DOI：10.11766/trxb202505260240 **CSTR：32215.14.trxb202505260240**

刘蕾，张运龙，张俊伶，王凌，孙世友. 微生物介导的土壤颗粒态-矿物结合态有机碳动态研究进展[J]. 土壤学报，2026，63（6）：1781–1791.

LIU Lei，ZHANG Yunlong，ZHANG Junling，WANG Ling，SUN Shiyo. Research Progress on Soil Particulate Versus Mineral-Associated Organic Carbon Dynamics Mediated by Microorganisms[J]. Acta Pedologica Sinica，2026，63（6）：1781–1791.

微生物介导的土壤颗粒态-矿物结合态有机碳动态研究进展*

刘　蕾[1]，张运龙[2]，张俊伶[3†]，王　凌[1]，孙世友[1]

（1. 河北省农林科学院农业资源环境研究所，石家庄 050051；2. 中国农业大学草业科学与技术学院，北京 100193；3. 中国农业大学资源与环境学院，北京 100193）

摘　要：土壤有机碳的转化与稳定是陆地生态系统碳循环的核心问题，对基于自然的气候解决方案的贡献约达 25%。土壤有机碳中颗粒态有机碳（Particulate organic carbon，POC）和矿物结合态有机碳（Mineral-associated organic carbon，MAOC）是土壤碳周转的关键组分。土壤微生物是碳循环的主要驱动者，其通过“体外修饰”将植物碳分解形成 POC，通过“体内周转”将累积的微生物残体碳与土壤矿物相结合形成 MAOC。然而微生物对 POC 和 MAOC 的调控作用受养分管理措施、土壤性质以及气候因素的多重影响，成为利用微生物组调控农田土壤碳固持的限制因素。本文系统介绍了 POC 和 MAOC 的组分特征及其生态意义，探讨了生长合成代谢（微生物活体和残体）和非生长合成代谢（酶和胞外聚合物）对 POC 和 MAOC 的贡献，阐述了微生物群落结构和生理功能对 POC 和 MAOC 的调控机制，并解析了其影响因素。在此基础上，系统思考了微生物组调控提升土壤有机碳的机制和途径，为构建基于物理－化学－生物协同调控的土壤有机碳提升提供重要依据。

关键词：土壤有机碳；土壤微生物；颗粒态有机碳；矿物结合态有机碳

中图分类号：S154.3　　**文献标志码：**A

Research Progress on Soil Particulate Versus Mineral-Associated Organic Carbon Dynamics Mediated by Microorganisms

LIU Lei[1], ZHANG Yunlong[2] , ZHANG Junling[3†], WANG Ling[1], SUN Shiyou[1]

(1. *Institute of Agricultural Resources and Environment*, *Hebei Academy of Agriculture and Forestry Science*, *Shijiazhuang* 050051, *China*; 2. *College of Grassland Science and Technology*, *China Agricultural University*, *Beijing* 100193, *China*; 3. *College of Resources and Environmental Sciences*, *China Agricultural University*, *Beijing* 100193, *China*)

Abstract: The turnover and stabilization of soil organic carbon (SOC) play a crucial role in the terrestrial carbon cycle, contributing approximately 25% to natural climate solutions. Particulate organic carbon (POC) and mineral-associated organic

* 河北省农林科学院科技创新专项（2024KJCXZX-ZHS-11）、国家自然科学基金项目（32471771）、国家重点研发计划项目（2022YFD1901300）和河北省自然科学基金项目（C2025301026）资助 Supported by the HAAFS Science and Technology Innovation Special Project （No. 2024KJCXZX-ZHS-11），the National Natural Science Foundation of China （No. 32471771），the National Key R&D Program of China （No. 2022YFD1901300），and the Hebei Natural Science Foundation （No. C2025301026）

† 通讯作者 Corresponding author，E-mail：yunlongzhang@cau.edu.cn；junlingz@cau.edu.cn

作者简介：刘　蕾（1987—），女，河北石家庄人，副研究员，主要从事土壤微生物生态过程研究。E-mail：liuleihbnky@163.com

收稿日期：2025–05–26；收到修改稿日期：2025–09–11；网络首发日期（www.cnki.net）：2025–12–03

carbon (MAOC) are pivotal in the soil carbon dynamics. Soil microorganisms are the primary drivers of the carbon cycle, by decomposing plant residues to form POC via the “ex vivo modification” and accumulating microbial residual carbon via “in vivo turnover”, which then combines with soil minerals to form MAOC. However, the role of microorganisms in POC and MAOC formation is constrained by multiple factors, including nutrient management practices, soil properties, and climatic conditions, which limit the microbial regulation of carbon sequestration in agricultural soils. This review systematically introduced the framework of POC and MAOC. The contributions of growth anabolism (living and residual microorganisms) and non-growth anabolism (enzymes and extracellular polymers) to POC and MAOC were described. It further elucidated the regulatory mechanisms governing POC and MAOC through microbial community structure and physiological functions, whilst analyzing the influencing factors. On this basis, the review systematically considered the mechanisms and approaches by which microorganisms regulate and increase SOC, providing an important basis for constructing a theory of SOC increase based on physical-chemical-biological synergistic regulation.

Key words: Soil organic carbon; Soil microorganisms; Particulate organic carbon; Mineral-associated organic carbon

土壤是陆地生态系统碳储量最大的库，全球 1 m 深土壤有机碳（Soil organic carbon，SOC）储量约为 1 550 亿吨，占土壤碳库总量的 62%[1] 。SOC 是土壤中养分元素的承载者，微生物活动的关键驱动力，同时也是土壤颗粒团聚的胶结剂，对土壤功能发挥起关键作用[2]。SOC 是植物残体经动物和微生物分解后长期累积的复杂混合物，包括不稳定和稳定碳组分[3]。土壤微生物是 SOC 周转的主要驱动者，其对 SOC 的作用同时受 SOC 的分解抗性以及物理团聚和矿物保护作用的影响[4]。依据土壤粒径大小和有机碳密度的物理－化学联合分组方法，SOC 分为颗粒态有机碳（Particulate organic carbon，POC）和矿物结合态有机碳（Mineral-associated organic carbon，MAOC）[5]。POC 和 MAOC 在形成途径、周转速率和生态功能等方面差异显著[5-6]。深入理解 POC 和 MAOC 的动态变化[7]和分异特征，阐明微生物介导机制及其影响因素，对充分发挥微生物碳泵功能、增强土壤有机碳固持具有重要意义，也是我国实现 2060 年“碳中和”目标的重要理论支撑。

