

从微生物角度揭示气候变暖对土壤有机碳转化的影响

候婷婷¹, 于德水¹, 何鑫², 张烨¹, 孟利强^{1*}

¹黑龙江省科学院微生物研究所, 黑龙江 哈尔滨

²河北环境工程学院河北省农业生态安全重点实验室, 河北 秦皇岛

收稿日期: 2024年12月16日; 录用日期: 2025年1月22日; 发布日期: 2025年1月30日

摘要

全球气候变化对陆地生态系统的功能产生了重要影响, 土壤有机碳(SOC)是维持陆地生态系统生产力和可持续性的关键, 以CO₂为主的温室气体的过量排放导致全球气候持续变暖。微生物是SOC周转的动力, 是全球变暖影响SOC储量与化学特性的关键媒介。气候变暖导致大部分农田和森林的有机碳储量下降, 但草原的有机碳含量升高, 这可能与微生物对有机碳的异化分解和同化固定之间的权衡有关。气温的升高和与之相伴的CO₂浓度升高有利于植物生长, 使得植物光合作用增强, 向土壤中输入的有机碳增加, 这些外源有机碳在微生物的作用下转化为稳定碳源, 可直接提高微生物的呼吸活性, 真菌在土壤微生物中的比例降低, 而细菌所占的比例升高, 对土壤碳库的储存产生不利影响。植物功能群(BFGs)促进土壤活性有机碳库的释放, 提高土壤微生物的碳矿化速率。在评估农业生态系统多功能性(EMF)响应时, 不仅要考虑微生物多样性, 还要考虑它们之间的相互作用, 这对预测未来气候变化情景下生态系统功能的变化具有重要意义。从多角度入手, 深入认识气候-微生物-SOC之间的关系, 有利于在全球变化的大背景下, 充分发挥土壤碳汇效应, 为实现“碳达峰”和“碳中和”提供理论与政策依据。

关键词

土壤有机碳, 气候变暖, CO₂浓度, 植物功能群, 生态系统多功能性

Revealing the Impact of Climate Warming on Soil Organic Carbon Transformation from the Microbial Perspective

Tingting Hou¹, Deshui Yu¹, Xin He², Ye Zhang¹, Liqiang Meng^{1*}

¹Institute of Microbiology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin Heilongjiang

²Hebei Key Laboratory of Agricultural Ecological Security, Hebei University of Environmental Engineering, Qinhuangdao Hebei

*通讯作者。

文章引用: 候婷婷, 于德水, 何鑫, 张烨, 孟利强. 从微生物角度揭示气候变暖对土壤有机碳转化的影响[J]. 土壤科学, 2025, 13(1): 58-67. DOI: 10.12677/hjss.2025.131008

Abstract

Global climate change has a significant impact on the functions of terrestrial ecosystems. Soil Organic Carbon (SOC) is crucial for maintaining the productivity and sustainability of terrestrial ecosystems. The excessive emission of greenhouse gases, mainly CO₂, has led to continuous global warming. Microorganisms are the driving force behind SOC turnover and the key medium through which global warming affects SOC reserves and chemical properties. Climate warming has caused a decline in the organic carbon reserves of most farmlands and forests, but an increase in the organic carbon content of grasslands. This may be related to the trade-off between the dissimilatory decomposition and assimilatory fixation of organic carbon by microorganisms. The rise in temperature, accompanied by an increase in CO₂ concentration, is conducive to plant growth, enhancing plant photosynthesis and increasing the input of organic carbon into the soil. Under the action of microorganisms, these exogenous organic carbons are transformed into stable carbon sources, which can directly boost the respiratory activity of microorganisms. The proportion of fungi in soil microorganisms decreases while that of bacteria rises, having an adverse effect on soil carbon pool storage. Plant Functional Groups (BFGs) promote the release of the soil labile organic carbon pool and increase the carbon mineralization rate of soil microorganisms. When evaluating the response of the multifunctionality of agroecosystems (EMF), it is necessary to consider not only microbial diversity but also their interactions. This is of great significance for predicting changes in ecosystem functions under future climate change scenarios. By exploring the relationship among climate, microorganisms, and SOC from multiple perspectives, it is conducive to giving full play to the soil carbon sink effect against the backdrop of global change and providing theoretical and policy bases for achieving “carbon peak” and “carbon neutrality”.

