



内蒙古草地土壤颗粒态和矿物结合态有机碳的空间与垂直分布特征及其控制因素

郑浩钧^{1†}, 张帅^{2†}, 王国成^{1*}, 王明明², 胡云龙³, 魏宇宸², 徐亢², 李海港⁴, 赵世翔⁴, 朱彪³, 常锦峰², 史舟², 叶粟², 宋长青¹, 张稳⁵, 罗忠奎^{2*}

1. 北京师范大学地理科学学部, 地表过程与水土风沙灾害风险防控全国重点实验室, 北京 100875

2. 浙江大学环境与资源学院, 土壤污染防治与安全全国重点实验室, 杭州 310058

3. 北京大学城市与环境学院, 生态研究中心, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

4. 内蒙古农业大学资源与环境学院, 内蒙古自治区土壤质量与养分资源管理重点实验室, 呼和浩特 010018

5. 中国科学院大气物理研究所, 大气边界层物理和大气化学国家重点实验室, 北京 100029

† 同等贡献

* 通讯作者, E-mail: wanggc@bnu.edu.cn(王国成), luozk@zju.edu.cn(罗忠奎)

收稿日期: 2025-02-07; 收修改稿日期: 2025-06-25; 接受日期: 2025-07-21; 网络版发表日期: 2025-08-19

国家自然科学基金项目(42375116、32241036)资助

摘要 草地是全球陆地面积占比最大的生态系统, 通过固存土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)在维系土壤健康和减缓全球气候变化中发挥重要作用. SOC主要由颗粒态有机碳(particulate organic carbon, POC)和矿物结合态有机碳(mineral-associated organic carbon, MAOC)组成, 它们具有不同的稳定性和分解速率. 尽管已有大量关于土壤表层(0~30cm)POC和MAOC的研究, 但其在深层土壤中的分布特征和影响因素仍不明确. 本研究基于内蒙古草地17个样点、7个连续土层(最深至2m)的土壤采样与分析, 系统揭示了POC和MAOC的垂直分布规律及驱动机制. 结果表明, POC在各层土壤中普遍占主导地位, 但在不同地区之间存在一定差异. 同时, MAOC占总SOC的比例(表征SOC稳定性的指标)在0~50cm土层内随深度增加而上升, 但在50cm以下则有所下降, 表明深层环境可能限制了POC的分解和MAOC的形成. 进一步分析发现, 年均降水量的增加显著促进了POC积累, 而土壤pH的增加则不利于POC积累. MAOC的形成与土壤的黏粒和粉粒含量以及氧化铝含量密切相关, 表明物理保护机制在整个土壤剖面中对SOC稳定性具有关键作用. 本研究不仅揭示了内蒙古草地POC与MAOC在垂直方向上的异质性分布特征及驱动机制, 还为提升区域草地土壤碳汇潜力提供了科学依据, 强调未来管理应兼顾短期POC的积累与长期MAOC的稳定.

关键词 土壤有机碳, 内蒙古草地, 颗粒态有机碳, 矿物结合态有机碳, 剖面分布

中文引用格式: 郑浩钧, 张帅, 王国成, 王明明, 胡云龙, 魏宇宸, 徐亢, 李海港, 赵世翔, 朱彪, 常锦峰, 史舟, 叶粟, 宋长青, 张稳, 罗忠奎. 2025. 内蒙古草地土壤颗粒态和矿物结合态有机碳的空间与垂直分布特征及其控制因素. 中国科学: 地球科学, 55(9): 3195–3208, doi: 10.1360/N072025-0038

英文引用格式: Zheng H, Zhang S, Wang G, Wang M, Hu Y, Wei Y, Xu K, Li H, Zhao S, Zhu B, Chang J, Shi Z, Ye S, Song C, Zhang W, Luo Z. 2025. Depth-dependent accumulation and controls of particulate and mineral-associated organic carbon in Inner Mongolian grasslands. Science China Earth Sciences, 68(9): 3064–3076, <https://doi.org/10.1007/s11430-025-1647-y>

1 引言

草地作为地球上分布最广的陆地生态系统, 在全球碳循环中扮演重要角色(Bai和Cotrufo, 2022; Liu等, 2023). 草地生态系统是重要的碳库, 其中约90%的碳以土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)的形式存储于地下, 且易受气候与土地利用变化影响(Bai和Cotrufo, 2022; Zheng等, 2024a). 全球草地0~1m的土壤中储存了约343Pg($1\text{Pg}=1\times 10^{15}\text{g}$)的有机碳, 占陆地生态系统土壤有机碳库的近五分之一(Dondini等, 2023). 然而, 现有研究多聚焦0~30cm以内的表层土壤, 而忽略对深层土壤的研究(Jobbágy和Jackson, 2000; Henneron等, 2022). 相比表层土壤, 尽管深层土壤有机碳含量较低, 但其储量大、分解速率低, 具有更大的土壤碳固存潜力(Schiedung等, 2023). 因此, 在全球气候变化背景下, 深入探究全剖面SOC的分布特征及其控制机制, 对于准确评估并提升草地生态系统的碳汇功能具有重要意义.

SOC由众多不同来源、不同化学结构和不同稳定性的有机化合物组成(Luo等, 2020; Sokol等, 2022; Sun等, 2023). 一般来讲, SOC可分为两类功能性组分: 颗粒态有机碳(particulate organic carbon, POC)和矿物结合态有机碳(mineral-associated organic carbon, MAOC)(Cotrufo等, 2019; Lavallee等, 2020). POC主要来源于植物凋落物和微生物碎屑的分解产物, 通常由大分子聚合物构成. MAOC则主要通过两种途径形成: 一是植物凋落物淋溶或根系分泌的小分子物质直接与矿物结合(即体外途径); 二是有机质经微生物同化后以微生物残体或微生物分泌物形式与土壤矿物结合(即体内途径)(Liang等, 2017; Sokol等, 2019). 与POC相比, MAOC因受到土壤矿物表面的强化学吸附与微团聚体的物理保护(Tang等, 2024), 而具有更长的周转时间和更低的气候敏感性(Cotrufo等, 2019; Rocci等, 2021). 因此, MAOC被普遍认为是实现SOC固存的关键组分, 其在总SOC中的比例($\text{MAOC}:(\text{MAOC}+\text{POC})$)也常被作为表征SOC稳定性的重要指标(Lavallee等, 2020; Begill等, 2023).

目前, 学界对于表层(0~30cm)土壤中POC与MAOC的研究较为常见(Briedis等, 2012; Rocci等, 2021). 表层POC的动态主要受碳输入量的直接调控, 其在植物凋落物等外源有机物较为丰富的土壤中往往

占主导地位(Cotrufo等, 2019; Estop-Aragonés等, 2020). 相比之下, MAOC的积累则主要受到可用矿物结合位点数量的限制, 这些位点数量主要取决于土壤细颗粒(即黏粒和粉粒)的含量. 一旦这些矿物结合位点趋于饱和, 新增的土壤有机碳便难以形成稳定的MAOC, 从而更易被微生物分解利用(Cotrufo等, 2019).

然而, 深层土壤与表层土壤在一系列理化环境上存在显著差异, 例如深层土壤中一般具有更低的氧气浓度、更弱的微生物活性及更少的有机物输入等(Bernal等, 2016). 这些独特的环境条件导致深层土壤中POC和MAOC的积累与转化机制与表层土壤存在本质差异, 进而形成潜在的具有深度特异性的SOC固存机制. 近期一项针对0~100cm土层的全球尺度的研究表明, 与MAOC相比, POC更主要集中在土壤表层, 并且研究还表明变暖显著加速了深层土壤中两种碳组分的分解过程(Zhou等, 2024). 这一发现证明了深层土壤碳库同样对气候变暖是敏感的(Hicks Pries等, 2017; Button等, 2022). 尽管学界对深层土壤碳的动态及其调控机制已有初步认识, 但在较大空间尺度上, 采用统一标准方法直接获取全剖面土壤碳组分的实地观测数据仍较为稀缺, 这不仅阻碍了对全剖面土壤碳变化过程全面、准确的理解, 也制约了对深层土壤碳响应全球变化的预测能力. 因此, 为揭示这些SOC组分的垂直分布和积累机制, 亟需建立覆盖完整土壤剖面的综合数据集, 以深化对SOC动态的机理理解, 并为制定全剖面土壤碳固存优化策略提供科学依据.