1 土壤颗粒态和矿物结合态有机碳的组成及其特性

传统观点认为 SOC 的形成是植物残体腐殖化过程，最新研究则认为微生物死亡残体也是 SOC 的重要来源[8]。微生物效率－基质稳定（Microbial efficiency-matrix stabilization）框架和土壤微生物碳泵（Soil microbial carbon pump）理论均认为植物碳是 SOC 的主要来源，微生物是 SOC 周转主要驱动力[9-10]。SOC 是植物残体经微生物分解后长期累积的复杂混合物，由分解程度不同的植物化合物和微生物同化合成的化合物组成[3-4]。SOC 涵盖从易分解的活性组分到难降解的惰性物质[11-12]，可采用物理、化学、生物方法进行分组[13-15]，目前普遍采用物理－化学联合方法将 SOC 划分为 POC 和 MAOC 两大功能组分[5]。

POC 和 MAOC 在组成、形成途径和周转速率等方面差异显著（表 1）。在组成上，POC 主要由未分解的植物残体和真菌菌丝来源的高分子量碳底物构成，其化学结构复杂、芳香性和碳氮比较高，难以被植物和微生物直接利用[5, 7, 15-17]。MAOC 主要来源于植物残体淋溶液或微生物代谢产物，其养分密度高、碳氮比低，更易被植物和微生物利用[5, 7, 15-17]。在转化过程上，植物源碳进入土壤后，在微生物胞外酶的作用下分解（体外修饰途径），其中未完全分解的结构性化合物通过物理迁移（如团聚体形成、颗粒吸附）形成 POC；而非结构性和低分子量的溶解性有机质（DOM）则直接与矿物表面作用或被微生物吸收，并经过生长和死亡过程形成稳定的微生物残体（体内周转途径），最终与土壤矿物结合形成 MAOC[4, 10, 18]。这种形成过程的差异决定了二者周转速率存在差异。POC 主要依赖大团聚体的物理保护，但容易被微生物获取导致稳定性低，周转较快；MAOC 由于矿物保护和微团聚体/孔隙闭蓄，限制了微生物的接触和分解，可在土壤中长期累积[14, 19-20]。然而，受矿物性质影响（如数量、类型等），MAOC 存在理论饱和点，而 POC 则不存在[13, 15]。

表 1　颗粒态有机碳和矿物结合态有机碳特性

Table 1　Comparison of particulate organic carbon and mineral-associated organic carbon

项目 Item	颗粒态有机碳 Particulate organic carbon	矿物结合态有机碳 Mineral-associated organic carbon	参考文献 References
主要来源 Main source	植物残体和真菌菌丝	植物和微生物残体	[15]
主要化学组成 Dominant chemical constituents	植物源组分（如酚类、纤维素、半纤维素）和真菌源组分（如几丁质、木聚糖酶）	微生物源低分子量化合物（如微生物多糖、氨基糖、胞壁酸）与植物源低分子量化合物	[7]
分子量、粒径和密度 Molecular mass，size and density	>600～1 000 Da； >50～63 μm； <1.6～1.85 g·cm^{-3}	<600～1 000 Da； <50～63 μm； >1.6～1.85 g·cm^{-3}	[5，17]
主要形成途径 Dominant formation pathway	物理破碎与化学解聚	低分子量化合物的微生物“体内周转”与“体外修饰”	[10，18]
主要稳定机制 Dominant stabilization mechanism	生化难分解性和大团聚体闭蓄	矿物结合（微团聚体闭蓄、有机–矿物团簇、孔隙闭锁、矿物表面吸附）	[14，19]
周转时间 Turnover time	<10 年～数十年	数十年～数百年	[20]
饱和效应 Saturation	无	有	[13，21]
C/N 比 C/N ratio	10～40	8～13	[19]
养分功能 Nutrient role	复杂化合物（高活化能），植物和微生物难利用	简单化合物（低活化能），植物和微生物易利用	[16]

2　微生物介导的 POC 和 MAOC 周转

土壤微生物是 POC 和 MAOC 形成、转化和稳定的主要驱动力，其合成代谢是调控二者贡献的核心（图 1）。根据能量与碳流向的不同，微生物合成代谢可划分为生长合成代谢（形成微生物生物量）和非生长合成代谢（合成胞外酶等）[22]。微生物源碳在土壤中的分配由微生物自身需求与外界养分供应之间的动态平衡决定，并受其生活史策略的调控[23-24]。

2.1　微生物生长合成代谢

生长合成代谢是微生物自身增殖的碳投资方式，包括吸收转化碳源底物形成的微生物生物量碳（Microbial biomass carbon，MBC）和死亡后残体累积形成的微生物残体碳（Microbial necromass carbon，MNC）[10，25]。土壤微生物通过细胞增殖–死亡–转化途径影响 POC 和 MAOC[25]。微生物活体碳库容量较小且周转速率较快，对 POC 和 MAOC 的直接贡献可忽略不计[26]。Xu 等[27]通过模型估算全球 0～100 cm 土壤 MBC 储量约 23.20 Pg，分别占 POC 和 MAOC 储量的（330 vs. 975 Pg）7%和 2%[20]。微生物活体向残体的转化累积是微生物碳泵理论的核心，MNC 对 SOC 的贡献率高达 50%～85%[10，28]。从全球尺度看，MNC 在表层土壤（0～20 cm）SOC 中的平均贡献率分别为 51%（农田）、47%（草地）和 35%（森林）[8]。通常认为 MNC 是 MAOC 的主要前体物质[29]。Li 等[30]分析湖南多点水稻土壤样品发现，MNC 与 MAOC 和 POC 均呈显著正相关，单位 MNC 的 MAOC 增加量大于 POC，表明 MNC 对 MAOC 的贡献大于 POC。通过 ^{13}C 标记追踪量化碳

流分配，其中 12.3%的微生物源碳进入 POC 库[31]，而 ^{13}C-MNC 占 MAOC 的 22%～38%[32]。然而，Yang 等[33]通过对黄土高原 291 个样点系统研究发现，MNC 与 POC 的正相关性显著强于 MAOC，表明 MNC 对 POC 的贡献大于 MAOC，主要与缺乏黏土保护加速 MNC 周转有关[34-35]。此外，MNC 类型决定了不同碳库的分配，其中真菌和细菌残体碳分别主要贡献于 POC 和 MAOC[33]。

