: 171–181
- Kivlin S N, Waring B G, Averill C, Hawkes C V. 2013. Tradeoffs in microbial carbon allocation may mediate soil carbon storage in future climates. *Front Microbiol*, 4: 261
- Kögel-Knabner I, Guggenberger G, Kleber M, Kandeler E, Kalbitz K, Scheu S, Eusterhues K, Leinweber P. 2008. Organo-mineral associations in temperate soils: Integrating biology, mineralogy, and organic matter chemistry. *J Plant Nutr Soil Sci*, 171: 61–82
- Lal R. 2004. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, 304: 1623–1627
- Lauer F, Kösters R, Du Preez C C, Amelung W. 2011. Microbial residues as indicators of soil restoration in South African secondary pastures. *Soil Biol Biochem*, 43: 787–794
- Lee Z M, Schmidt T M. 2014. Bacterial growth efficiency varies in soils under different land management practices. *Soil Biol Biochem*, 69: 282–290
- Lehmann J, Hansel C M, Kaiser C, Kleber M, Maher K, Manzoni S, Nunan N, Reichstein M, Schimel J P, Torn M S, Wieder W R, Kögel-Knabner I. 2020. Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity. *Nat Geosci*, 13: 529–534
- Lehmann J, Kinyangi J, Solomon D. 2007. Organic matter stabilization in soil microaggregates: Implications from spatial heterogeneity of organic carbon contents and carbon forms. *Biogeochemistry*, 85: 45–57
- Lehmann J, Kleber M. 2015. The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528: 60–68
- Li L D, Wilson C B, He H B, Zhang X D, Zhou F, Schaeffer S M. 2019. Physical, biochemical, and microbial controls on amino sugar accumulation in soils under long-term cover cropping and no-tillage farming. *Soil Biol Biochem*, 135: 369–378
- Li T, Sun Z G, He C, Ge X Y, Ouyang Z, Wu L F. 2020. Changes in soil bacterial community structure and microbial function caused by straw retention in the North China Plain. *Arch Agron Soil Sci*, 66: 46–57
- Li X Y, Fisk M C, Fahey T J, Bohlen P J. 2002. Influence of earthworm invasion on soil microbial biomass and activity in a northern hardwood forest. *Soil Biol Biochem*, 34: 1929–1937
- Li Y T, Sun H, Yang W C, Chen G X, Xu H. 2019. Dynamics of bacterial and viral communities in paddy soil with irrigation and urea application. *Viruses*, 11: 347
- Li Y, Wang Y G, Houghton R A, Tang L S. 2015. Hidden carbon sink beneath desert. *Geophys Res Lett*, 42: 5880–5887
- Li Z L, Zeng Z Q, Tian D S, Wang J S, Fu Z, Wang B X, Tang Z, Chen W N, Chen H Y H, Wang C H, Yi C X, Niu S L. 2020. The stoichiometry of soil microbial biomass determines metabolic quotient of nitrogen mineralization. *Environ Res Lett*, 15: 034005
- Liang C, Amelung W, Lehmann J, Kästner M. 2019. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. *Glob Change Biol*, 25: 3578–3590
- Liang C, Balser T C. 2011. Microbial production of recalcitrant organic matter in global soils: Implications for productivity and climate policy. *Nat Rev Microbiol*, 9: 75
- Liang C, Balser T C. 2012. Warming and nitrogen deposition lessen microbial residue contribution to soil carbon pool. *Nat Commun*, 3: 1222
- Liang C, Gutknecht J L M, Balser T C. 2015. Microbial lipid and amino sugar responses to long-term simulated global environmental changes in a California annual grassland. *Front Microbiol*, 6: 385
- Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. 2017. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nat Microbiol*, 2: 17105
- Luo L, Meng H, Gu J D. 2017. Microbial extracellular enzymes in biogeochemical cycling of ecosystems. *J Environ Manage*, 197: 539–549
- Luo R, Kuzyakov Y, Liu D, Fan J, Luo J, Lindsey S, He J S, Ding W. 2020. Nutrient addition reduces carbon sequestration in a Tibetan grassland soil: Disentangling microbial and physical controls. *Soil Biol Biochem*, 144: 107764