本研究以欧亚草原的重要组成部分——内蒙古草地为典型研究区域, 在17个代表性样地中采集了深度达2m的土壤样品(图1), 并进一步分别测定了土壤中POC与MAOC的含量. 一般来讲, 深层土壤的碳输入主要来源于根系沉积物、上层溶解性有机碳的垂直迁移以及微生物残体的积累, 这些过程共同促进深层MAOC的形成. 据此, 我们提出假设: 深层土壤中MAOC的比例高于表层, 并且在土壤有机碳总量增加的背景下, 深层MAOC的积累速率更高(Sokol等, 2019; Hicks Pries等, 2023). 此外, 为探明影响内蒙古草地SOC及其不同组分垂直分异的关键驱动因子, 本文还收集了一系列潜在驱动变量的数据, 主要包括气象数据、土壤理化性质、地形属性、放牧强度和植被动态等. 本研究旨在揭示内蒙古草地不同地区土壤剖面中POC和MAOC的垂直分布格局, 并解析环境因子

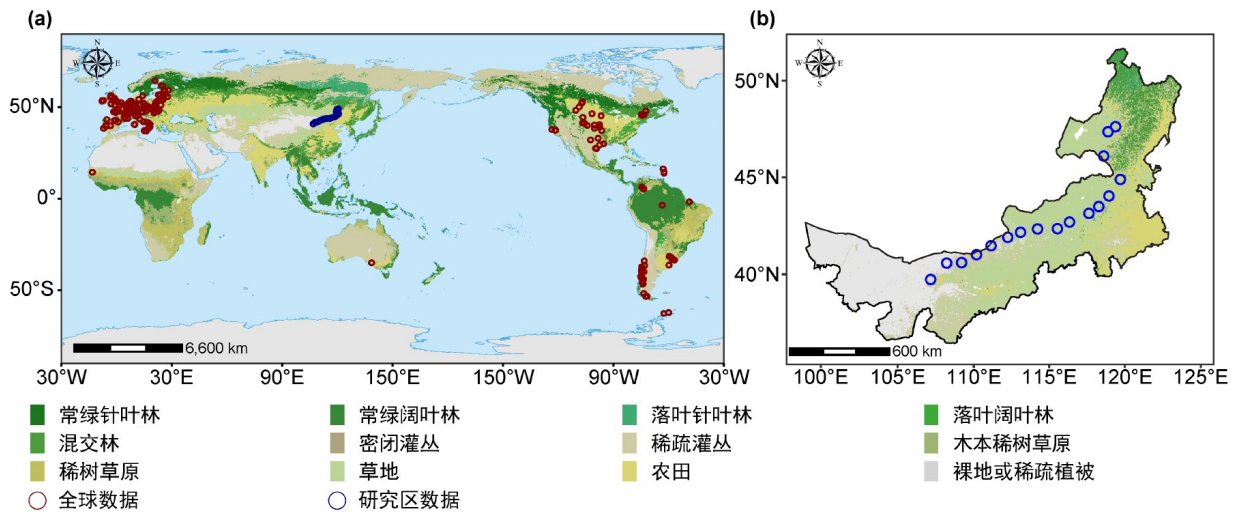


图1 草地土壤有机碳样点分布位置

(a) 全球数据集观测样点的空间分布; (b) 研究区草地土壤剖面采样点的空间分布. 蓝色圆圈表示本研究实际采集和测定的草地土壤样点, 红色圆圈为全球温带草地土壤数据采集样点, 数据来自Georgiou等(2022)

在不同土层深度下对POC与MAOC的调控机制. 研究将有助于深化对不同土层SOC积累及其稳定机制的理解, 并为在当前气候变化背景下制定优化全剖面SOC固存的策略提供理论依据.

2 材料与方法

2.1 研究区概况和样品采集

内蒙古草地位于温带气候区, 其年均温自东北向西南逐渐增高, 范围从 -1.8°C 到 7.7°C , 而年降水量则呈相反趋势, 沿相同方向递减, 从415mm到179mm (Wang等, 2022a). 根据植被类型, 这些草地主要分为草甸草原、典型草原和荒漠草原三种(Wang G C等, 2021, 2022b). 其中, 草甸草原主要分布于内蒙古的东部, 典型草原位于中部, 而荒漠草原则主要分布在典型草原的西部(图1).

2020年7月至8月, 我们在内蒙古草地沿东北至西南区域, 选取了17个典型样点进行土壤剖面样品的采集(图1). 每个土壤剖面样品采集深度为2m, 并划分为7个连续土层(0~10、10~20、20~30、30~50、50~100、100~150和150~200cm). 在每个样点, 设置了3个10m×10m的重复样方, 每个样方内随机采集5个土壤剖面, 并将不同土层对应的5个土壤样品进行混合, 形成不同土层的复合样品. 所有土壤样品被密封在聚

丙烯袋中, 置于保温箱内, 并在低温条件下运输至实验室. 在实验室中进一步对土壤样品进行预处理, 通过2mm筛网过滤, 去除砾石和可见根系.

2.2 土壤碳组分及理化性质测定

SOC含量采用元素分析仪(EA 3000, Euro Vector, 意大利)通过高温燃烧法测定. 在测定前, 对样品进行预处理: 首先, 将风干土壤样品使用 0.1mol L^{-1} 的盐酸处理以去除碳酸盐, 随后用去离子水冲洗干净, 再次风干并通过 $0.149\mu\text{m}$ 筛网备用(Harris等, 2001). 土壤pH采用pH电极(Mettler-Toledo, 瑞士)在土水比1:2.5的悬液中测定. 使用激光粒度分析仪(LS-CWM, OMEC, 中国)测定土壤质地, 并计算黏粒和粉粒含量. 在测定前, 风干土壤样品先用盐酸和过氧化氢进行完全分散, 以去除碳酸盐和有机质(Minasny和McBratney, 2001). 土壤中的游离铁和铝氧化物采用连二亚硫酸盐-柠檬酸盐-碳酸氢盐法提取(Collignon等, 2012). 土壤交换性钙和镁通过1:25的土壤-溶液比, 使用50mL的 1mol L^{-1} 乙酸铵溶液提取(Ciesielski等, 1997). 提取液中的铁、铝、钙和镁含量通过电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES, Perkin Elmer, Optima 7000 DV, 美国)测定. 土壤容重使用 100cm^3 环刀取样, 在 105°C 下烘干48h后称重计算.

POC和MAOC的分离采用湿筛法从原状土壤中提

取(Six等, 2001). 具体操作为: 取10g土样, 加入50mL浓度为 5g L^{-1} 的六偏磷酸钠溶液并振荡18h, 随后在 $53\mu\text{m}$ 筛网上用去离子水充分冲洗. 保留在 $53\mu\text{m}$ 筛网上的土壤颗粒($>53\mu\text{m}$)中的碳被视为POC, 通过筛网的物质($<53\mu\text{m}$)中的碳被视为MAOC. POC和MAOC样品均在 60°C 下烘干, 然后使用元素分析仪(EA 3000, Euro Vector, 意大利)按照上述SOC测定方法测定有机碳含量. 最终的POC和MAOC含量基于回收质量计算. 所有样品的最终土壤质量回收率均大于97%. 最后, 除单独测定POC和MAOC外, 本研究还计算了MAOC与总SOC的比值(即MAOC:(MAOC+POC)), 用以表征SOC的稳定性.

2.3 环境和人为协变量

为探究POC、MAOC及MAOC:(MAOC+POC)的深度与空间分布及其驱动因子, 除已测定的相关土壤理化属性(见2.1和2.2节)外, 本研究还整合了多种相关协变量, 包括平均气候变量、地形变量、遥感变量、植被变量和人类活动等(附表S1). 具体数据来源与处理过程如下.

平均气候变量选自WorldClim2数据库(www.worldclim.org), 其空间分辨率为30弧秒. 该数据集基于月最高、最低温度及降水量推导出具有生态意义的生物气候变量, 共包含11个与温度相关和8个与降水相关的指标(Bio1~19, 附表S2)(Fick和Hijmans, 2017). 地形变量来源于全球30弧秒分辨率的栅格地形数据集(Amatulli等, 2018), 涵盖海拔、地表粗糙度、地形崎岖指数、地形位置指数、向量崎岖度、坡向、地貌、坡度、东西/南北坡向指数、剖面曲率、切向曲率以及东西/南北向一阶与二阶偏导数等16项指标, 全面反映各样点的地形特征. 植被净初级生产力数据源自MODIS(Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer)全球网格化数据集(Zhao等, 2005), 空间分辨率为500m. 放牧强度参照Wang G C等(2021)的方法进行量化, 综合考虑了内蒙古草地中三类主要放牧牲畜(牛、山羊和绵羊)的数量. 牲畜数据则来源于Gilbert等(2018)估算的全球畜牧密度数据集, 空间分辨率为10km.

2.4 基于Landsat的植被季节性振幅

为获取样点历史时期的植被动态, 本研究从Land-

sat时序影像中提取了多光谱季节性振幅(附表S3). 所有可用的Landsat 5/7/8/9影像均通过Google Earth Engine平台按样点下载, 并使用Fmask算法剔除云、阴影和雪像元(Zhu和Woodcock, 2012). 随后, 采用连续变化检测与分类对各样点时序数据进行分段, 每一段代表地表光谱特征稳定的历史时期(Zhu等, 2020). 每个样点中, 选择与野外调查时段相对应的稳定光谱时段, 并通过谐波模型拟合该时段所有Landsat观测值. 谐波模型公式如下:

$$\hat{\rho}_{i,x} = c_{0,i} + \sum_{k=1}^3 \{a_{k,i} \cos(2\pi kx / T + \varphi)\} + c_{1,i}x,$$

式中, x 为儒略日, i 为Landsat波段编号($i=1, 2, \dots, 7$), k 为谐波分量的时间频率, T 为一年的天数($T=365.25$), $c_{0,i}$ 为截距, $c_{1,i}$ 为斜率, φ 为相位, $a_{k,i}$ 为季节性振幅($k=1, 2, 3$). 每个波段提取3个振幅系数, 总共21个系数, 以全面表征植被特征.