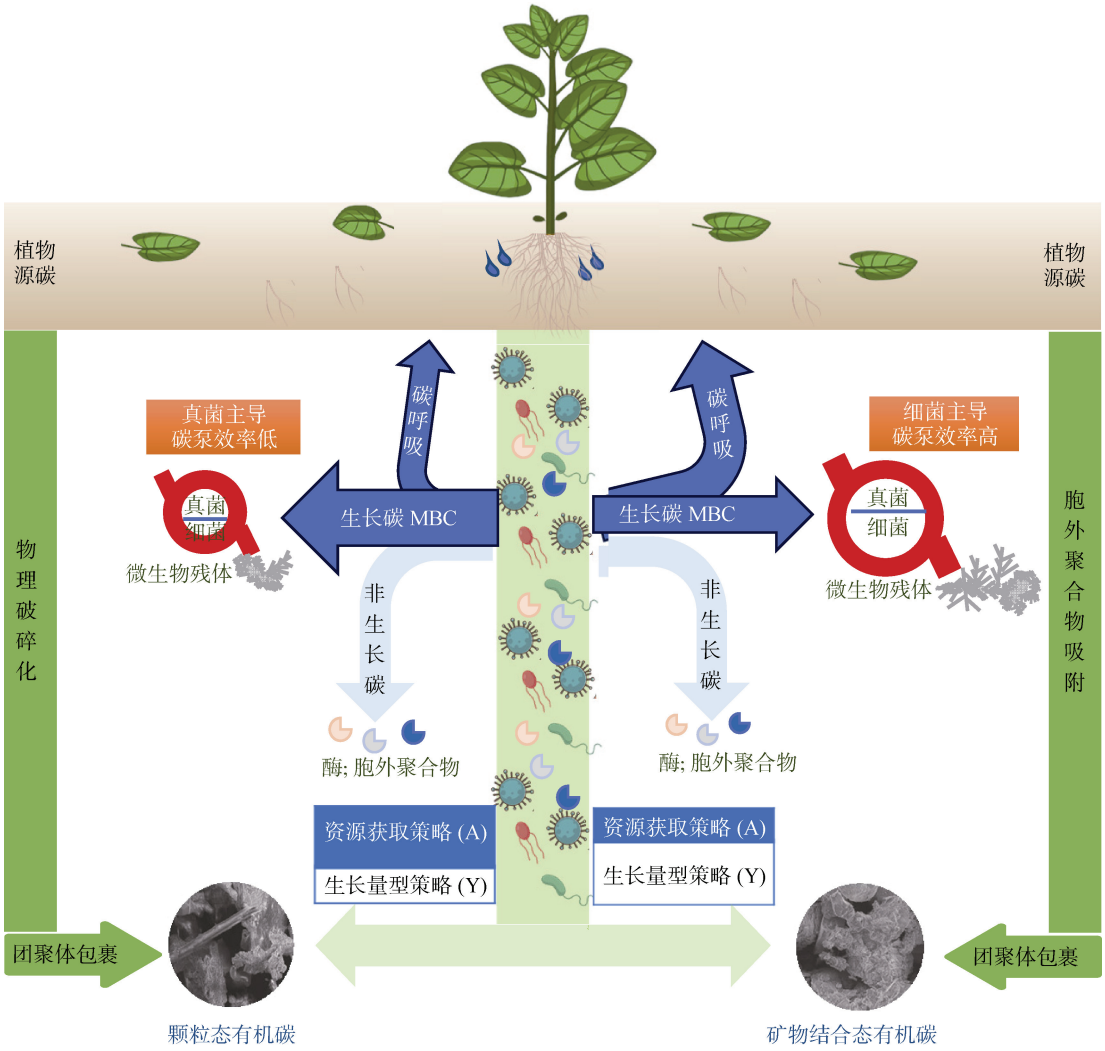

图 1 POC 和 MAOC 转化的微生物调控机制示意图

Fig. 1 Microbially-mediated transformation of POC and MAOC

2.2 微生物非生长合成代谢

非生长合成代谢是微生物为获取外界养分用于自身生长和维持的碳投资方式，其代谢产物主要包括酶和胞外聚合物（Extracellular polymeric substances，EPS）等[22-23]。土壤酶是催化土壤生物学反应的蛋白质，微生物通过调控其活性分解 POC 和 MAOC[36-37]。土壤酶分解功能的发挥与其能否接触底物（空间隔离）和底物碳的质量有关，前者是土壤酶能否发挥作用的前提[9]。土壤矿物的化学保护和土壤团聚体的闭蓄作用，将微生物和底物实现空间隔离，从而降低土壤酶的活性[38]。与 POC 相比，MAOC 中碳与土壤矿物形成的有机–无机复合体会限制土壤酶的活性，使其不易被微生物分解[39]。然而，一项培养试验研究发现，MAOC 中单位 SOC 所产生的 CO_2 显著高于 POC，在农田和森林系统中分别达到后者的 2.5 倍和 7.5 倍[40]。底物碳的质量是影响微生物碳获取的一个重要限制因子[23]。与 POC 相比，MAOC 通常具有较高的养分密度和较低的碳氮比，更易被微生物分解利用，促进自身生长，因此碳利用效率（Carbon use efficiency，CUE）较高[41]。

然而，微生物也会通过牺牲生长碳以分泌酶来突破空间隔离，进而获取养分，表现为较低的 CUE [42]。微生物通过碳投资（酶分泌）与底物收益（碳获取）的权衡，调控 POC 和 MAOC 的降解效率[36]。

胞外聚合物是一类由真菌、细菌等微生物分泌的生物聚合物，广泛分布于微生物细胞外围或微生物聚集体的细胞间隙中[43]。EPS 主要由多糖、蛋白质和核酸等生物大分子组成，这些组分赋予了 EPS 多种生态功能，包括促进微生物黏附、增强环境抗逆性、提高团聚体稳定性以及保护细胞结构等[44]。初始土壤矿物表面可供吸附有机质的特异性位点有限，而 EPS 能够包裹在矿物表面形成有机层，显著增加其吸附位点数量[45]。EPS 通过胶结与黏附有效联结矿物颗粒与有机物质，助力大团聚体（>250 μm）的形成，促进 POC 固存[46]。EPS 通过物理包裹将有机碳截留在团聚体孔隙中，减少其与微生物及酶的接触，从而延缓降解[44]。当 EPS 被矿物包裹时，有助于微团聚体的内部形成并减缓有机碳的分解；当 EPS 发生降解时，微团聚体破碎，影响 POC 的周转[46]。EPS 主要提供易与矿物发生相互作用的有机组分（如带功能团的多糖和蛋白质），通过阳离子桥接、疏水作用和氢键等机制与黏土矿物及金属氧化物结合，将可溶性碳固定在矿物界面[43]，形成有机–矿物复合体[47]。例如，Fu 等 [48]从黑土和红壤中分离 POC 和 MAOC 后进行培养，发现 MAOC 显著富集与 EPS 合成相关的基因。

2.3　微生物群落组成和生存策略

土壤微生物群落以细菌和真菌为主，其代谢特性和生态功能的差异对 POC 和 MAOC 的形成途径产生差异化影响[4, 44]。真菌通过菌丝网络促进大团聚体形成，从而贡献 POC 的生成和稳定，同时，其分泌的多种胞外酶可以降解 POC[4]。细菌个体小、周转快，其残体更易被矿物吸附[33]，在 MAOC 转化中发挥更重要作用[42]。Ma 等[42]在草地和森林生态系统土壤发现 POC 中真菌/细菌比值显著高于 MAOC。Zheng 等[40]发现 POC 中真菌及编码漆酶样多铜氧化酶和几丁质酶（参与顽固性 SOC 分解的酶）的基因丰度均高于 MAOC。此外，微生物功能类群也影响 POC 和 MAOC 的周转。以菌根真菌为例，外生菌根真菌（Ectomycorrhizal fungi，EMF）通过庞大的菌丝网络将植物源碳优先聚集在大团聚体中，有利于 POC 的生成和稳定[4]。而丛枝菌根真菌（Arbuscular mycorrhizal fungi，AMF）菌丝周转较快，能促进 MNC 累积，并加速矿物风化进而促进有机–矿物相互作用，有利于 MAOC 的形成和稳定[49]。