- Lützow M V, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, Matzner E, Guggenberger G, Marschner B, Flessa H. 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: Mechanisms and their relevance under different soil conditions—A review. *Eur J Soil Sci*, 57: 426–445
- Maire V, Alvarez G, Colombet J, Comby A, Despinasse R, Dubreucq E, Joly M, Lehours A C, Perrier V, Shahzad T, Fontaine S. 2013. An unknown oxidative metabolism substantially contributes to soil CO₂ emissions. *Biogeosciences*, 10: 1155–1167

- 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, Bland A, Clark I M, Whitaker J, Pywell R F, Ostle N, Gleixner G, Griffiths R I. 2018. Land use driven change in soil pH affects microbial carbon cycling processes. *Nat Commun*, 9: 3591
- Malik A A, Roth V N, Hébert M, Tremblay L, Dittmar T, Gleixner G. 2016. Linking molecular size, composition and carbon turnover of extractable soil microbial compounds. *Soil Biol Biochem*, 100: 66–73
- Mau R L, Liu C M, Aziz M, Schwartz E, Dijkstra P, Marks J C, Price L B, Keim P, Hungate B A. 2015. Linking soil bacterial biodiversity and soil carbon stability. *ISME J*, 9: 1477–1480
- McCarthy J F, Ilavsky J, Jastrow J D, Mayer L M, Perfect E, Zhuang J. 2008. Protection of organic carbon in soil microaggregates via restructuring of aggregate porosity and filling of pores with accumulating organic matter. *Geochim Cosmochim Acta*, 72: 4725–4744
- Mikutta R, Kleber M, Torn M S, Jahn R. 2006. Stabilization of soil organic matter: Association with minerals or chemical recalcitrance? *Biogeochemistry*, 77: 25–56
- Miltner A, Bombach P, Schmidt-Brücken B, Kästner M. 2012. SOM genesis: Microbial biomass as a significant source. *Biogeochemistry*, 111: 41–55
- Min J, Guo X, Zhang R, Gao B L, Zeng R Y. 2019. Diversities and potential biogeochemical impacts of mangrove soil viruses. *Microbiome*, 7: 58
- Miura T, Niswati A, Swibawa I G, Haryani S, Gunito H, Kaneko N. 2013. No tillage and bagasse mulching alter fungal biomass and community structure during decomposition of sugarcane leaf litter in Lampung Province, Sumatra, Indonesia. *Soil Biol Biochem*, 58: 27–35
- Monreal C M, Sultan Y, Schnitzer M. 2010. Soil organic matter in nano-scale structures of a cultivated Black Chernozem. *Geoderma*, 159: 237–242
- Mooney H A, Canadell J, Chapin F S III, Ehleringer J R, Körner Ch, McMurtrie R E, Parton W J, Pitelka L F, Schulze E-D. 1999. Ecosystem physiology responses to global change. In: Walker B, Steffen W, Canadell J, Ingram J, eds. *The Terrestrial Biosphere and Global Change: Implications for Natural and Managed Ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press. 141–189
- Moritz L K, Liang C, Wagai R, Kitayama K, Balser T C. 2009. Vertical distribution and pools of microbial residues in tropical forest soils formed from distinct parent materials. *Biogeochemistry*, 92: 83–94
- Morrissey E M, McHugh T A, Preteska L, Hayer M, Dijkstra P, Hungate B A, Schwartz E. 2015. Dynamics of extracellular DNA decomposition and bacterial community composition in soil. *Soil Biol Biochem*, 86: 42–49
- Nottingham A T, Griffiths H, Chamberlain P M, Stott A W, Tanner E V J. 2009. Soil priming by sugar and leaf-litter substrates: A link to microbial groups. *Appl Soil Ecol*, 42: 183–190
- Osler G H R, Sommerkorn M. 2007. Toward a complete soil C and N cycle: Incorporating the soil fauna. *Ecology*, 88: 1611–1621
- Poeplau C, Helfrich M, Dechow R, Szoboszlay M, Tebbe C C, Don A, Greiner B, Zopf D, Thumm U, Korevaar H, Geerts R. 2019. Increased microbial anabolism contributes to soil carbon sequestration by mineral fertilization in temperate grasslands. *Soil Biol Biochem*, 130: 167–176
- Prommer J, Walker T W N, Wanek W, Braun J, Zezula D, Hu Y, Hofhansl F, Richter A. 2020. Increased microbial growth, biomass, and turnover drive soil organic carbon accumulation at higher plant diversity. *Glob Change Biol*, 26: 669–681