2.5 POC、MAOC和MAOC:(MAOC+POC)驱动因子分析

本研究假设POC和MAOC含量以及MAOC:(MAOC+POC)受多种环境和人为因素的综合影响(Liu M L等, 2025). 为定量评估这些因素的影响, 本研究整合了平均气候变量、土壤属性、地形属性、基于Landsat的植被动态时序系数、植被及人类活动等多元数据(附表S1), 并引入土壤深度作为关键解释变量之一. 为揭示这些自变量与SOC组分这一因变量矩阵(即POC、MAOC及MAOC:(MAOC+POC))之间的关系, 本研究考虑采用冗余分析. 与传统单变量线性模型相比, 冗余分析能同时分析多个自变量对多个因变量的综合影响, 其结果可以通过三序图直观地揭示出两组变量之间的关系(Legendre和Legendre, 1988; Wagner, 2004). 为检验冗余分析的适用性, 本研究首先通过去趋势对应分析对因变量矩阵进行诊断, 以判断其数据响应模式更符合基于线性模型的冗余分析, 还是基于单峰模型的典范对应分析. 结果表明, 数据主梯度轴长度为1.76, 而一般认为当梯度长度小于3时, 因变量整体呈线性模式, 因此冗余分析适用于本研究的统计建模(Ter Braak和Prentice, 1988). 为消除不同变量量纲带来的影响, 所有变量均进行了标准化处理, 以增强模型系数之间的可比性(González等, 1998). 为应对潜在的多重共线性问题, 依据方差膨胀因子对变

量进行筛选,剔除了因子大于10的变量(Akinwande等, 2015),最终纳入分析的变量详见附表S4.此外,本研究还使用层次分割法确定各自变量对POC、MAOC和MAOC:(MAOC+POC)这三个因变量所解释方差的相对贡献(Lai等, 2022).冗余分析和层次分割法均利用R语言环境中的vegan和rdacca.hp包完成(R Core Team, 2024).

为探索驱动因子间的作用路径与影响机制,本研究还构建了结构方程模型,评估环境和人为因素对土壤有机碳组分的直接与间接效应.该结构方程模型包含5个潜变量及其相应的显变量:气候变量(由年均降水量表示)、地形变量(由海拔表示)、人类活动(由放牧强度表示,所有动物包括绵羊、山羊和牛都转换为动物单位)、土壤属性(由黏粒和粉粒含量、土壤pH和土壤铝氧化物含量表示)以及土壤深度.值得注意的是,遥感变量因对模型贡献较小,因此将其排除在结构方程模型之外.结构方程模型假设:(1)五个潜变量均直接作用于三个因变量;(2)地形通过影响除土壤深度外的其余潜变量,间接作用于上述三个因变量;(3)气候通过作用于除地形和土壤深度外的其他潜变量间接影响因变量;(4)人类活动通过影响土壤属性间接作用于三个因变量;(5)土壤深度通过影响土壤属性间接作用于三个因变量.结构方程模型采用偏最小二乘法进行拟合,所有变量在建模前均进行标准化处理,分析在R语言的plspm包中完成(R Core Team, 2024).

此外,为进一步量化冗余分析中所识别出的关键驱动因子的具体效应,本研究分别为POC、MAOC及MAOC:(MAOC+POC)这三个因变量构建贝叶斯线性混合效应模型.所有模型的构建均通过R语言的brms包实现(R Core Team, 2024).在每个模型中,均将冗余分析中所识别出的关键驱动因子作为固定效应,土壤深度作为随机效应.对于每个模型求解,本研究均设置了4条马尔可夫链蒙特卡罗采样链,每条链迭代2000次,其中前1000次作为预热期舍弃,最终从每个模型中共获得4000个有效后验样本用于统计推断.所有模型均采用brms包的默认先验设定,其中截距采用Student's *t*分布,其他固定效应回归系数采用弱信息正态分布.贝叶斯回归的收敛性通过R语言pp_check函数中的Rhat统计量评估,Rhat越接近1,表明模型拟合越稳定.模型解释能力通过bayes_R2函数计算的决定系数(R^2)进行评估.

3 结果

在研究区全部样点中,POC和MAOC含量均随土壤深度增加而呈现逐渐降低的趋势,但两者随深度递减的速率存在明显差异:MAOC下降幅度明显慢于POC(图2a).具体而言,在0~10、10~20、20~30、30~50、50~100、100~150和150~200cm土层,POC含量分别为10.90、7.09、4.95、2.93、1.90、1.06和0.95g C kg⁻¹,且在表层土壤中表现出更大的空间变异性(图2a).例如,在0~10cm土层,POC值的范围为0.76~32.80g C kg⁻¹,而在150~200cm土层,这一范围缩小至0.04~2.63g C kg⁻¹.相比之下,MAOC的空间变异较小、稳定性较强(图2a),其在相应7个土层中的平均含量分别为3.87、2.96、2.93、2.66、1.45、0.78和0.48g C kg⁻¹(图2a).作为表征土壤碳库稳定性的指标,MAOC:(MAOC+POC)在整个土壤剖面上未表现出明显的垂直分布规律(图2b).在0~10、10~20和20~30cm土层中,该比例平均值在0.30~0.35.在30~50和50~100cm土层,该值分别升高至0.40和0.41,而在100~150和150~200cm土层又分别降至0.32和0.35.尽管存在一定的数值波动,但统计分析结果表明不同土层深度间该比例差异并不显著($p>0.05$),说明MAOC在剖面中所占比重相对稳定.

线性混合效应模型分析结果显示,在研究区各土层中,POC和MAOC含量均随SOC增加而增加,但POC的增加速率明显高于MAOC(图3a、3b).这表明单位SOC增加时,新增的有机碳将更多地以POC的形式储存,进而导致POC在研究区更占主导地位.这一现象与全球其他地区温带草地0~30cm土层观测到的MAOC主导增长的现象相反(图3c、3d).此外,在土壤剖面上,POC的增长速率在表层(如0~10和10~20cm)最快,而在中间层(如30~50cm)则相对平缓(图3a).与此相反,MAOC增长速率在0~50cm土层内随深度增加而上升(图3b),这一变化趋势与全球草地数据基本一致(图3d).然而,该速率在30~50cm土层达到拐点后,转而在50~200cm土层随深度增加下降(图3b).

冗余分析结果表明,筛选出的9个环境与人为因素共同解释了POC、MAOC及MAOC:(MAOC+POC)总方差的58%(图4).其中,前两条典型轴RDA1和RDA2分别解释了39.43%和18.35%的方差.从相关性来看,POC含量与年均降水量呈强正相关(箭头夹角接近0°),

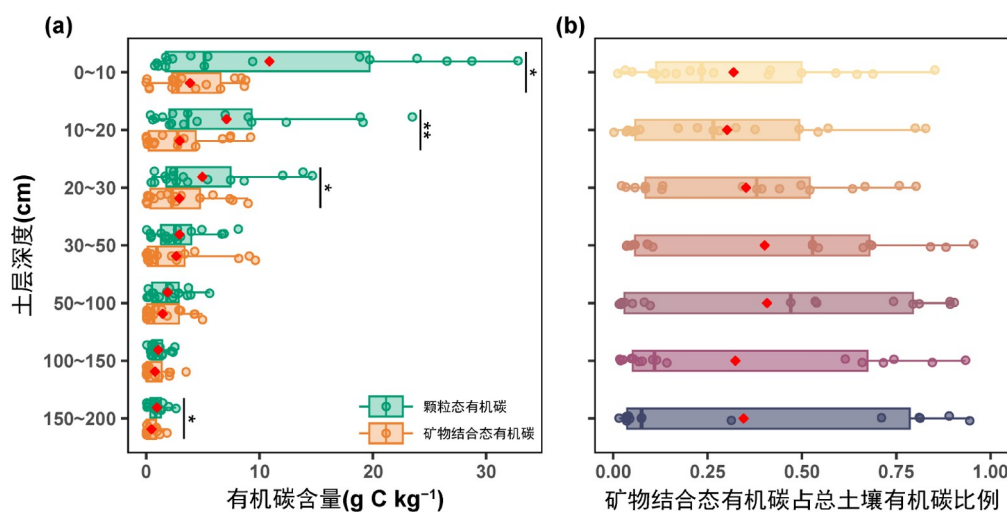


图2 研究区不同土层有机碳组分含量及矿物结合态有机碳在总土壤有机碳中占比的垂直分布

(a) 不同土层中颗粒态有机碳(POC)和矿物结合态有机碳(MAOC)的垂直分布; (b) 不同土层中MAOC占总土壤有机碳的比例(MAOC:(MAOC+POC))的垂直分布. 各土层样本数量如下: 0~10、10~20、20~30、30~50和50~100cm各17个; 100~150cm为16个; 150~200cm为14个. 箱线图分别表示第一和第三四分位数(箱体)、中位数(箱内水平线)、平均值(红色菱形)、小于1.5倍四分位距的最大值(上部垂直线)以及大于1.5倍四分位距的最小值(下部垂直线). 采用非参数配对Wilcoxon符号秩检验. 显著性水平: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$; 无标记表示无显著性. p 值为双尾检验结果

而与土壤pH和深度呈负相关(箭头夹角接近 180°). MAOC含量则与铝氧化物呈强正相关, 但与海拔呈负相关(图4). 而MAOC:(MAOC+POC)与黏粒和粉粒含量的正相关性最强, 但与放牧强度和遥感变量thermal_c34呈负相关(图4). 层次分割法结果进一步明确了各因素的相对重要性(附表S4). 结果显示, 黏粒和粉粒含量、铝氧化物含量、土壤pH、年均降水量和土壤深度, 是决定SOC组分分配的最主要的五个变量, 其相对贡献率分别为26.27%、17.72%、17.36%、10.09%和8.90%(附表S4).