微生物的生存策略是指微生物在特定环境中为适应环境压力而形成的资源获取与利用行为方式，其核心在于环境压力下的适应性选择[50]。传统上，根据碳矿化潜力和生长速率，微生物被划分为 r 策略和 K 策略。其中，r 策略微生物生长速率快、底物亲和力低，偏好活性碳环境[51]。相反，K 策略微生物生长缓慢、底物亲和力高，主要分解难降解碳，效率更高[51]。在我国跨生态区的天然草地和森林土壤的研究发现，POC 中 K 策略/r 策略微生物比值显著高于 MAOC[42]，表明 POC 周转主要由 K 策略微生物调控。在我国东北黑土区玉米农田发现，细菌群落由 K 策略向 r 策略转变，r 策略细菌促进了有机质的快速分解，降低了 MAOC 的稳定性，并通过持续的植物残体输入促进 POC 的积累[52]。近年来，Malik 等[50]根据微生物生长特点和资源获取理论，将微生物划分为生长量型（Y）策略、资源获取型（A）策略和胁迫耐受型（S）策略，通过资源与胁迫两个环境轴的变化能更好预测微生物演变，反映微生物合成代谢和分解代谢之间的平衡。Y 策略微生物倾向于将更多资源投入到与合成代谢相关的功能，促进生长及微生物残体生成，利于 SOC 累积和稳定。A 策略微生物在资源稀缺或有效性较低的环境中更具竞争优势，以牺牲生长为代价优先获取资源，加速碳分解。而 S 策略微生物更适应胁迫环境，通过消耗碳调节渗透平衡以维持细胞完整，但会减少微生物残体生成[50, 53]。POC 因高碳氮比和养分限制（表 1），可能促使微生物群落向 A 策略转变，加速 POC 分解；MAOC 因化学计量比适宜，Y 策略微生物占据优势，促进微生物生长及残体累积，促进 MAOC 稳定。然而，目前关于这一微生物策略差异调控 POC 和 MAOC 周转的机制研究仍较为匮乏。

3　微生物介导的 POC 和 MAOC 周转对环境变化的响应

养分管理、土壤性质以及气候变化（如升温及干旱等）均会影响微生物群落组成、结构、代谢效率和酶活性，进而影响 POC 和 MAOC 周转（图 2）。

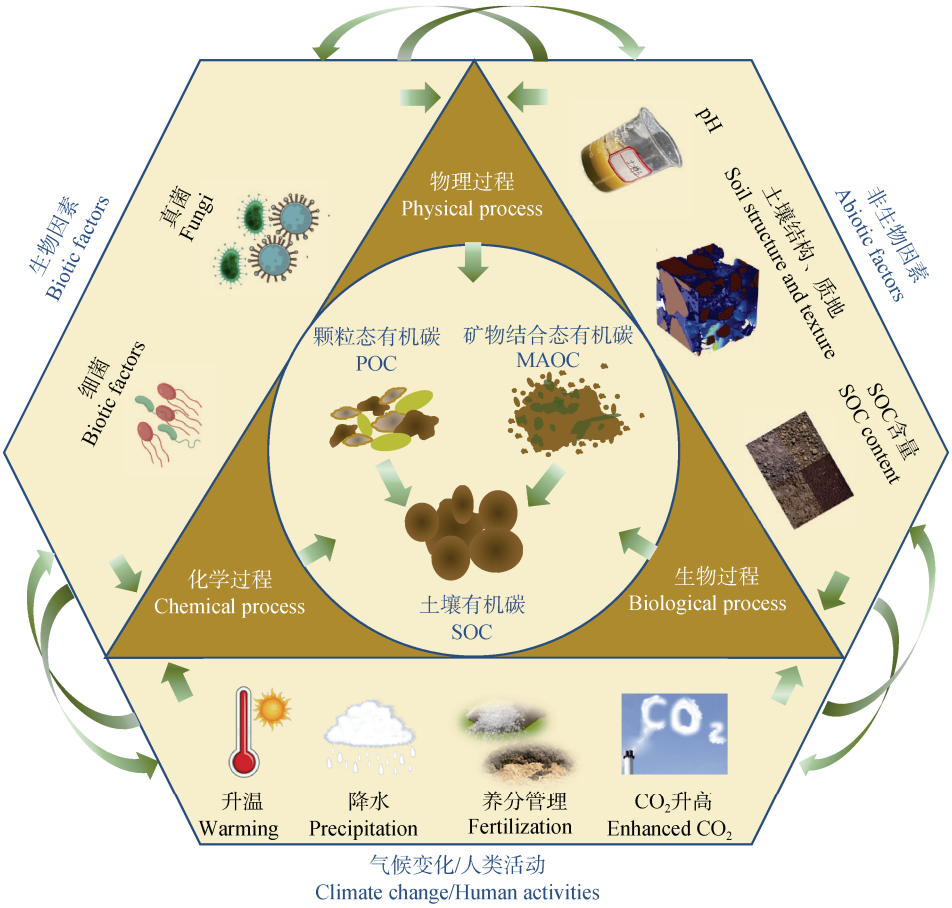

图 2 POC 和 MAOC 周转的影响因素（改自杨阳等[78]）

Fig. 2 Factors influencing the turnover of POC and MAOC (Modified from Yang et al.[78])

3.1 养分管理措施

氮肥施用可以直接（氮素有效性）或间接（如 pH）影响土壤微生物群落组成和代谢，调控 POC 与 MAOC 动态变化，其效应受氮肥用量和氮肥类型调控[54]。氮素供应对微生物分解碳具有双重调节作用，既能促进微生物活动加速 POC 和 MAOC 的分解，又能引发微生物与底物解耦、进而抑制 MAOC 的分解[55]。POC 因高碳氮比易受氮素供应的限制（表 1），氮有效性的增加能促进微生物活性，加速 POC 分解[56]。此外，施氮会促使微生物群落向更高氮需求类群（如细菌）演替，加速 MAOC 周转[25, 42]。全球荟萃分析发现，农田施氮对 POC 和 MAOC 的正效应显著高于自然生态系统[54]。在草原长期施氮定位试验结果显示，随施氮量增加 POC 含量显著升高，MAOC 含量显著降低[57]。因为施氮过量会降低土壤 pH，抑制微生物活性，促进 POC 累积，而 Ca^{2+}、Mg^{2+}等阳离子浓度降低削弱了 MNC 与矿物的关联，加速 MAOC 分解[57]。当土壤 pH 低于 6 时，施氮对 MAOC 表现出显著的正效应[56]，这可能与酸性条件下促进铁/铝氧化物溶解增强矿物保护有关[57]。当土壤 pH 增加时，施氮对 MAOC 的正效应减弱或不影响[56]。与化肥相比，有机肥或有机无机配施显著提高 POC 和 MAOC 含量[58]，尤其增加 POC 中烷基碳比例[59]。