Keywords

Soil Organic Carbon, Climate Warming, CO₂ Concentration, Plant Functional Groups, Ecosystem Multifunctionality

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

全球粮食安全受到气候变暖和人口增长的挑战。与集约化农业相关的土壤退化减少了可用于粮食生产的土地。气候变暖的深远影响，加上增加粮食生产的迫切需求，要求采取气候适应型土地管理备选办法，以同时提高生产力并促进适应气候变化及其缓解措施[1]。被称为“保护性农业”的联合国可持续管理战略作为一种基于自然的解决方案得到广泛推广，以维持粮食生产，同时促进土壤健康[2]。

工业革命以来，由于 CO₂ 等温室气体过量排放而导致全球年均温度持续升高，造成生物多样性锐减等诸多不利影响，以“气候变暖”为主要特征的全球性生态环境问题，已经成为当今世界的共识和共同面临的严峻挑战。它不仅可以改变自然生态系统，也深刻影响着人类社会的生存与发展[3]。在过去的十年中，快速的全球变暖对全球粮食安全构成了重大威胁。根据政府间气候变化专门委员会第六次评估报告，持续的全球变暖导致作物产量下降，并对作物生物量产生负面影响。作为确保粮食安全的一个组成部分，作物生物量直接为人类提供必需的食物热量，并通过动物饲料间接提供蛋白质来源。到 2050 年，

世界人口预计将达到 100 亿,与 2010 年相比,全球粮食需求预计将增长约 56% [4]。鉴于气候变化的不可逆性,把握气候变化影响作物生物量的具体方式,保障全球粮食安全势在必行,全球变暖导致的作物生物量下降将使满足未来粮食需求的增长成为一项越来越具有挑战性的任务。

保护性农业包括少耕或免耕、永久土壤覆盖和多样化的作物轮作,适用于许多不同的农业环境。其实施带来了广泛的环境效益,包括与增加土壤有机碳(SOC)储量和土壤生物多样性相关的土壤健康改善,已导致全球三分之一的国家在 12.5%的可耕地上采用保护性农业[5]。然而,由于缺乏气候变暖对保护性农业支持土壤健康和作物生产潜力长期影响的系统和定量评估,因此在不同的未来气候预测下,其有效性存在不确定性。在变暖条件下,专门比较保护性农业与常规管理的田间试验尤其罕见,但迫切需要探索管理和变暖对作物产量和土壤健康的相互作用。SOC 是一个“主”土壤健康指标,支持多种土壤功能,包括养分和水分循环和保持、土壤结构形成和生态系统生产力。预计气候变暖将通过加速微生物分解来增加全球 SOC 损失[6]。此外,气温上升可能会增强微生物氮矿化,导致陆地生态系统氮流。相比之下,保护性农业中的作物残茬保留通过增加植物生物量投入直接促进 SOC 的积累,这也通过改善土壤健康缓解了作物的水分和养分限制,并通过有机物供应间接加速了微生物周转和尸体体积。保护性农业创造的土壤条件可以抵消气候变化对某些地区粮食生产的负面影响[7]。为了更清楚地认识全球气候变暖的大背景下,土壤碳输出与输入之间的动态平衡关系,探究微生物对其的响应机制,本研究综述了气候变暖对 SOC 转化及微生物群落组成的影响,并提出了有助于推进相关领域研究的展望。