结构方程模型进一步揭示了环境和人为因素对各碳组分变化的直接和间接效应. 模型分别解释了POC、MAOC和MAOC:(MAOC+POC)方差的57%、67%和56%(图5). 对于POC, 除地形外, 其余4个潜变量均有显著直接效应($p < 0.05$), 其中以铝氧化物、土壤pH及黏粒和粉粒含量代表的土壤属性直接效应最强(路径系数, $\rho = 0.40$), 其次为土壤深度($\rho = -0.37$)、气候($\rho = 0.22$)和人类活动($\rho = 0.20$). 对于MAOC, 土壤属性同样对其具有最强的直接影响($\rho = 0.58$), 其次是气候($\rho = 0.29$)和土壤深度($\rho = -0.22$), 且仅有这三者的影响显著($p < 0.05$). 对于MAOC:(MAOC+POC), 在所有潜变量中, 土壤属性($\rho = 0.56$)、土壤深度($\rho = 0.23$)和人类

活动($\rho = -0.29$)有显著的直接影响($p < 0.05$). 此外, 模型结果进一步证实, 气候和人类活动不仅能直接影响碳组分, 还能通过调控土壤属性, 间接影响3个碳变量(图5).

为探究冗余分析识别的四个关键驱动因子(黏粒和粉粒含量、铝氧化物含量、土壤pH和年均降水量)对土壤剖面中POC、MAOC和MAOC:(MAOC+POC)的影响, 本研究采用贝叶斯线性混合效应模型, 将这些因子作为固定效应, 而土壤深度作为随机效应进行拟合(图6). 结果表明, 各驱动因子对不同的碳组分影响存在明显的深度依赖性. 对于POC, 年均降水量对其的影响随土壤深度增加而减弱, 其效应系数从0~10cm土层的0.96(95%可信区间, 0.45~1.45)降至150~200cm土层的0.02(-0.23~0.26). 此外, 黏粒和粉粒含量及土壤pH仅在0~20cm和0~50土层分别对POC的积累表现出显著的促进和抑制作用, 而铝氧化物含量在所有土层中对POC均无显著影响. 对于MAOC, 与POC的驱动机制截然不同, 其含量完全由土壤属性主导. 在表层0~30cm土壤中, 铝氧化物含量及黏粒和粉粒含量对MAOC的正向影响最强. 与黏粒和粉粒含量不同, 铝氧化物含量在30~100cm土层对MAOC的影响同样显著. 相比之下, 土壤pH在整个剖面中仅表现出微弱的负向

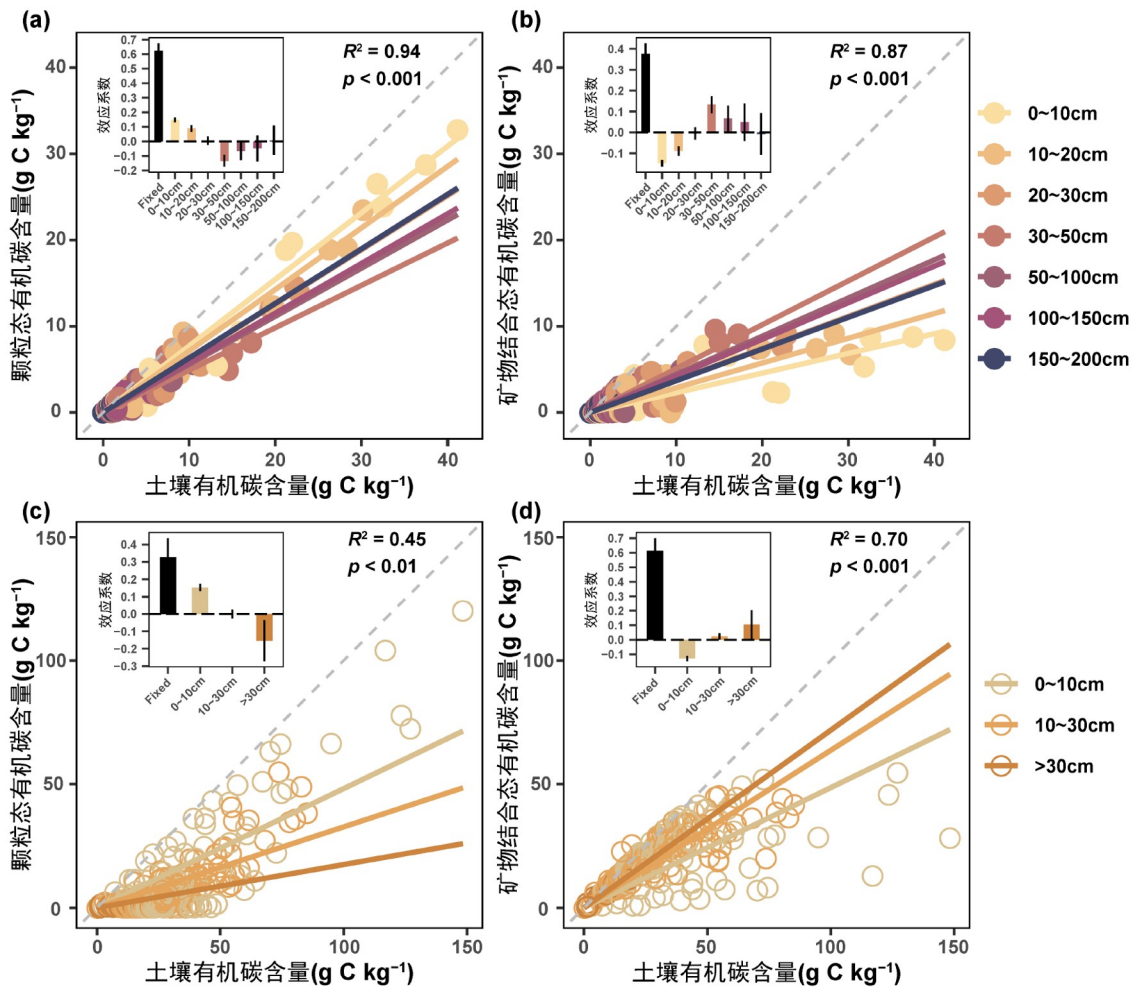


图3 研究区与全球草地土壤有机碳及其组分关系的线性混合效应模型拟合分析

(a)和(b)分别描述了研究区颗粒态有机碳(POC)与土壤有机碳(SOC)、矿物结合态有机碳(MAOC)与SOC在不同深度的线性关系; (c)和(d)分别描述了全球草地中POC与SOC、MAOC与SOC在不同深度的线性关系, 数据来源于Georgiou等(2022). 各模型均以土壤深度作为随机效应. 各子图的内嵌图展示了固定和随机效应的系数. R^2 表示由固定和随机效应共同解释的总方差

作用, 而年均降水量则几乎没有影响. 对于MAOC: (MAOC+POC), 各驱动因子影响效应方向一致但强度随深度变化. 在所有驱动因子中, 仅黏粒和粉粒含量在整个土壤剖面中表现出显著并且相对稳定的正向影响, 其效应系数介于0.67(0.23~0.99)至0.82(0.47~1.29)之间.

4 讨论

4.1 SOC、POC和MAOC的垂直分布

本研究发现, 内蒙古草地土壤的POC和MAOC含量均随土壤深度增加而迅速降低(图2), 这一现象主要

与根系生物量相关的外源有机质输入量随深度减少有关. 马文红等(2008)研究表明, 内蒙古草地约47%的根系生物量集中分布在表层0~10cm土壤中, 导致深层土壤从根系直接获取的碳输入相对有限. 除植物凋落物输入外, 溶解性有机质同样是POC和MAOC的重要来源(Dubeux Jr等, 2024; Si等, 2024). 然而, 内蒙古草地的干旱和半干旱气候条件(以降水量低和蒸散量高为特征)可能限制了溶解性有机质的向下迁移, 从而削弱了其对深层土壤碳积累的贡献(Begill等, 2023; Zhou等, 2023).