3.2 土壤性质

土壤 pH 显著影响土壤微生物群落结，酸性条件通常利于真菌生长，微碱性环境适宜多数细菌繁殖[4]。酸性土壤中，真菌分解复杂芳香族化合物（如木质素），促进 POC 的破碎与转化；微碱性土壤中，细菌活性增强、周转加快，生死迭代残体碳增加，EPS 增加黏结有机物质到矿物表面，共同促进 MAOC 的积累与稳定[20, 44]。覆盖澳大利亚西部 200 000 km^2 农田土壤的 970 份土壤样品测定表明，当 pH<5.5 时（Al^{3+}溶解点），微生物采取将更多碳源用

于适应 H^+/Al^{3+}胁迫的高耗能的代谢策略，CUE 显著下降[60]，不利于 MAOC 形成。此外，土壤 pH 还能通过改变有机－矿物吸附和多价阳离子的溶解性，影响土壤团聚体和有机–矿物复合体的形成及其稳定性，进而调控 POC 和 MAOC 的稳定[2]。随土壤 pH 升高，矿物表面正电荷减少而有机配体负电荷增加，降低碳在矿物表面的吸附能力[45] 不利于 POC 的保存[2]。酸性土壤中 pH 升高降低铁/铝氧化物溶解性，导致 Fe^{3+}和 Al^{3+}等阳离子浓度下降，降低有机－金属络合物稳定性[20]；碱性土壤中 pH 升高降低 $CaCO_3$ 溶解度，削弱矿物－有机质桥接[20]，减弱与层状硅酸盐的钙络合及阳离子桥接作用[45]，降低 MAOC 稳定性[20]。

土壤粉粒和黏粒为微生物生物膜发育提供更大表面积和适宜微环境[61]，促进微生物活动，同时通过吸附和团聚作用促进碳的稳定[4]。Mao 等[61]在亚利桑那州选取了 4 个不同基质年龄（1 千年、5.5 万年、75 万年和 3 000 万年）的地点代替时间序列，研究发现随黏粉粒含量占比增加（从砂土到黏土），微生物源碳和 MAOC 对 SOC 的贡献同步增加，其中 MNC 从 20%增加到 50%，MAOC 占 SOC 比例从不足 20%增加到超过 50%。Zhao 等[62]将按粒径分离的 MAOC 进一步按密度（2.4 $g\cdot cm^{-3}$）筛分，分离出“轻 MAOC”（富有机－矿物复合体）和“重 MAOC”（近裸露矿物颗粒），结合原位可视技术（NanoSIMS、μ-XRF 等），发现粉壤土通过增强微生物－矿物接触效率累积更多 MNC。此外，土壤质地也会影响 SOC 的物理保护作用，微团聚体在真菌菌丝黏结作用下形成大团聚体可以保护 POC 免受微生物降解[63]。

土壤微生物对 POC 和 MAOC 的调控与土壤 SOC 含量有关。Li 等[30]在亚热带水稻田土壤中的研究发现，随着 SOC 含量从 4.0 $g\cdot kg^{-1}$ 增至 40.1 $g\cdot kg^{-1}$，POC 含量逐渐增加，MAOC 趋于饱和且增加缓慢。这是因为富碳土壤中的微生物生物量高且活性强，促进微生物残体向生物量再循环，不利于 MAOC 的快速累积。此外，富碳土壤中的可溶性碳含量较高，使微生物群落由 K 策略向 r 策略演变，导致微生物合成代谢降低而分解代谢增加，不利于 MAOC 累积[30]。在农田土壤中，施氮条件下 POC 和 MAOC 累积存在 SOC 临界阈值[64]。基于 Meta 分析的结果表明，当 SOC 含量低于 15 $g\cdot kg^{-1}$ 时，施氮显著促进 POC 累积，超过该阈值时则有利于 MAOC 增加。在贫碳土壤中，施氮增加根系生物量，进而提升土壤中木质素酚含量（提升 18.4%），同时增强团聚体稳定性（平均重量直径增加 20.7%），促进 POC 的形成与稳定。在富碳土壤中，施氮改善土壤化学计量比，利于微生物生长进而累积残体碳，利于 MAOC 固持[64]。

3.3　气候变化

全球气候变化包括升温、干旱和 CO_2 升高等深刻影响陆地碳循环。与 MAOC 相比，POC 储量较小且周转更快，对升温的响应更为敏感[65-67]，尤其是在北极、高山生态系统等寒冷地区[67]。升温促进植物生长，增加植物、根系凋落物及其分泌物等外源碳投入，显著提高 POC 含量。Meta 分析显示，在寒冷地区，升温显著降低 0～30 cm 土层 POC 含量，而对 MAOC 无影响[67]。在青藏高原冻土区连续 6 年的野外增温原位试验表明，升温促进植物源碳降解，提高微生物碳水化合物酶代谢丰度和 MNC 含量，促进 MAOC 累积[68]。上述差异主要源于微生物将外源碳分配至生长或代谢功能的不同策略[22]。升温后，微生物活性增加，加速 POC 和 MAOC 的分解[7, 68]。Zhang 等[66]对我国不同区域 12 个弃耕农田土壤进行 3 年原位增温试验，发现尽管植物生物量在增温条件下有所增加，但微生物的分解作用也随之增强。这种同步变化使得 0～15 cm 土壤 POC 含量保持不变，而其芳香性增加。MAOC 的温度敏感性（Q_{10}）显著低于 POC，这可能反映了两者在稳定性和动态响应上的本质差异。

干旱通过改变外源碳输入和影响微生物群落结构，共同调控 POC 和 MAOC 周转。一项在我国亚热带森林开展的 9 年干旱试验表明，干旱降低了细根输入和菌根生物量，其中菌丝促进团聚体形成和植物碳转移，“输入–保护”双重抑制显著降低 POC 含量。干旱降低微生物活性，促进 MNC 累积，显著提高 MAOC 含量[69]。干旱对 POC 和 MAOC 的影响存在区域差异。基于国际干旱试验网络，针对温带草原与灌木丛生态系统展开的研究表明，经过 1 至 5 年的极端干旱处理后，湿润地区干旱使得 POC 含量下降 15.9%，但 MAOC 不受影响，干旱区 POC 和 MAOC 均无显著变化。湿润区的 POC 对干旱胁迫响应更敏感，这可能与湿润区干旱处理改善土壤通气状况，增强微生物活性，从而加快 POC 分解有