- Pronk G J, Heister K, Kögel-Knabner I. 2015. Amino sugars reflect microbial residues as affected by clay mineral composition of artificial soils. *Org Geochem*, 83–84: 109–113
- Rasse D P, Rumpel C, Dignac M F. 2005. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant Soil*, 269: 341–356
- Rottmann N, Dyckmans J, Joergensen R G. 2010. Microbial use and decomposition of maize leaf straw incubated in packed soil columns at different depths. *Eur J Soil Biol*, 46: 27–33
- Rumpel C, Eusterhues K, Kögel-Knabner I. 2010. Non-cellulosic neutral sugar contribution to mineral associated organic matter in top- and subsoil horizons of two acid forest soils. *Soil Biol Biochem*, 42: 379–382
- Rustad L E, Huntington T G, Boone R D. 2000. Controls on soil respiration: Implications for climate change. *Biogeochemistry*, 48: 1–6
- Saidy A R, Smernik R J, Baldock J A, Kaiser K, Sanderman J. 2013. The sorption of organic carbon onto differing clay minerals in the presence and absence of hydrous iron oxide. *Geoderma*, 209–210: 15–21
- Samson M E, Chantigny M H, Vanasse A, Menasseri-Aubry S, Royer I, Angers D A. 2020. Management practices differently affect particulate and mineral-associated organic matter and their precursors in arable soils. *Soil Biol Biochem*, 148: 107867
- Sanderman J, Hengl T, Fiske G J. 2017. Soil carbon debt of 12,000 years of human land use. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 9575–9580
- Schimel J P, Schaeffer S M. 2012. Microbial control over carbon cycling in soil. *Front Microbiol*, 3: 348
- Schmidt M W I, Torn M S, Abiven S, Dittmar T, Guggenberger G, Janssens I A, Kleber M, Kögel-Knabner I, Lehmann J, Manning D A C, Nannipieri P, Rasse D P, Weiner S, Trumbore S E. 2011.

- Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478: 49–56
- Shao P S, Liang C, Lynch L, Xie H T, Bao X L. 2019. Reforestation accelerates soil organic carbon accumulation: Evidence from microbial biomarkers. *Soil Biol Biochem*, 131: 182–190
- Singh M, Sarkar B, Biswas B, Churchman J, Bolan N S. 2016. Adsorption-desorption behavior of dissolved organic carbon by soil clay fractions of varying mineralogy. *Geoderma*, 280: 47–56
- Singh S, Ghoshal N, Singh K P. 2007. Variations in soil microbial biomass and crop roots due to differing resource quality inputs in a tropical dryland agroecosystem. *Soil Biol Biochem*, 39: 76–86
- Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. 2009. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*, 462: 795–798
- Six J, Elliott E T, Paustian K. 2000. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biol Biochem*, 32: 2099–2103
- Sokol N W, Bradford M A. 2019. Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input. *Nat Geosci*, 12: 46–53
- Soong J L, Vandegehuchte M L, Horton A J, Nielsen U N, Deneff K, Shaw E A, de Tomasel C M, Parton W, Wall D H, Cotrufo M F. 2016. Soil microarthropods support ecosystem productivity and soil C accrual: Evidence from a litter decomposition study in the tallgrass prairie. *Soil Biol Biochem*, 92: 230–238
- Stewart C E, Neff J C, Amatangelo K L, Vitousek P M. 2011. Vegetation effects on soil organic matter chemistry of aggregate fractions in a Hawaiian forest. *Ecosystems*, 14: 382–397
- Stockmann U, Adams M A, Crawford J W, Field D J, Henakaarchchi N, Jenkins M, Minasny B, McBratney A B, Courcelles V R, Singh K, Wheeler I, Abbott L, Angers D A, Baldock J, Bird M, Brookes P C, Chenu C, Jastrow J D, Lal R, Lehmann J, O'Donnell A G, Parton W J, Whitehead D, Zimmermann M. 2013. The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agr Ecosyst Environ*, 164: 80–99
- Totsche K U, Amelung W, Gerzabek M H, Guggenberger G, Klumpp E, Knief C, Lehdorff E, Mikutta R, Peth S, Prechtel A, Ray N, Kögel-Knabner I. 2018. Microaggregates in soils. *J Plant Nutr Soil Sci*, 181: 104–136