传统观点认为, 深层土壤物理保护作用的增强以及由表层向下迁移的细颗粒碳组分的积累, 均会导致

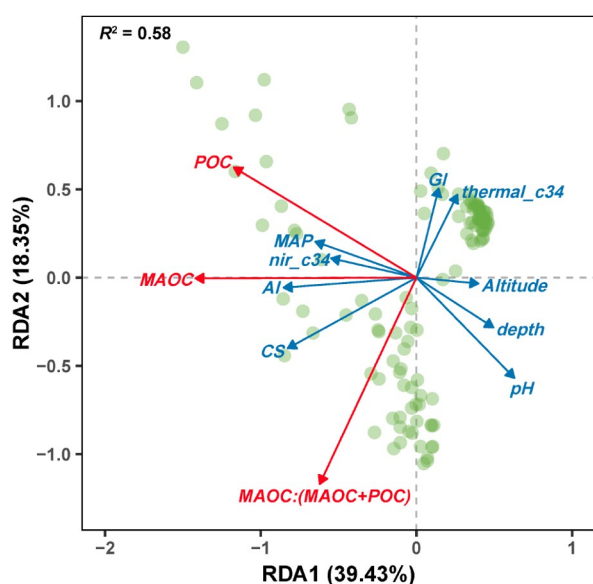


图 4 不同碳组分与环境及人为活动变量关系的冗余分析
第一和第二RDA轴分别解释了土壤有机碳(SOC)组分总方差的39.43%和18.35%。对SOC组分相对贡献最高的前五个变量依次是黏粒和粉粒含量(CS)、铝氧化物含量(AI)、土壤酸碱度(pH)、年均降水量(MAP)和土壤深度(depth), 贡献率分别为26.27%、17.72%、17.36%、10.09%和8.90%。其余各变量的相对贡献率见附表S4。Altitude, 海拔; GI, 放牧强度; thermal_c34, 遥感变量; nir_c34, 遥感变量

MAOC:(MAOC+POC)随深度增加而上升(Sokol等, 2019; Lavallee等, 2020; Hicks Pries等, 2023)。然而, 本

研究发现内蒙古草地的MAOC:(MAOC+POC)却呈非线性变化。在0~50cm土层内, 该比例随深度增加而上升, 这与澳大利亚温带草地0~30cm土层的观测结果一致(Román Dobarco等, 2023)。这一现象可能与微生物残体对SOC的贡献随深度增加有关(Ma等, 2018; Wang B R等, 2021; Sokol等, 2022; Liang等, 2024)。然而, 在50~200cm土层, MAOC:(MAOC+POC)持续下降。本研究最初推测这可能是因为深层土壤存在碳饱和现象, 即矿物表面可能已达到碳吸附的上限(Six等, 2002; Stewart等, 2007)。然而, 通过多种模型(线性、对数、饱和、S型和反函数等)拟合MAOC与SOC的关系, 结果表明, 线性模型在所有土层的拟合效果均优于非线性模型(附表S5)。这表明, MAOC的积累仍与SOC成正比, 说明本研究区的矿物表面尚未达到饱和阈值。因此, 本研究认为深层MAOC:(MAOC+POC)下降更可能是由于微生物活动的环境限制而非矿物饱和导致的。具体而言, 深层土壤微生物难以获取用于能量和养分同化的高质量基质(Fontaine等, 2007), 同时氧气供应减少(Rumpel和Kögel-Knabner, 2011), 共同抑制了微生物的生长和代谢活动(Bernal等, 2016), 进而直接限制了作为MAOC形成主要前体的微生物残体的产生(Liang等, 2019)。此外, POC在深层土壤中的分解速率缓慢, 这有利于其积累, 并进一步稀释了MAOC在总SOC中的比例。综上所述, 微生物过程的生理和资源

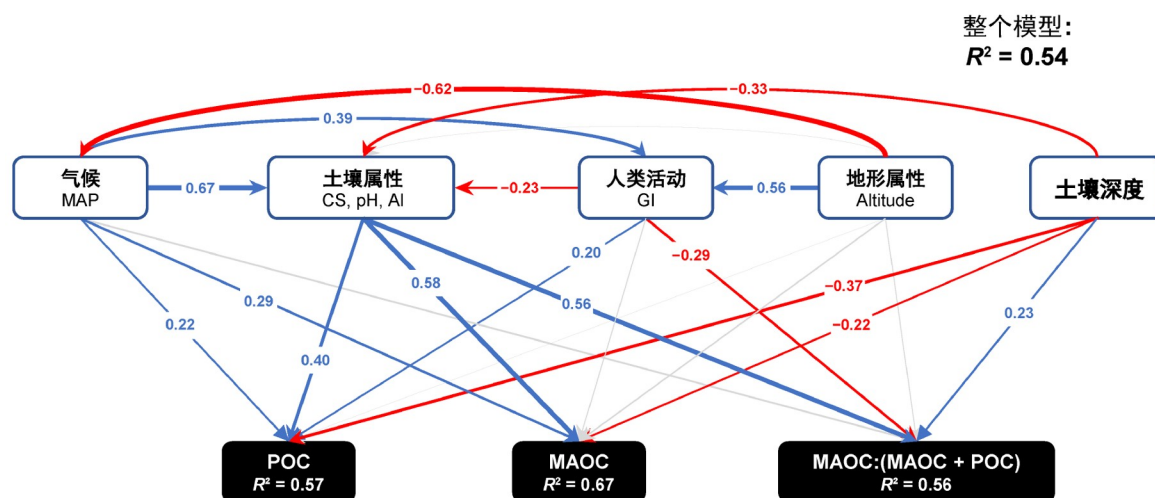


图 5 土壤各碳组分影响因素的结构方程模型示意图

箭头指示影响方向, 蓝色和红色路径分别代表正向和负向影响。路径旁的数字及线条宽度均代表结构方程模型的路径系数大小, 反映变量间直接和间接影响的强度。黑色方框内的 R^2 值表示相应变量的决定系数, 右上角的 R^2 值表示整个路径模型的决定系数。MAP, 年均降水量; CS, 黏粒和粉粒含量; pH, 土壤酸碱度; AI, 铝氧化物含量; GI, 放牧强度; Altitude, 海拔

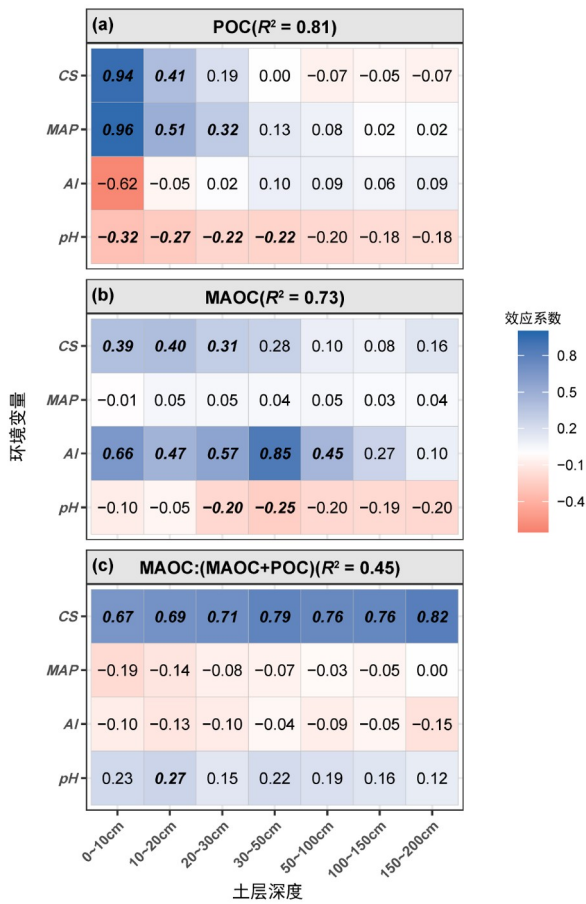


图6 基于贝叶斯线性混合效应模型的主要驱动因子对土壤各碳组分影响的效应系数

(a) 各驱动因子对颗粒态有机碳(POC)影响的效应系数; (b) 各驱动因子对矿物结合态有机碳(MAOC)影响的效应系数; (c) 各驱动因子对MAOC占总土壤有机碳比例(MAOC:(MAOC+POC))影响的效应系数。模型以冗余分析识别的四个主要驱动因子(黏粒和粉粒含量(CS)、铝氧化物含量(Al)、土壤酸碱度(pH)、年均降水量(MAP))为固定效应, 土壤深度作为随机效应。网格颜色及数字均代表效应系数大小, 数字加粗斜体表示效应显著(95%可信区间不包括0)

限制, 而非矿物饱和, 是内蒙古草地深层MAOC积累的关键瓶颈。这一发现凸显了深层土壤在碳封存中对土壤碳库长期稳定的潜在重要性, 而通过选育深根多年生草种、优化植物群落结构及改进放牧管理等措施, 有望促进深层碳积累(Li等, 2019; Luo等, 2024)。

尽管大量研究表明全球草地土壤中MAOC占据主导地位, 尤其在表层土壤中其占比可超过总SOC的60%(Cotrufo等, 2019; Bai和Cotrufo, 2022; Hansen等, 2023), 但本研究在内蒙古草地的采样结果却与之相反, POC反而占据主导地位。这种差异可能与研究区