关[70]。

CO_2 浓度升高可以提高净初级生产力，增加外源碳投入，同时激发老碳的分解，“输入－激发”的平衡过程影响 POC 和 MAOC 的动态变化[71-72]。Meta 分析表明，随着 CO_2 浓度升高，POC 显著增加，而 MAOC 保持不变[65]。Hofmockel 等[73]基于美国威斯康星州瑞兰镇开放式空气 CO_2 富集长期定位试验，采用 ^{13}C 同位素标记方法追踪碳演变规律，结果表明随着 CO_2 浓度升高，游离态 POC 显著增加，这与新碳输入而旧碳含量不变有关；闭蓄态 POC 新碳累积速率超过旧碳流失，呈增加趋势；MAOC 新碳累积与旧碳流失完全抵消，其含量不变。一项包含淀粉酶、纤维素酶、β-葡聚糖酶等 10 种微生物胞外酶的 Meta 分析结果显示，CO_2 浓度升高显著增加几丁质酶（主要分解含氮多糖）活性（12.6%），对分解 POC 相关纤维素酶等无显著影响[74]。

气候因子间的交互作用普遍存在，相较于单一气候因子，其对 POC 和 MAOC 的影响更为复杂，增加了全球变化背景下不同碳组分响应模式的不确定性。然而，目前多气候因子的耦合效应研究主要集中在 SOC 总体的影响[75]，区分 POC 和 MAOC 功能碳库的研究较少[65]。Díaz-Martínez 等[76]对全球 326 个旱地样点的研究表明，升温与干旱的协同作用显著改变了土壤生物地球化学过程，加剧了 MAOC 对气候变化的脆弱性，甚至导致 POC 与 MAOC 解耦。Thaysen 等[77]在丹麦温带灌木/草原开展 8 年增温、干旱和 CO_2 升高等多因子交互试验，结果表明，增温和 CO_2 升高及其交互作用均显著降低游离态 POC 含量，对闭蓄态 POC 无显著影响，MAOC 仅在增温单因子处理下显著降低。因此，未来亟需深入揭示温度、水分、CO_2 等因子对微生物介导的 POC 和 MAOC 周转和稳定的调控机制，尤其是气候因子的交互效应，为气候模型参数优化提供关键实证依据。

4 结语与展望

微生物在全球碳循环以及应对气候变化中发挥重要作用，通过合成和分解代谢途径调控 POC 和 MAOC 周转，受到碳组分化学特性、微生物功能性状、管理措施以及全球气候变化等因素的影响。理解微生物介导的土壤碳稳定机制，可为实现双碳目标和应对气候变化提供重要的理论支撑和调控途径。未来还需从以下几个方面深入开展研究：

1）深化对微生物介导的 POC 和 MAOC 稳定机制的研究。土壤与微生物群落的时空异质性，导致难以精准解析特定微生物类群与有机碳组分的互作机制。未来可利用分子生物学、稳定同位素示踪、纳米二次离子质谱等技术，从多尺度、多界面探讨微生物与碳周转的互作过程，从而深度解析微生物群落在不同有机碳组分转化过程中的响应模式及其生态学意义。

2）解析不同生态系统中调控有机碳周转的关键微生物。在不同生态系统中，由于气候因子、土壤性质和植被类型等的差异，导致微生物介导的 POC 和 MAOC 形成过程及其驱动机制呈现出地域性特征。通过开展原位观测与跨尺度实验验证，构建覆盖分子、细胞及群落层面的多尺度研究体系，有利于深度解析碳稳定化的关键节点，可系统揭示关键微生物在土壤有机碳动态变化中的调控机制。

3）明确植物－根际－土壤连续体对 POC 和 MAOC 的影响机制。植物碳输入（数量/质量）决定微生物群落结构，其代谢产物及活性通过改变土壤理化性质反作用于土壤碳的转化效率，形成“植物输入－微生物转化－土壤反馈”动态网络。通过原位观测与模型耦合，量化植物和根系分泌物输入、激发效应与碳转化关联，并结合多组学解析根际微生物功能基因网络以明确关键功能菌及代谢通路，量化植物－微生物－矿物互作的阈值，建立基于微生物功能特性的碳库稳定性预测模型，为提升土壤碳固持提供理论依据。

参考文献（References）

[1] Wu H B, Guo Z T, Peng C H. Distribution and storage of soil organic carbon in China[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2003, 17(2): 2001GB001844.

[2] Liu Y L, Wang P, Wang J K. Formation and stability mechanism of soil aggregates: Progress and prospect[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(3): 627—643. [刘亚龙, 王萍, 汪景宽. 土壤团聚体的形成和稳定机制：研究进展与展望[J]. 土壤学报, 2023, 60(3): 627—643.]