- Van Groenigen K J, Six J, Harris D, Van Kessel C. 2007. Elevated CO₂ does not favor a fungal decomposition pathway. *Soil Biol Biochem*, 39: 2168–2172
- Wallenstein M D, Haddix M L, Ayres E, Steltzer H, Magrini-Bair K A, Paul E A. 2013. Litter chemistry changes more rapidly when decomposed at home but converges during decomposition-transformation. *Soil Biol Biochem*, 57: 311–319
- Wang Y, Li C Y, Tu C, Hoyt G D, DeForest J L, Hu S J. 2017. Long-term no-tillage and organic input management enhanced the diversity and stability of soil microbial community. *Sci Total Environ*, 609: 341–347
- Wickings K, Grandy A S, Reed S C, Cleveland C C. 2012. The origin of litter chemical complexity during decomposition. *Ecol Lett*, 15: 1180–1188
- Wiesmeier M, Urbanski L, Hobbey E, Lang B, von Lützw M, Marin-Spiotta E, van Wesemael B, Rabot E, Ließ M, Garcia-Franco N, Wollschläger U, Vogel H J, Kögel-Knabner I. 2019. Soil organic carbon storage as a key function of soils—A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 333: 149–162
- Wilkinson M T, Richards P J, Humphreys G S. 2009. Breaking ground: Pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *Earth-Sci Rev*, 97: 257–272
- Williamson K E, Radosevich M, Wommack K E. 2005. Abundance and diversity of viruses in six Delaware soils. *Appl Environ Microbiol*, 71: 3119–3125
- Wolters V. 2000. Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biol Fertility Soils*, 31: 1–19
- Wu J G. 2020. Change in soil microbial biomass and regulating factors in an alpine meadow site on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Soil Sci Plant Nutr*, 66: 177–194
- Xiao D, Huang Y, Feng S Z, Ge Y H, Zhang W, He X Y, Wang K L. 2018. Soil organic carbon mineralization with fresh organic substrate and inorganic carbon additions in a red soil is controlled by fungal diversity along a pH gradient. *Geoderma*, 321: 79–89
- Yin H J, Phillips R P, Liang R B, Xu Z F, Liu Q. 2016. Resource stoichiometry mediates soil C loss and nutrient transformations in forest soils. *Appl Soil Ecol*, 108: 248–257
- Zhang B, Drury C F, Yang X M, Reynolds W D, Zhang X D. 2014. Effects of long-term and recently imposed tillage on the concentration and composition of amino sugars in a clay loam soil in Ontario, Canada. *Soil Tillage Res*, 135: 9–17
- Zhang B, Liang C, He H B, Zhang X D. 2013. Variations in soil microbial communities and residues along an altitude gradient on the northern slope of Changbai Mountain, China. *PLoS ONE*, 8: e66184
- Zhang Q, Wu J J, Yang F, Lei Y, Zhang Q F, Cheng X L. 2016. Alterations in soil microbial community composition and biomass following agricultural land use change. *Sci Rep*, 6: 36587
- Zhao S C, Li K J, Zhou W, Qiu S J, Huang S W, He P. 2016. Changes in soil microbial community, enzyme activities and organic matter fractions under long-term straw return in north-central China. *Agr Ecosyst Environ*, 216: 82–88
- Zheng Q, Hu Y T, Zhang S S, Noll L, Böckle T, Richter A, Wanek W.

2019. Growth explains microbial carbon use efficiency across soils differing in land use and geology. [Soil Biol Biochem](#), 128: 45–55
- Zhou X Q, Guo Z Y, Chen C R, Jia Z J. 2017. Soil microbial community structure and diversity are largely influenced by soil pH and nutrient quality in 78-year-old tree plantations. [Biogeosciences](#), 14: 2101–2111
- Zhu X F, Liang C, Masters M D, Kantola I B, DeLucia E H. 2018. The impacts of four potential bioenergy crops on soil carbon dynamics as shown by biomarker analyses and DRIFT spectroscopy. [GCB Bioenergy](#), 10: 489–500
- Zhu X F, Xie H T, Masters M D, Luo Y, Zhang X D, Liang C. 2020. Microbial trade-off in soil organic carbon storage in a no-till continuous corn agroecosystem. [Eur J Soil Biol](#), 96: 103146

(责任编辑: 李彦)