草地退化后的恢复阶段有关。在退化草地恢复过程中, 植被生产力通常比土壤理化性质恢复得更快。例如, Liao等(2023)发现, 在黄土高原草地恢复过程中, POC对植被恢复更为敏感。这种植物来源碳输入的更快积累, 可能导致研究区相对较高的POC占比。相比之下, MAOC的形成和稳定极大地受土壤质地影响, 特别是细颗粒(即黏粒和粉粒)含量, 这些因素提升了微生物生境质量、保水能力和有机矿物结合的潜力(Mao等, 2024)。然而, 历史上长期的过度放牧与土地沙化已导致内蒙古地区土壤质地普遍粗化(Zhang等, 2020; Zheng等, 2024b), 样地土壤黏粒和粉粒平均含量仅为28%(附表S6), 远低于全球草地56%的平均水平(Hansen等, 2023)。而细颗粒矿物的恢复是一个缓慢而长期的过程, 往往需数十年甚至更久(Liu M等, 2025)。因此, 尽管植被恢复促进了碳输入增加, 但粗颗粒土壤提供的有限矿物表面积和物理保护可能限制了POC向MAOC的微生物转化, 并降低了MAOC的稳定性(Mao等, 2024)。总体而言, 内蒙古草地当前以相对不稳定的POC为主, 反映出目前生态系统恢复仍处于早期阶段, 即碳输入虽然在增加, 但碳稳定机制尚未完全建立, 当前积累的SOC易受干扰或流失, 亟需通过持续的生态恢复与可持续管理以增强生物与非生物途径的长期碳稳定能力。

4.2 环境因子对SOC组分的深度依赖性影响

本研究进一步揭示, SOC组分对不同驱动因子的响应具有明显的深度依赖性(图6)。在表层土壤中, POC的含量取决于植物凋落物输入与微生物分解之间的平衡, 并主要受控于水分条件。在水分受限的生态系统中, 年均降水量的增加通常会促进植被生产力的增加, 进而增加凋落物输入, 从而有利于POC的积累(Wiesmeier等, 2019)。这一发现与Díaz-Martínez等(2024)的研究一致, 后者在全球干旱区发现降水与表层POC呈正相关。此外, 土壤质地因素同样重要, 黏粒和粉粒由于其相对较高的持水能力, 为植物生长和微生物活动提供了有利环境, 从而间接促进POC的积累(Mao等, 2024)。本研究中黏粒和粉粒含量与表层POC的显著正相关关系进一步证实了这一点(图6)。然而, 在深层土壤中, 这种相关性不再显著。一个可能的解释是, 在深层土壤中, POC大部分可能来自上层土壤的向下迁移, 而源自植物根系及其分泌物的输入相对

有限, 从而削弱了黏粒和粉粒含量对POC积累的影响(Rumpel和Kögel-Knabner, 2011). 与上述因素不同, 土壤pH在整个剖面上均对POC产生负向影响. 已有研究表明, 较低的pH在低温条件下会影响微生物群落结构和活性, 导致POC分解速率下降(Nedwell, 1999; Rousk等, 2009). 此外, 由于大部分根系碳输入主要集中在表层土壤(王国成等, 2023), 因此随着深度的增加, 气候与土壤属性对POC的影响逐渐减弱(图6).

影响MAOC的因素则随土壤深度而变化, MAOC在表层土壤中由黏粒和粉粒含量和铝氧化物共同调控, 但在中层主要由铝氧化物控制(图6). 这种主控机制的垂直转变主要源于有机质性质及其可利用性随深度的变化. 在表层土壤中, 由于新鲜及部分分解的有机物的大量输入, 有机化合物与各种土壤矿物之间形成复杂的相互作用. 黏粒和粉粒在此过程中发挥关键作用, 其较大的比表面积有利于有机物吸附和包藏到稳定的团聚体中(Kleber等, 2015). 此外, 有机化合物与金属离子、氧化物及矿物(如铝)的结合, 也有助于表层MAOC的稳定(Rowley等, 2018; Kang等, 2024). 然而, 随着土壤深度的增加, 新鲜有机质供给减少, 生物活性受限, 深层有机质分解速率变慢. 在这种情况下, 铝氧化物凭借其较高的表面积/体积比和更多的结合位点, 对深层MAOC稳定性的贡献超越了黏土矿物, 成为主导的矿物相(Lalonde等, 2012). 此外, MAOC:(MAOC+POC)作为SOC稳定性指标, 在整个土壤剖面中与黏粒和粉粒含量显著正相关, 且这种相关性随深度增加而增强, 这进一步说明在生物分解受限的更深层中, 物理保护机制对于维持碳库稳定性具有重要作用(Henneron等, 2022; Hicks Pries等, 2023).

4.3 对内蒙古草地SOC固存的启示

基于上述发现, 本研究提出两种适用于内蒙古或类似草地的SOC固存策略, 分别聚焦于短期和长期的碳固存目标. 短期内, 应优先增加表层土壤POC含量. 因为与MAOC相比, POC具有更快的积累速率, 对管理措施的响应也更为敏感(Liao等, 2023). 而且由于POC主要源自植物凋落物, 因此旨在增加植物碳输入的策略在水分受限区域尤为有效, 如通过重建原生植被(Török等, 2021)和增加植物多样性(Lange等, 2015)等. 虽然更高的碳输入也可能诱导激发效应, 促进现有SOC的微生物分解, 但研究表明, 植被恢复后SOC的净

变化方向主要取决于初始土壤碳含量(Hong等, 2020). 因此, 在如内蒙古退化草地这类低碳土壤中, 植被恢复极有可能带来净碳增益(Hong等, 2020). 此外, 我们最近的研究(Zheng等, 2024b)也强调了生态保护措施在低降水量和严重退化地区的重要作用, 在这些地区, 通过实施这些策略可为SOC固存带来显著益处. 这进一步说明, 适宜促进植物生长和增强POC固存的重点区域, 往往也是水分、养分、土壤健康及气候适应性等方面亟需改善的区域. 因此, 精准识别并优先恢复这类生态脆弱区的生态系统功能, 可以实现固碳效益的最大化.

尽管增加POC含量是实现短期碳固存的关键步骤, 但其本身的不稳定性决定了管理目标必须聚焦于长期的碳稳定. 为了实现持久的碳储存, 应积极促进MAOC的固存. MAOC因其较强的抗分解能力, 有潜力为土壤长期碳固存作出贡献. 因此, 在草地生态系统中, 有效的碳管理需综合提升POC输入和促进MAOC形成的策略(Poeplau等, 2018). 虽然黏粒和粉粒及铝氧化物在MAOC稳定中起重要作用, 但由于其地质起源和长期风化过程, 直接在内蒙古这样的大面积天然草地调控其丰度难以实现. 然而, 我们可以间接影响土壤性质和有机物含量以实现碳固存. 例如, 实施可持续的放牧管理(如轮牧与休牧)可减少土壤退化并促进植物生长(Bai和Cotrufo, 2022). 而采用合理的养分管理策略, 包括平衡施肥和粪肥应用, 可优化植物生长和促进碳吸收. 此外, 采用气候适应性强的草本植物和引进高效灌溉系统可有效缓解气候变化影响并增加长期的碳储存. 通过整合上述策略, 可最大程度地发挥草地生态系统对POC与MAOC的双重固存潜力, 实现碳管理的短期增效与长期稳定.

5 结论

本研究基于对内蒙古草地2m深度土壤剖面的观测, 系统分析了SOC各组分的垂直分布特征及其主控因子. 结果表明, 在各土层中, POC普遍较MAOC更占主导地位. 此外, 气候和土壤属性对SOC不同组分及不同深度的调控机制存在明显差异. 在表层土壤(0~30cm)中, POC主要受气候因子(如年均降水量)和土壤属性(如黏粒和粉粒含量以及土壤pH)共同调控, 而这些影响在深层土壤中逐渐减弱. 相比之下, MAOC

在所有土层均主要由土壤属性(如黏粒和粉粒含量以及铝氧化物含量)控制, 而气候因子无显著影响. 这些发现强调了在SOC固存中采用分层策略的重要性, 既要通过提高POC含量实现SOC的快速积累, 也要形成更具稳定性的MAOC以实现长期SOC固存.

补充材料 本文的补充材料见网络版(<http://earthcn.scichina.com>). 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