[3] Wang J K, Xu Y D, Ding F, et al. Process of plant residue transforming into soil organic matter and mechanism of its stabilization: A review[J]. Acta Pedologica Sinica, 2019, 56(3): 528—540. [汪景宽, 徐英德, 丁凡, 等. 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[J]. 土壤学报，2019，56（3）：528—540.]
[4] Song W J，Liang Y Z，Tao Z，et al. Advances on soil organic carbon dynamics mediated by microorganisms[J]. Advances in Earth Science，2023，38（12）：1213—1223. [宋文婕，梁誉正，陶贞，等. 微生物介导的土壤有机碳动态研究进展[J]. 地球科学进展，2023，38（12）：1213—1223.]
[5] Lavallee J M，Soong J L，Cotrufo M F. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century[J]. Global Change Biology，2020，26（1）：261—273.
[6] Angst G，Mueller K E，Castellano M J，et al. Unlocking complex soil systems as carbon sinks：Multi-pool management as the key[J]. Nature Communications，2023，14：2967.
[7] Zhang R B，Wang J S，Wang Q C，et al. Responses of soil particulate and mineral-associated organic carbon to climate warming：A review[J]. Progress in Geography，2023，42（12）：2471—2484. [张睿博，汪金松，王全成，等. 土壤颗粒态有机碳与矿物结合态有机碳对气候变暖响应的研究进展[J]. 地理科学进展，2023，42（12）：2471—2484.]
[8] Wang B R，An S S，Liang C，et al. Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems[J]. Soil Biology & Biochemistry，2021，162：108422
[9] Cotrufo M F，Wallenstein M D，Boot C M，et al. 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?[J]. Global Change Biology，2013，19（4）：988—995.
[10] Liang C，Schimel J P，Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage[J]. Nature Microbiology，2017，2：17105.
[11] Lehmann J，Kleber M. The contentious nature of soil organic matter[J]. Nature，2015，528（7580）：60—68.
[12] Lehmann J，Hansel C M，Kaiser C，et al. Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity[J]. Nature Geoscience，2020，13（8）：529—534.
[13] Georgiou K，Angers D，Champiny R E，et al. Soil carbon saturation：What do we really know?[J]. Global Change Biology，2025，31（5）：e70197.
[14] Angst G，Mueller K E，Nierop K G J，et al. Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter[J]. Soil Biology & Biochemistry，2021，156：108189.
[15] Zhou Z H，Liu L，Hou L. Soil organic carbon stabilization and formation：Mechanism and model[J]. Journal of Beijing Forestry University，2022，44（10）：11—22. [周正虎，刘琳，侯磊. 土壤有机碳的稳定和形成：机制和模型[J]. 北京林业大学学报，2022，44（10）：11—22.]
[16] Williams E K，Fogel M L，Berhe A A，et al. Distinct bioenergetic signatures in particulate versus mineral-associated soil organic matter[J]. Geoderma，2018，330：107—116.
[17] Xue Z J，Li X Y，Jiao L，et al. Advance in the formation and stabilization mechanisms of soil mineral-associated organic carbon[J]. Journal of Soil and Water Conservation，2023，37（5）：12—23. [薛志婧，李霄云，焦磊，等. 土壤矿质结合态有机碳形成及稳定机制的研究进展[J]. 水土保持学报，2023，37（5）：12—23.]
[18] Cotrufo M F，Soong J L，Horton A J，et al. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss[J]. Nature Geoscience，2015，8（10）：776—779.
[19] von Lützow M，Kögel-Knabner I，Ekschmitt K，et al. SOM fractionation methods：Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms[J]. Soil Biology & Biochemistry，2007，39（9）：2183—2207.
[20] Zhou Z H，Ren C J，Wang C K，et al. Global turnover of soil mineral-associated and particulate organic carbon[J]. Nature Communications，2024，15：5329.
[21] Stewart C E，Paustian K，Conant R T，et al. Soil carbon saturation：Implications for measurable carbon pool dynamics in long-term incubations[J]. Soil Biology & Biochemistry，2009，41（2）：357—366.
[22] Wang C Q，Kuzyakov Y. Energy use efficiency of soil microorganisms：Driven by carbon recycling and reduction[J]. Global Change Biology，2023，29（22）：6170—6187.
[23] Shi K，Liao J H，Zou X M，et al. Accumulation of soil microbial extracellular and cellular residues during forest rewilding：Implications for soil carbon stabilization in older plantations[J]. Soil Biology & Biochemistry，2024，188：109250.
[24] Yang L Y，Canarini A，Zhang W S，et al. Microbial life-history strategies mediate microbial carbon pump efficacy in response to N management depending on stoichiometry of microbial demand[J]. Global Change Biology，2024，30（5）：e17311.
[25] Liang C，Zhu X. The soil microbial carbon pump as a new concept for terrestrial carbon sequestration[J]. Scientia Sinica：Terrae，2021，51（5）：680—695. [梁超，朱雪峰. 土壤微生物碳泵储碳机制概论[J]. 中国科学：地球科学，2021，51（5）：680—695.]
[26] Camenzind T，Mason-Jones K，Mansour I，et al. Formation of necromass-derived soil organic carbon determined by microbial death pathways[J]. Nature Geoscience，2023，16（2）：115—122.
[27] Xu X F，Thornton P E，Post W M. A global analysis of soil microbial biomass carbon，nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems[J]. Global Ecology and Biogeography，2013，22（6）：737—749.
[28] Hutchins D A，Jansson J K，Remais J V，et al. Climate

change microbiology—Problems and perspectives[J]. Nature Reviews Microbiology, 2019, 17(6): 391—396.
[29] Xiao K Q, Liang C, Wang Z M, et al. Beyond microbial carbon use efficiency[J]. National Science Review, 2024, 11(4): nwae059.
[30] Li Z, Duan X, Guo X B, et al. Microbial metabolic capacity regulates the accrual of mineral-associated organic carbon in subtropical paddy soils[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2024, 195: 109457.
[31] Si Q, Chen K L, Wei B, et al. Dissolved carbon flow to particulate organic carbon enhances soil carbon sequestration[J]. Soil, 2024, 10(2): 441—450.
[32] Liu X, Tang S, Tou C Y, et al. Opposite roles of plant quality and soil exoenzymes in regulation of litter carbon transfer to fungal and bacterial necromass[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2025, 210: 109940.
[33] Yang Y, Gunina A, Cheng H, et al. Unlocking mechanisms for soil organic matter accumulation: Carbon use efficiency and microbial necromass as the keys[J]. Global Change Biology, 2025, 31(1): e70033.
[34] Cotrufo M F, Ranalli M G, Haddix M L, et al. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter[J]. Nature Geoscience, 2019, 12(12): 989—994.
[35] Widdig M, Schleuss P M, Biederman L A, et al. Microbial carbon use efficiency in grassland soils subjected to nitrogen and phosphorus additions[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2020, 146: 107815.
[36] Chen R, Yin L M, Wang X H, et al. Mineral-associated organic carbon predicts the variations in microbial biomass and specific enzyme activities in a subtropical forest[J]. Geoderma, 2023, 439: 116671.
[37] Mao X L, Sun T, Zhu L J, et al. Microbial adaption to stoichiometric imbalances regulated the size of soil mineral-associated organic carbon pool under continuous organic amendments[J]. Geoderma, 2024, 445: 116883.
[38] Wu M H, Wu J J, Zhang H M, et al. Mineral protection rather than aggregate stability improved soil organic carbon contents at high altitudes of Yulong Mountain in Southwest China[J]. Journal of Plant Ecology, 2025, 18(3): rtaf050.
[39] Mikutta R, Kleber M, Torn M S, et al. Stabilization of soil organic matter: Association with minerals or chemical recalcitrance?[J]. Biogeochemistry, 2006, 77(1): 25—56.
[40] Zheng Y Y, Jin J, Wang X J, et al. Nitrogen addition increases the glucose-induced priming effect of the particulate but not the mineral-associated organic carbon fraction[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2023, 184: 109106.
[41] Mo F, Zhang Y Y, Liu Y, et al. Microbial carbon-use efficiency and straw-induced priming effect within soil aggregates are regulated by tillage history and balanced nutrient supply[J]. Biology and Fertility of Soils, 2021, 57(3): 409—420.
[42] Ma L X, Zhu E X, Jia J, et al. Does microbial carbon use efficiency differ between particulate and mineral-associated organic matter?[J]. Functional Ecology, 2024, 38(7): 1510—1522.
[43] Luo X. Optimization of soil extracellular polymeric substances extraction based on cation exchange resin method[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2024. [罗星. 基于阳离子交换树脂法提取土壤胞外聚合物的优化[D]. 武汉: 华中农业大学, 2024.]
[44] Zhang M, Cai P, Wu Y C, et al. Bacterial extracellular polymeric substances: From the perspective of soil ecological functions[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(2): 308—323. [张铭, 蔡鹏, 吴一超, 等. 细菌胞外聚合物: 基于土壤生态功能的视角[J]. 土壤学报, 2022, 59(2): 308—323.]
[45] Kleber M, Bourg I C, Coward E K, et al. Dynamic interactions at the mineral-organic matter interface[J]. Nature Reviews Earth & Environment, 2021, 2(6): 402—421.
[46] Liu C H, Wang B R, Liu J Q, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi hyphal density rather than diversity stimulates microbial necromass accumulation after long-term *Robinia pseudoacacia* plantations[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2025, 206: 109817.
[47] Sokol N W, Slessarev E, Marschmann G L, et al. Life and death in the soil microbiome: How ecological processes influence biogeochemistry[J]. Nature Reviews Microbiology, 2022, 20(7): 415—430.
[48] Fu Y Y, Xu Y Q, Wang Q, et al. Deciphering the microbial players driving straw decomposition and accumulation in soil components of particulate and mineral-associated organic matter[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2025, 209: 109871.
[49] Wu S L, Fu W, Rillig M C, et al. Soil organic matter dynamics mediated by arbuscular mycorrhizal fungi—An updated conceptual framework[J]. New Phytologist, 2024, 242(4): 1417—1425.
[50] Malik A A, Martiny J B H, Brodie E L, et al. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change[J]. The ISME Journal, 2020, 14(1): 1—9.
[51] Yang Y, Dou Y X, Wang B R, et al. Deciphering factors driving soil microbial life-history strategies in restored grasslands[J]. iMeta, 2023, 2(1): e66.
[52] Lyu L H, Wang C Q, Fan K K, et al. Microbial life-history strategies mediate temperature effects on organic carbon pools in black soils[J]. Soil Ecology Letters, 2025, 7(3): 250306.
[53] Zhang Y Y, Wang T, Yan C, et al. Microbial life-history strategies and particulate organic carbon mediate formation of microbial necromass carbon and