2. 气候变暖对微生物多样性的影响

目前研究主要集中在年平均气温和年平均降水量变化对作物产量的影响上。然而,最近的一项研究表明,北部中高纬度地区冬季气温正以每十年超过 0.5℃的速度上升[8]。IPCC (2013)报告预测,至 21 世纪末,全球地表平均温度仍将上升 1.8℃~4.0℃,这一增长速度几乎是年平均气温上升速度的 1.8 倍,特别是在高纬度地区。冬季变暖将打破作物的休眠,推进物候期,缩短生长季节和光合活性,增加冬季作物减产的风险,使作物的生长周期和光合活性缩短,从而增加害虫和病原体的数量。关于冬季变暖如何影响非冬季作物的研究有限,但重要的是冬季变暖会改变土壤温度和湿度,继而影响土壤肥力和作物生长[9]。自 1850 年以来,人为活动已导致地球表面温度上升 1.1℃,加剧了全球水文循环并改变了降水制度。考虑到温度和水对维持生物的重要性,气候变化有可能深刻影响从物种到整个生物群系的各个层面的生物多样性。不断变化的环境条件可能迫使物种脱离其气候生态位,导致抵抗力降低、适应能力下降和灭绝。忽视生态群落物种和功能群之间复杂的营养关系可能会低估气候变化对生物多样性和生态系统功能的影响。作为陆地生态系统的关键组成部分,土壤微生物在调节生态过程中发挥重要作用,包括养分循环、病原体控制和植物生产力[10]。

土壤微生物是驱动农业生态系统的关键过程,对气候变化的响应较为敏感,是优化土壤健康和作物生产力的先决条件,是可持续农业的主要贡献者。土壤微生物的数量、多样性、活性和有益功能有助于土壤健康,包括有效和稳定土壤中有机碳的积累,以及作物生产力。农业生产中减少耕作支持菌丝网络的发展和更多样化和丰富的土壤细菌真菌生物量,这有助于多种土壤生态系统功能,包括改善基质和植物养分[11]。气候变暖对已观察到的保护性农业对土壤微生物群的益处的影响是难以预测的,在温暖的森林和草地土壤中,强烈的环境过滤会对真菌和细菌多样性产生负面影响。短期增温处理显著增加黑土细菌的 *Streptomyces* 和 *Gaiella* 的丰度。与短期增温试验相比,长期增温可能对土壤微生物特性产生不同影响。在未受干扰的温带石南荒原经过一年的增温处理后,土壤中真菌的丰度显著降低[12]。Garrido-Sanz 等[13]通过对 8 种高寒土壤进行增温处理发现,包括伯克霍尔德菌属(*Burkholderia*)和苯基杆菌属(*Phenyllobacterium*)在内的具有热适应、较高生长速率和抗逆性共性特征的菌属相对丰度显著增加。土壤

呼吸对温度的变化很敏感,一些较大范围的数据统计发现增温条件下土壤呼吸显著增加了 9%~12%。Sun 等[14]利用扩增子测序和磷脂脂肪酸分析研究了长期干旱对森林土壤微生物群落的影响,结果表明细菌群落 α 多样性和生物量显著降低,真菌则不受影响。另外有研究发现,与植物根系形成共生体的丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhiza, AM)真菌在侵染率、孢子密度和多样性等方面也呈现季节性差异,说明增温诱导的根系养分获取增强可能导致菌根依赖性和丛枝菌根真菌(AMF)多样性降低[15]。在变暖条件下,土壤传播的植物病原体可能增加,这在作物生产系统中值得关注,尽管支持作物健康生长的土壤健康的增加可能有助于抵消疾病威胁。总的来说,土壤微生物组对增温和作物管理措施之间的相互作用的反应,以及对土壤健康和作物产量的影响,仍然存在很大的不确定性。

3. 气候变暖对土壤碳库的影响

作为土壤肥力的基石,土壤有机质可以通过维持土壤水分和养分有效性来影响作物生物量,从而促进根系发育。有机质分解的温度敏感性(Q10)是预测全球变暖条件下土壤碳命运的关键参数,土壤 Q10 值的变化反映了有机碳矿化分解的速率对温度变化的响应程度。已有研究表明,冬季增暖可以通过增加土壤温度和改变土壤水分动态来刺激土壤呼吸,从而加速 SOM 的分解[16]。冬季变暖对土壤温度和湿度的影响可能因纬度而异,对不同地区的土壤呼吸产生不同的影响。在高纬度地区,虽然冬季不种植作物,但冬季升温加剧可能会通过土壤介导过程影响次年的作物生长。考虑到土壤过程的参与,有必要进一步研究冬季增暖影响作物生物量的机制[17]。微生物是有机碳循环的动力,在影响碳素含量方面有两种不同的关键作用:一是通过分解代谢活动促进碳向大气释放,二是通过将有机碳固定为不易分解的形式来阻止碳的损失[18]。人们越来越认识到,土壤微生物在介导陆地碳循环中可以发挥两种相反的作用:微生物分解代谢活动导致土壤碳释放到大气中,而微生物合成代谢产生一系列有助于稳定土壤碳库的产物。这两种微生物过程都会受到气候变暖的影响,它们变化的方向和幅度决定了温暖世界中的土壤碳动态[19]。