参考文献

- 马文红, 杨元合, 贺金生, 曾辉, 方精云. 2008. 内蒙古温带草地生物量及其与环境因子的关系. 中国科学C辑: 生命科学, 38: 84–92
- 王国成, 肖浏骏, 林子祺, 张晴, 郭晓伟, Cowie A, 张帅, 王明明, 陈颂超, 张甘霖, 史舟, 孙文娟, 罗忠奎. 2023. 植物根系碳输入对非根际土壤碳库贡献的全球定量研究. 中国科学: 地球科学, 53: 1067–1082
- Akinwande M O, Dikko H G, Samson A. 2015. Variance inflation factor: As a condition for the inclusion of suppressor variable(s) in regression analysis. *Open J Stat*, 05: 754–767
- Amatulli G, Domisch S, Tuanmu M N, Parmentier B, Ranipeta A, Malczyk J, Jetz W. 2018. A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling. *Sci Data*, 5: 1–5
- Bai Y F, Cotrufo M F. 2022. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. *Science*, 377: 603–608
- Begill N, Don A, Poeplau C. 2023. No detectable upper limit of mineral-associated organic carbon in temperate agricultural soils. *Glob Change Biol*, 29: 4662–4669
- Bernal B, McKinley D C, Hungate B A, White P M, Mozdzer T J, Megonigal J P. 2016. Limits to soil carbon stability: Deep, ancient soil carbon decomposition stimulated by new labile organic inputs. *Soil Biol Biochem*, 98: 85–94
- Briedis C, Sá J C M, Caires E F, Navarro J F, Inagaki T M, Boer A, Neto C Q, Ferreira A O, Canalli L B, Santos J B. 2012. Soil organic matter pools and carbon-protection mechanisms in aggregate classes influenced by surface liming in a no-till system. *Geoderma*, 170: 80–88
- Button E S, Pett-Ridge J, Murphy D V, Kuzyakov Y, Chadwick D R, Jones D L. 2022. Deep-C storage: Biological, chemical and physical strategies to enhance carbon stocks in agricultural subsoils. *Soil Biol Biochem*, 170: 108697
- Ciesielski H, Sterckeman T, Santerne M, Willery J P. 1997. A comparison between three methods for the determination of cation exchange capacity and exchangeable cations in soils. *Agronomie*, 17: 9–16
- Collignon C, Ranger J, Turpault M P. 2012. Seasonal dynamics of Al- and Fe-bearing secondary minerals in an acid forest soil: Influence of Norway spruce roots (*Picea abies* (L.) Karst.). *Eur J Soil Sci*, 63: 592–602
- Cotrufo M F, Ranalli M G, Haddix M L, Six J, Lugato E. 2019. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nat Geosci*, 12: 989–994
- Díaz-Martínez P, Maestre F T, Moreno-Jiménez E, Delgado-Baquerizo M, Eldridge D J, Saiz H, Gross N, Le Bagousse-Pinguet Y, Gozalo B, Ochoa V, Guirado E, García-Gómez M, Valencia E, Asensio S, Berdugo M, Martínez-Valderrama J, Mendoza B J, García-Gil J C, Zaccane C, Panettieri M, García-Palacios P, Fan W, Benavente-Ferraces I, Rey A, Eisenhauer N, Cesarz S, Abedi M, Ahumada R J, Alcántara J M, Amghar F, Aramayo V, Arroyo A I, Bahalkeh K, Ben Salem F, Blaum N, Boldgiv B, Bowker M A, Bran D, Branquinho C, Bu C F, Cáceres Y, Canessa R, Castillo-Monroy A P, Castro I, Castro-Quezada P, Chibani R, Conceição A A, Currier C M, Darrouzet-Nardi A, Deák B, Dickman C R, Donoso D A, Dougill A J, Durán J, Ejtehadi H, Espinosa C, Fajardo A, Farzam M, Ferrante D, Fraser L H, Gaitán J J, Gusman Montalván E, Hernández-Hernández R M, von Hessberg A, Hölzel N, Huber-Sannwald E, Hughes F M, Jadán-Maza O, Geissler K, Jentsch A, Ju M C, Kaseke K F, Kindermann L, Koopman J E, Le Roux P C, Liancourt P, Linstädter A, Liu J S, Louw M A, Maggs-Kölling G, Makhalanyane T P, Issa O M, Marais E, Margerie P, Mazaneda A J, McClaran M P, Messeder J V S, Mora J P, Moreno G, Munson S M, Nunes A, Oliva G, Oñatibia G R, Osborne B, Peter G, Pueyo Y, Quiroga R E, Reed S C, Reyes V M, Rodríguez A, Ruppert J C, Sala O, Salah A, Sebei J, Sloan M, Solongo S, Stavi I, Stephens C R A, Teixido A L, Thomas A D, Throop H L, Tielbörger K, Travers S, Val J, Valko O, van den Brink L, Velbert F, Wamiti W, Wang D L, Wang L X, Wardle G M, Yahdjian L, Zaady E, Zeberio J M, Zhang Y M, Zhou X B, Plaza C. 2024. Vulnerability of mineral-associated soil organic carbon to climate across global drylands. *Nat Clim Chang*, 14: 976–982
- Dondini M, Martin M, De Camillis C, Uwizeye A, Soussana J F, Robinson T, Steinfeld H. 2023. Global assessment of soil carbon in grasslands—From current stock estimates to sequestration potential. Rome: FAO. 76
- Dubeux Jr J C B, Lira Junior M A, Simili F F, Bretas I L, Trumpp K R, Bizzuti B E, Garcia L, Oduor K T, Queiroz L M D, Acuña J P, Mendes C T E. 2024. Deep soil organic carbon: A review. *CABI Rev*, 1

- Estop-Aragónés C, Olefeldt D, Abbott B W, Chanton J P, Czimczik C I, Dean J F, Egan J E, Gandois L, Garnett M H, Hartley I P, Hoyt A, Lupascu M, Natali S M, O'Donnell J A, Raymond P A, Tanentzap A J, Tank S E, Schuur E A G, Turetsky M, Anthony K W. 2020. Assessing the potential for mobilization of old soil carbon after permafrost thaw: A synthesis of ^{14}C measurements from the northern permafrost region. *Glob Biogeochem Cycle*, 34: e2020GB006672
- Fick S E, Hijmans R J. 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Intl J Climatol*, 37: 4302–4315
- Fontaine S, Barot S, Barré P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C. 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 450: 277–280
- Georgiou K, Jackson R B, Vinduřková O, Abramoff R Z, Ahlström A, Feng W T, Harden J W, Pellegrini A F A, Polley H W, Soong J L, Riley W J, Torn M S. 2022. Global stocks and capacity of mineral-associated soil organic carbon. *Nat Commun*, 13: 3797
- Gilbert M, Nicolas G, Cinardi G, Van Boeckel T P, Vanwambeke S O, Wint G R W, Robinson T P. 2018. Global distribution data for cattle, buffaloes, horses, sheep, goats, pigs, chickens and ducks in 2010. *Sci Data*, 5: 1
- González C M, Orellana L C, Casanovas S S, Pignata M L. 1998. Environmental conditions and chemical response of a transplanted lichen to an urban area. *J Environ Manage*, 53: 73–81
- Hansen P M, Even R, King A E, Lavalée J, Schipanski M, Cotrufo M F. 2023. Distinct, direct and climate-mediated environmental controls on global particulate and mineral-associated organic carbon storage. *Glob Change Biol*, 30: e17080
- Harris D, Horw W R, van Kessel C. 2001. Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or CARBON-13 isotopic analysis. *Soil Sci Soc Amer J*, 65: 1853–1856
- Henneron L, Balesdent J, Alvarez G, Barré P, Baudin F, Basile-Doelsch I, Cécillon L, Fernandez-Martinez A, Hatté C, Fontaine S. 2022. Bioenergetic control of soil carbon dynamics across depth. *Nat Commun*, 13: 7676
- Hicks Pries C E, Castanha C, Porras R C, Torn M S. 2017. The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science*, 355: 1420–1423
- Hicks Pries C E, Ryals R, Zhu B, Min K, Cooper A, Goldsmith S, Pett-Ridge J, Torn M, Berhe A A. 2023. The deep soil organic carbon response to global change. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 54: 375–401
- Hong S B, Yin G D, Piao S L, Dybzinski R, Cong N, Li X Y, Wang K, Peñuelas J, Zeng H, Chen A P. 2020. Divergent responses of soil organic carbon to afforestation. *Nat Sustain*, 3: 694–700
- Jobbágy E G, Jackson R B. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol Appl*, 10: 423
- Kang J, Qu C C, Chen W L, Cai P, Chen C R, Huang Q Y. 2024. Organo-organic interactions dominantly drive soil organic carbon accrual. *Glob Change Biol*, 30: e17147
- Kleber M, Eusterhues K, Keiluweit M, Mikutta C, Mikutta R, Nico P S. 2015. Mineral-organic associations: Formation, properties, and relevance in soil environments. *Adv Agron*, 130: 1–140
- Lai J S, Zou Y, Zhang J L, Peres-Neto P R. 2022. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package. *Methods Ecol Evol*, 13: 782–788
- Lalonde K, Mucci A, Ouellet A, Gélinas Y. 2012. Preservation of organic matter in sediments promoted by iron. *Nature*, 483: 198–200
- Lange M, Eisenhauer N, Sierra C A, Bessler H, Engels C, Griffiths R I, Mellado-Vázquez P G, Malik A A, Roy J, Scheu S, Steinbeiss S, Thomson B C, Trumbore S E, Gleixner G. 2015. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nat Commun*, 6: 6707
- Lavalée J M, Soong J L, Cotrufo M F. 2020. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. *Glob Change Biol*, 26: 261–273
- Legendre P, Legendre L. 1988. Numerical Ecology. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier. 853
- Li J P, Ma H B, Xie Y Z, Wang K B, Qiu K Y. 2019. Deep soil C and N pools in long-term fenced and overgrazed temperate grasslands in northwest China. *Sci Rep*, 9: 16088
- Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. 2017. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nat Microbiol*, 2: 1–6
- 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 Y T, Hu H, Crowther T W, Jørgensen R G, Liang C, Chen J, Sun Y S, Liu C Y, Ding J X, Huang A D, Zhou J H, Zhang J B. 2024. Global decline in microbial-derived carbon stocks with climate warming and its future projections. *Natl Sci Rev*, 11: nwae330
- Liao J J, Yang X, Dou Y X, Wang B R, Xue Z J, Sun H, Yang Y, An S S. 2023. Divergent contribution of particulate and mineral-associated organic matter to soil carbon in grassland. *J Environ Manage*, 344: 118536
- Liu L L, Sayer E J, Deng M F, Li P, Liu W X, Wang X, Yang S, Huang J S, Luo J, Su Y J, Grünzweig J M, Jiang L, Hu S J, Piao S L. 2023. The grassland carbon cycle: Mechanisms, responses to global changes, and potential contribution to carbon neutrality. *Fundamental Res*, 3: 209–218