stabilization in response to biochar addition[J]. Science of the Total Environment，2024，950：175041.
[54] Tang B，Rocci K S，Lehmann A，et al. Nitrogen increases soil organic carbon accrual and alters its functionality[J]. Global Change Biology，2023，29（7）：1971—1983.
[55] Averill C，Waring B. Nitrogen limitation of decomposition and decay：How can it occur?[J]. Global Change Biology，2018，24（4）：1417—1427.
[56] Wu J J，Zhang H，Pan Y T，et al. Particulate organic carbon is more sensitive to nitrogen addition than mineral-associated organic carbon：A meta-analysis[J]. Soil & Tillage Research，2023，232：105770.
[57] Ye C L，Chen D M，Hall S J，et al. Reconciling multiple impacts of nitrogen enrichment on soil carbon：Plant，microbial and geochemical controls[J]. Ecology Letters，2018，21（8）：1162—1173.
[58] Liu C，He C H，Chang S X，et al. Fertilization and tillage influence on soil organic carbon fractions：A global meta-analysis[J]. Catena，2024，246：108404.
[59] Lan X J，Shan J，Huang Y，et al. Effects of long-term manure substitution regimes on soil organic carbon composition in a red paddy soil of Southern China[J]. Soil & Tillage Research，2022，221：105395.
[60] Jones D L，Cooledge E C，Hoyle F C，et al. pH and exchangeable aluminum are major regulators of microbial energy flow and carbon use efficiency in soil microbial communities[J]. Soil Biology & Biochemistry，2019，138：107584.
[61] Mao H R，Cotrufo M F，Hart S C，et al. Dual role of silt and clay in the formation and accrual of stabilized soil organic carbon[J]. Soil Biology & Biochemistry，2024，192：109390.
[62] Zhao Q，Bell S，Kukkadapu R，et al. Accumulation of soil microbial necromass controlled by microbe–mineral interactions[J]. Environmental Science & Technology，2025，59（33）：17558—17570.
[63] Witzgall K，Vidal A，Schubert D I，et al. Particulate organic matter as a functional soil component for persistent soil organic carbon[J]. Nature Communications，2021，12：4115.
[64] Ling J，Dungait J A J，Delgado-Baquerizo M，et al. Soil organic carbon thresholds control fertilizer effects on carbon accrual in croplands worldwide[J]. Nature Communications，2025，16：3009.
[65] Rocci K S，Lavallee J M，Stewart C E，et al. Soil organic carbon response to global environmental change depends on its distribution between mineral-associated and particulate organic matter：A meta-analysis[J]. Science of the Total Environment，2021，793：148569.
[66] Zhang Z R，Gao H，Gao X X，et al. Short-term warming supports mineral-associated carbon accrual in abandoned croplands[J]. Nature Communications，2025，16：344.
[67] García-Palacios P，Bradford M A，Benavente-Ferraces I，et al. Dominance of particulate organic carbon in top mineral soils in cold regions[J]. Nature Geoscience，2024，17（2）：145—150.
[68] Qin S Q，Zhang D Y，Wei B，et al. Dual roles of microbes in mediating soil carbon dynamics in response to warming[J]. Nature Communications，2024，15：6439.
[69] Sun S Y，Liu X F，Lu S X，et al. Depth-dependent response of particulate and mineral-associated organic carbon to long-term throughfall reduction in a subtropical natural forest[J]. Catena，2023，223：106904.
[70] Pei J M，Fang C M，Li B，et al. Aridity-driven change in microbial carbon use efficiency and its linkage to soil carbon storage[J]. Global Change Biology，2024，30（11）：e17565.
[71] Cui J L，Zheng M，Bian Z H，et al. Elevated CO_2 levels promote both carbon and nitrogen cycling in global forests[J]. Nature Climate Change，2024，14（5）：511—517.
[72] Luo Y Q，Hui D F，Zhang D Q. Elevated CO_2 stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems：A meta-analysis[J]. Ecology，2006，87（1）：53—63.
[73] Hofmockel K S，Zak D R，Moran K K，et al. Changes in forest soil organic matter pools after a decade of elevated CO_2 and O_3[J]. Soil Biology & Biochemistry，2011，43（7）：1518—1527.
[74] Kelley A M，Fay P A，Polley H W，et al. Atmospheric CO_2 and soil extracellular enzyme activity：A meta-analysis and CO_2 gradient experiment[J]. Ecosphere，2011，2（8）：art96.
[75] Wang M M，Zhang S，Guo X W，et al. Whole-profile soil carbon responses to concurrent warming and precipitation changes across global biomes[J]. Global Change Biology，2025，31（2）：e70105.
[76] Díaz-Martínez P，Maestre F T，Moreno-Jiménez E，et al. Vulnerability of mineral-associated soil organic carbon to climate across global drylands[J]. Nature Climate Change，2024，14（9）：976—982.
[77] Thaysen E M，Reinsch S，Larsen K S，et al. Decrease in heathland soil labile organic carbon under future atmospheric and climatic conditions[J]. Biogeochemistry，2017，133（1）：17—36.
[78] Yang Y，Wang B R，Dou Y X，et al. Advances in the research of transformation and stabilization of soil organic carbon from plant and microbe[J]. Chinese Journal of Applied Ecology，2024，35（1）：111—123. [杨阳，王宝荣，窦艳星，等. 植物源和微生物源土壤有机碳转化与稳定研究进展[J]. 应用生态学报，2024，35（1）：111—123.]

（责任编辑：卢　萍）