土壤有机碳(SOC)作为陆地生态系统中最大的有机碳库,超过了植被和大气中有机碳的总和,在全球养分循环中起着重要作用,其动态变化受农业活动的影响显著。SOC 在植物生命周期中不断向土壤输入,包括:1) 来自地下植物根系的根沉积物(rhizo-C)和 2) 来自地上植物生物量的秸秆(straw-C),土壤微生物受到输入的作物根碳和秸秆碳的激活和调节。根际微生物群落在很大程度上取决于根释放的根际碳的数量和质量[12]。植物来源的、易于降解的碳水化合物在土壤中经历了一系列微生物介导的过程,包括产能矿化(分解代谢)和融入微生物生物量(合成代谢)。微生物细胞随后的死亡和裂解,以及非生物代谢物(如胞外酶、胞外聚合物、信号分子和抗生素)的释放,导致各种有机细胞化合物的产生,包括细胞包膜碎片和小生物聚合物。这些化合物可以抵抗后代微生物利用,与矿物质结合,并有助于形成缓慢循环的有机碳池。这部分被称为微生物衍生碳(Micro-Derived Carbon, MDC),来源于微生物坏死块[20]。与植物源碳相比,MDC 具有更顽固的化学结构,并且对矿物和金属氧化物具有更大的亲和力,使其成为长期稳定的 SOC 库的重要组成部分。它约占总有机碳的一半,是对气候反馈产生影响的动态生态系统组成部分。长期综合评价 MDC 储量动态对于预测未来气候情景下的土壤碳储量至关重要。

土壤碳的微生物分解每年以二氧化碳的形式向大气释放约 75 Pg·C (1 Pg = 10^{15} g),大约是全球年化石碳排放量的 8 倍[21]。土壤碳库作为陆地生态系统中最大的碳库,其碳含量是大气中碳含量的 2~3 倍。土壤通过表层 CO₂ 释放(土壤呼吸)的方式,每年以 60 Gt·C 的速度向大气排放 CO₂,相当于人类化石燃料燃烧释放的 7 倍[22]。即使温度升高引起土壤碳库微小的 CO₂ 释放都可能进一步加剧气候变暖。因此,研究增温对土壤碳库的影响尤为必要。土壤团聚体稳定性被认为是土壤结构的一个有用指标,它支持多种土壤功能,包括水的运输和储存,以及提供稳定的微生物栖息地,有利于微生物生物量的优先积累和尸体的形成,并进一步积累 SOC。增加的土壤团聚体稳定性可以增强水分保持和微生物变量,直接促进