- Liu M, Liu S B, Xu X L, Soromotin A V, Kuzyakov Y. 2025. Does restoration of degraded grasslands follow the theory of multiple stable states? *Agr Ecosyst Environ*, 383: 109508
- Liu M L, Zheng S L, Pendall E, Smith P, Liu J J, Li J Q, Fang C M, Li B, Nie M. 2025. Unprotected carbon dominates decadal soil carbon increase. *Nat Commun*, 16: 2008
- Luo Z K, Viscarra Rossel R A, Shi Z. 2020. Distinct controls over the temporal dynamics of soil carbon fractions after land use change. *Glob Change Biol*, 26: 4614–4625
- Luo Z K, Zhang S, Zhao Z G, Minasny B, Chang J F, Huang J Y, Li B H, Shi Z, Wang E L, Wang M M, Wu Y S, Xiao L J, Ye S. 2024. Soil-smart cropping for climate-smart production. *Geoderma*, 451: 117061
- Ma T, Zhu S S, Wang Z H, Chen D M, Dai G H, Feng B W, Su X Y, Hu H F, Li K H, Han W X, Liang C, Bai Y F, Feng X J. 2018. Divergent accumulation of microbial necromass and plant lignin components in grassland soils. *Nat Commun*, 9: 3480
- Mao H R, Cotrufo M F, Hart S C, Sullivan B W, Zhu X F, Zhang J C, Liang C, Zhu M Q. 2024. Dual role of silt and clay in the formation and accrual of stabilized soil organic carbon. *Soil Biol Biochem*, 192: 109390
- Minasny B, McBratney A B. 2001. The Australian soil texture boomerang: A comparison of the Australian and USDA/FAO soil particle-size classification systems. *Soil Res*, 39: 1443–1451
- Nedwell D B. 1999. Effect of low temperature on microbial growth: Lowered affinity for substrates limits growth at low temperature. *FEMS Microbiol Ecol*, 30: 101–111
- Poeplau C, Don A, Six J, Kaiser M, Benbi D, Chenu C, Cotrufo M F, Derrien D, Gioacchini P, Grand S, Gregorich E, Griepentrog M, Gunina A, Haddix M, Kuzyakov Y, Kühnel A, Macdonald L M, Soong J, Trigalet S, Vermeire M L, Rovira P, van Wesemael B, Wiesmeier M, Yeasmin S, Yevdokimov I, Nieder R. 2018. Isolating organic carbon fractions with varying turnover rates in temperate agricultural soils—A comprehensive method comparison. *Soil Biol Biochem*, 125: 10–26
- R Core Team. 2024. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: The R Foundation for Statistical Computing
- Rocci K S, Lavalley J M, Stewart C E, Cotrufo M F. 2021. Soil organic carbon response to global environmental change depends on its distribution between mineral-associated and particulate organic matter: A meta-analysis. *Sci Total Environ*, 793: 148569
- Román Dobarco M, Wadoux A M J C, Malone B, Minasny B, McBratney A B, Searle R. 2023. Mapping soil organic carbon fractions for Australia, their stocks, and uncertainty. *Biogeosciences*, 20: 1559–1586
- Rousk J, Brookes P C, Baath E. 2009. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization. *Appl Environ Microbiol*, 75: 1589–1596
- Rowley M C, Grand S, Verrecchia É P. 2018. Calcium-mediated stabilisation of soil organic carbon. *Biogeochemistry*, 137: 27–49
- Rumpel C, Kögel-Knabner I. 2011. Deep soil organic matter—A key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant Soil*, 338: 143–158
- Schiedung M, Don A, Beare M H, Abiven S. 2023. Soil carbon losses due to priming moderated by adaptation and legacy effects. *Nat Geosci*, 16: 909–914
- Si Q T N, Chen K L, Wei B, Zhang Y W, Sun X, Liang J Y. 2024. Dissolved carbon flow to particulate organic carbon enhances soil carbon sequestration. *Soil*, 10: 441–450
- Six J, Guggenberger G, Paustian K, Haumaier L, Elliott E T, Zech W. 2001. Sources and composition of soil organic matter fractions between and within soil aggregates. *Eur J Soil Sci*, 52: 607–618
- Six J, Conant R T, Paul E A, Paustian K. 2002. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant Soil*, 241: 155–176
- Sokol N W, Sanderman J, Bradford M A. 2019. Pathways of mineral-associated soil organic matter formation: Integrating the role of plant carbon source, chemistry, and point of entry. *Glob Change Biol*, 25: 12–24
- Sokol N W, Whalen E D, Jilling A, Kallenbach C, Pett-Ridge J, Georgiou K. 2022. Global distribution, formation and fate of mineral-associated soil organic matter under a changing climate: A trait-based perspective. *Funct Ecol*, 36: 1411–1429
- Stewart C E, Paustian K, Conant R T, Plante A F, Six J. 2007. Soil carbon saturation: Concept, evidence and evaluation. *Biogeochemistry*, 86: 19–31
- Sun S Y, Liu X F, Lu S X, Cao P L, Hui D F, Chen J, Guo J F, Yang Y S. 2023. Depth-dependent response of particulate and mineral-associated organic carbon to long-term throughfall reduction in a subtropical natural forest. *Catena*, 223: 106904
- Tang K Z, Wu C, Wang S, Liao W J, Yin L C, Zhou W J, Cui H J. 2024. Distribution characteristics of soil organic carbon fractions in paddy profiles with 40 years of fertilization under two groundwater levels. *J Soils Sediments*, 24: 681–691
- Ter Braak C J F, Prentice I C. 1988. A theory of gradient analysis. In: Begon M, Fitter A H, Ford E D, Macfadyen A, eds. *Advances in Ecological Research*. London: Academic Press. 271–317
- Török P, Brudvig L A, Kollmann J, N. Price J, Tóthmérész B. 2021. The present and future of grassland restoration. *Restor Ecol*, 29: e13378
- Wagner H H. 2004. Direct multi-scale ordination with canonical correspondence analysis. *Ecology*, 85: 342–351

- Wang B R, An S S, Liang C, Liu Y, Kuzyakov Y. 2021. Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems. *Soil Biol Biochem*, 162: 108422
- Wang G C, Luo Z K, Huang Y, Sun W J, Wei Y R, Xiao L J, Deng X, Zhu J H, Li T T, Zhang W. 2021. Simulating the spatiotemporal variations in aboveground biomass in Inner Mongolian grasslands under environmental changes. *Atmos Chem Phys*, 21: 3059–3071
- Wang G C, Luo Z K, Huang Y, Xia X A, Wei Y R, Lin X H, Sun W J. 2022a. Preseason heat requirement and days of precipitation jointly regulate plant phenological variations in Inner Mongolian grassland. *Agric For Meteorol*, 314: 108783
- Wang G C, Xiao M J, Xia X A, Huang Y, Luo Z K, Wei Y R, Zhang W. 2022b. Chilling accumulation is not an effective predictor of vegetation green-up date in Inner Mongolian grasslands. *Geophys Res Lett*, 49: e2021GL096558
- Wiesmeier M, Urbanski L, Hobbey E, Lang B, von Lützow 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
- Zhang Q, Buyantuev A, Fang X N, Han P, Li A, Li F Y, Liang C Z, Liu Q F, Ma Q, Niu J M, Shang C W, Yan Y Z, Zhang J. 2020. Ecology and sustainability of the Inner Mongolian Grassland: Looking back and moving forward. *Landsc Ecol*, 35: 2413–2432
- Zhao M S, Heinsch F A, Nemani R R, Running S W. 2005. Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. *Remote Sens Environ*, 95: 164–176
- Zheng H J, Yang X F, Song C Q, Zhang W, Sun W J, Wang G C. 2024a. Distinct environmental controls on above- and below-ground net primary productivity in Northern China's grasslands. *Ecol Indicators*, 167: 112717
- Zheng H J, Huang Y, Zhang W, Song C Q, Zhang Q, Sun W J, Yu Y Q, Yu L J, Li H G, Zhang C H, Jiang W F, Yang X Y, Wang G C. 2024b. The implementation of ecological protection in Inner Mongolia has slowed down grassland degradation. *Fundamental Res*, doi: 10.1016/j.fmre.2024.10.006
- Zhou H, Gan F L, Dai Q H, Yan Y J, Xu X J, Zhang Y, Hu Z Y, Zhao M. 2023. Migration of dissolved carbon on bare karst slopes in soil in response to natural rainfall events. *Geoderma*, 436: 116527
- 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. 2024. Global turnover of soil mineral-associated and particulate organic carbon. *Nat Commun*, 15: 5329
- Zhu Z, Woodcock C E. 2012. Object-based cloud and cloud shadow detection in Landsat imagery. *Remote Sens Environ*, 118: 83–94
- Zhu Z, Zhang J X, Yang Z Q, Aljaddani A H, Cohen W B, Qiu S, Zhou C L. 2020. Continuous monitoring of land disturbance based on Landsat time series. *Remote Sens Environ*, 238: 111116

(责任编辑: 丁金枝)