养分循环和土壤碳储存。土壤有机碳分解速率通常随温度升高而增加,触发土壤碳循环对气候变暖的正反馈。然而,这种反馈的大小仍然存在很大的不确定性,可能是我们对调节有机碳分解温度敏感性的机制理解不足(Q10, 温度升高 10℃, 有机碳分解速率增加) [23]。气候变暖还会通过改变大气和土壤的水分而影响树木生产力及其碳汇功能。因此,需要深入了解 Q10 的调节机制,以改善土壤 C 循环的预测及其对气候变暖的反馈。全球 Meta 系统分析结合 Q10 的 lnRR 响应模式评估了不同处理对土壤有机碳组分(矿物结合态有机碳(MAOC)、颗粒态有机碳(POC)、游离态 POC (frPOC)、闭塞态 POC (oPOC)、粗 POC (cPOC)和细 POC (fiPOC)的影响,随后还量化了环境和农艺因素在调节这些影响中的作用[24]。大部分研究发现,CO₂浓度升高会增加土壤呼吸,Nie 等发现 CO₂浓度升高条件下,自养呼吸显著增加,达到 58.9%。由于大气 CO₂长期处于较高浓度,由此引起的正反馈导致全球变暖“加速度”提升,对生态系统的碳平衡和温室效应造成显著影响[25]。此外,CO₂浓度升高也可能刺激增加土壤胞外酶活,Shi 等[26]进行了全球范围的 Meta 分析发现,大气 CO₂浓度升高对土壤 β -1,4-葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、 β -1,4-N-乙酰葡萄糖氨糖苷酶、脲酶的活性有积极影响,而不利酚氧化酶和酸性磷酸酶的活性。Zhou 等[27]对比不同陆地生态系统中的田间试验结果发现,增温处理对参与碳元素循环过程的土壤胞外酶(水解酶和氧化酶)活性均无显著影响。Manning 等[28]利用土壤剖面增温发现,增温造成复杂聚合物碳组分迅速减少,其下降的速度和土壤总碳持平。李彦林等[29]发现,增温会减少稳定性更高的土壤小团聚体、黏粉粒有机碳含量。但也有高山森林增温控制实验发现,6 年增温对土壤颗粒态有机碳和矿物结合态有机碳的影响没有差异。此外,在 15 个月增温的高寒草甸生态系统中,土壤细菌群落结构发生了显著变化。短期变暖抑制真菌群落丰度,有利于革兰氏阳性菌和放线菌活动,导致土壤活性碳库减少,惰性碳固存增加[15]。综上分析,阐明增温如何通过影响土壤碳底物来影响土壤碳库,需要对不同稳定性的碳组分进行分析,并且需要进行长期的连续观测。整体上来说,在评价特定管理策略对农用地土壤固碳潜力的影响时,应优先考虑 POC 组分(尤其游离态 POC),而不是 SOC,有助于深入理解农业活动作用下整体 SOC 积累和稳定机制。其次,微生物碳利用效率(CUE)对全球土壤有机碳储量起决定作用。Garrido-Sanz 等[13]在对美国 6 个生态系统进行 6 期 10 年的升高大气 CO₂的研究发现,这些生态系统中土壤细菌组成差异很大,但 CO₂浓度升高对 6 个生态系统的细菌生物量、丰富度和群落组成无显著影响;随着大气 CO₂浓度升高,土壤酸杆菌(*Acidobacteria*)丰度普遍增加。Liu 等[22]发现大气中的 CO₂浓度升高不会引起土壤真菌或细菌群落结构的剧烈变化,但升温会造成共生白腐真菌的相对丰度增加。在澳大利亚的草原上,CO₂浓度升高导致古细菌和真菌以及特定细菌群的迁移,CO₂浓度升高增加了厚壁菌门(*Firmicutes*)和拟杆菌门(*Bacteroidetes*)的丰度。较高的碳利用效率意味着微生物能够更有效地利用土壤中的有机碳,从而减少有机碳的分解和释放;较低的碳利用效率则会导致更多的有机碳被分解,释放出二氧化碳等温室气体。因此,提高微生物的碳利用效率对于增加土壤有机碳储量、减缓气候变暖具有重要意义。有研究表明,通过调控土壤环境条件,如土壤温度、湿度、养分含量等,可以影响微生物的碳利用效率,还可以通过引入特定的微生物群落,提高土壤中有益微生物的比例,从而提高土壤有机碳的储存量[8]。这种评估对于确保和支持陆地生态系统的持续运作至关重要,但目前准确地检测和预测施肥和耕作对土壤有机碳动态的影响的能力仍然有限。

4. 气候变暖对土壤养分的影响

人类氮磷沉降对土壤碳循环具有重要意义,氮磷输入对土壤碳-气候反馈的影响通常以有机碳分解的温度敏感性(Q10)为特征。有研究[30]表明,氮和磷的输入可以显著改变各种生态系统的有机碳分解,以往站点水平观测结果的不一致可能归因于不同研究之间气候和地理条件的差异。在初始养分条件较低的温暖地区,土壤微生物呼吸通常比初始土壤养分含量较高的寒冷地区对 N 输入的响应更强,氮和磷输

入对 Q10 的空间显着影响尚未得到研究[17]。为了更好地理解这一差异,需要在广泛的地理尺度上探索氮磷输入对 Q10 的影响,对于准确评估未来变暖背景下氮磷沉降对土壤碳收支的影响至关重要。

大气中氮和磷的沉积在过去几十年中急剧增加,预计未来将继续增加,这已经成为人类社会的科学和政治关注。在中国,2015~2020 年期间 N 沉降估计约为 15 kg 亩/年⁻¹,约为美国的两倍,大气磷素沉降在过去几十年中也呈现出明显的上升趋势[31]。在陆地生态系统中,植物和土壤微生物的生长常常受到氮和磷养分可用性的限制,氮和磷的沉积为植物和微生物提供养分,影响它们的生长和活动,从而影响生态系统的碳循环。全球变化生物学地上过程(如生物量生产和植物性状)对 N 和 P 沉积的影响得到了很好的表征,地下土壤碳过程(如土壤碳分解)的响应存在不确定性,氮磷沉积引起的有机碳分解过程的微小变化也会导致大气 CO₂ 浓度的实质性变化。因此,在气候变化背景下更好地了解养分引起的有机碳分解变化,对于全面评估氮、磷沉积对生态系统过程的影响至关重要。土壤碳的主要来源是地上凋落物和地下根系输入;碳输出过程主要是土壤呼吸,包括根系自养呼吸和异养呼吸[32]。增温可能通过直接或间接方式几乎影响土壤碳来源和输出的所有过程。通常认为,增温会加速土壤有机质周转,促进土壤呼吸,进而对全球变暖形成正反馈。然而,增温也可能提高土壤氮素有效性从而提高地上生产力,补偿土壤呼吸造成的碳损失。如果植物碳输入的速率慢于土壤呼吸,土壤的碳储量可能会降低。同时,通过凋落物输入的新碳也可能促进土壤老碳进一步分解(激发效应),逐渐增加土壤碳库的净损失。此外,由于土壤有机质比新鲜凋落物稳定,增温可能不会影响老碳分解,而使微生物优先分解植物输入的新碳[33],这可能导致增温虽然增加了植物碳输入、促进了土壤呼吸,但不影响土壤碳库储量。土壤氮矿化和硝化作用是影响森林碳汇过程的主要因素。气候变暖可能通过促进土壤有机质分解和氮矿化过程,提高土壤对植物氮磷钾等养分的供应,进而增加植物生产力和碳汇效应[34]。由于真菌和细菌在土壤环境中占据不同的生态位,Ren 等[35]认为,增温可能会利于细菌生长而抑制真菌生长,并且对土壤微生物功能类群有一定的选择性。微生物群落对环境变化的敏感性高于树木个体,因此增温可能促进土壤硝化和反硝化作用,使更多的土壤氮以气态方式损失,减少植物根系对氮的获取。森林和草原的升温研究发现了微生物群落组成的共性变化,包括真菌与细菌的比率下降、革兰氏阳性细菌丰度增多,细菌比真菌更具备生长速度和养分的竞争优势。此外,增温往往伴随着土壤水分蒸发的增加,对有机质分解和氮矿化而言,土壤水分减少将抵消部分增温效应,这可能会削弱树木生长对增温的响应,甚至在土壤水分较低的生态系统表现出抑制生长的现象[36]。

越来越多的证据表明,土壤基质和微生物特性在决定 Q10 的重要性。这些机制也可能通过改变土壤基质的可用性和质量来调节氮磷素的输入效应和微生物特性。气候变暖可能通过促进土壤有机质分解和氮矿化过程,提高土壤对植物碳氮钾等养分的供应,进而增加植物生产力和碳汇效应。具体来说,人们普遍认为养分的输入可以增加基质的可用性,这可能会增加有机碳分解的温度响应。养分输入还可以直接影响土壤微生物多样性、群落组成和代谢,改变代谢功能和呼吸速率,从而可能影响有机碳分解的温度响应。然而,在广泛的地理范围内,氮和磷输入对 Q10 影响的主要决定因素尚未确定[10]。

5. 农业生态系统多功能性与微生物多样性的关系

农业生态系统功能(EMF)与微生物之间的关系一直是生态学者长期关注的问题,这是由于需要了解面对全球变化的生物多样性下降对生态系统功能、服务和人类福祉的影响。土壤生物多样性在支持多种生态系统功能和服务方面的作用,包括土壤养分循环、碳储存和侵蚀防治具有重要影响,植物多样性在增加土壤微生物活性和土壤碳储存和养分供应方面有重要影响,提高土壤肥力和植物生产力[37]。

土壤和植物生物多样性及其功能之间的关系取决于环境,但形成这种关系的生物和环境因素尚未得到很好的理解。土壤生物多样性对功能的影响可能取决于生态系统的水分有效性,植物物种对土壤细菌

群落的影响取决于植物群落多样性,并通过植物资源对拮抗土壤微生物的影响来调节[38]。温度是影响植物生长和代谢的重要因素,植物和土壤微生物多样性之间的互补性有助于环境的多功能性,但这些贡献受到环境变化的影响,强调了微生物多样性在塑造植物多样性与生态系统功能之间的积极关系中的重要作用。多功能性是一个综合生态学概念,通常用于评估生态系统同时提供多种功能的能力,特别是在全球变化情景下。生态系统功能与物种多样性呈正相关,这可能归因于生态位互补、积极的相互作用和致病物种的减少。在“增温”效应的驱动下,某些迅速响应温度变化的原生植物有减少趋势,其他植物物种开始扩张,并改变植物物种的种间关系、群落结构、分布格局,深刻影响以植物多样性为主体的生态系统功能和稳定性。先前的研究工作[39]集中在细菌和真菌上,很大程度上忽视了原生生物。异养原生生物作为捕食者,在控制细菌和真菌种群和养分循环方面发挥着重要作用,并对生态系统的多功能性产生影响。为了更好地理解未来生态系统的多功能性,需要对细菌、真菌、原生生物及其可能的相互作用进行综合评估。由于全球变化对土壤微生物群落多样性的直接影响可能有限,植物-微生物的相互作用在调控陆地生态系统对环境变化的响应方面具有重要影响。气候变化引起的植物群落特征变化通过改变土壤的碳输入量方式间接影响微生物群落组成和代谢功能。已有研究表明,增雨影响植物-微生物之间的正向反馈关系,通过增加植被的多样性可缓解干旱对微生物群落造成的长期影响,提高微生物群落对干旱胁迫的耐受性[40]。不同的微生物群体通过捕食、共生和竞争高度相互联系,这可以通过共现网络分析来探索。网络属性,如边、节点和平均度,是评估微生物群体之间相互作用和网络复杂性的常用指标,已被用于模拟微生物网络及其对气候变化的响应。气候变暖可以增强微生物网络的复杂性,并可能影响生态系统的功能和服务,降水还可以通过改变 AMF 群之间的相互作用,对丛枝菌根真菌(AMF)群落的网络复杂性产生强烈影响。

将地上-地下相互作用纳入 EMF 研究可以加深我们对气候变化背景下生态系统关系的理解,植物与微生物之间的相互作用涉及许多地上和地下的相互作用(例如,相互作用和发病机制),这对 EMF 关系具有重大影响[41]。一方面,土壤微生物多样性可以通过促进养分循环独立对植物养分吸收产生积极影响;另一方面,土壤微生物多样性对养分有效性的相对贡献可能取决于植物群落内的功能群,具有相似生态特性的植物功能群(PFGs),如固氮或光合途径,会影响土壤微生物组和相关的土壤功能。与草本植物相比,多年生草本具有更高的地下生物量,导致根系密集。植物分布特征和多样性对气候变暖的响应不是以系统形式做出集中反应,物种间由于温度敏感性不同,其响应结果并不一致[12]。通常认为,在低温冷湿的生态系统中,如高纬度和高寒的冻土地带,温度任何微弱的增加都可能会延长生长季并促进植物的生长发育,从而在生产力、物种组成乃至多样性等方面加速植被活动。因此,以草为主的群落凋落物分解速度加快,土壤养分循环增强 PFGs 的变化可能会影响相关微生物群落,这就提出了 PFGs 如何调节土壤微生物群落及其功能,以及这种关系如何在微生物多样性梯度中变化的问题。然而植物功能丰富度和单个功能群对土壤微生物多样性和生态系统过程的影响尚不清楚。

全球变化驱动因素和人类活动以复杂但未知的方式威胁生物多样性和功能,包括植物与微生物多样性和土壤过程之间的潜在关系。在评估全球变化驱动因素对生态系统功能的影响时,对生物相互作用的研究非常缺乏。植物功能丰富度、PFGs 和微生物多样性的相对贡献及其与环境胁迫对土壤功能相互作用的了解是一个关键的知识缺口,为减轻全球变化的负面影响的管理策略提供了信息。

6. 总结

由于气候变暖和土壤管理对作物产量和土壤性质的复杂交互影响,预测保护性农业在气候变暖时的有效性具有挑战性。总的来说,气候变暖在许多方面深刻地影响着农业活动,从减产到有机碳和生态系统功能的丧失。气温升高会导致作物减产,但在低纬度地区,这主要是由于干旱、作物生长周期受到干

扰和病原体压力增加。有机碳是一个“主”土壤健康指标,支持多种土壤功能,包括养分和水分循环和保持、土壤结构形成和生态系统生产力。气候变暖会加速微生物分解,增强微生物氮矿化,磷素吸收降低,导致陆地生态系统中的氮磷流失,从而增加全球有机碳损失[42]。宏基因组学在揭示微生物群落结构和功能及其与环境因子之间的相互关系提供了有力途径,为深入探究气候变化下不同类型微生物群落的演化特点和代谢能力奠定了基础。全球气候变化对土壤微生物的影响应有充分认识。保护性农业中的作物残茬保留在土壤表层通过增加植物生物量投入直接促进有机碳积累,并通过改善土壤健康缓解作物的水分和养分限制,间接通过有机质供应加速微生物周转和坏死块积累。气候变暖对微生物群落组成和活性的直接和间接影响并存,但其交互效应研究较少,阻碍了我们对气候变暖下 SOC 的响应与反馈机制的认识。同时,气候带、季节和突发气候事件对全球变暖下 EMF 有重要影响,在以后的研究中应加以重视,以更准确地预测土壤碳源对气候变暖的响应与反馈。

7. 展望

由于受研究手段的局限,目前关于土壤碳循环过程对气候变暖响应的认识仍存在较大分歧,且很多认识是基于短期的模拟增温实验,无法为气候变化过程的准确预测提供可靠的支持。因此,针对这些分歧开展长期定位与同位素标记实验研究,并不断地探索新的研究方法和手段是未来该领域的主要方向。具体有以下几个方面:

1) 土壤微生物在土壤碳循环及养分转化等过程中扮演着关键作用,且对气候变化的响应敏感。但现有的气候变化预测模型并没有将土壤微生物过程纳入考虑,很多模型只是简单地基于温室实验,将土壤有机碳的分解与土壤碳库的大小建立关系,导致一些在土壤微生物领域的重要研究结论无法在气候变化模型中得到应用。因此,将土壤有机碳的分解过程与土壤微生物过程建立联系,并将其耦合到气候变化模型中显得十分必要。

2) 目前关于土壤微生物组成结构及其功能性状的认识还很模糊,大量目光着手于细菌与真菌,少量探究原核生物与线虫。然而,土壤微生物种类繁多、功能各异,且很多微生物是不可培养的。这些问题给传统的研究方法带来了巨大的挑战。因此,积极探索新的研究方法和手段是应对这些挑战的主要途径。

3) 以气候变暖为主要标志的气候变化通过 CO₂ 浓度升高、降水变化、氮沉降等多个过程共同影响着土壤碳循环。目前相关的研究主要集中于同位素标记法与 DNA-SIP,缺乏对整体宏基因组和宏代谢组的综合研究。因此,在研究气候变暖对土壤碳循环过程的影响时,还需运用不同手段,研究多个气候变化因子之间的综合作用。

4) 土壤地上与地下部分是一个相互作用的有机整体。地上部分及地下部分的相互作用共同影响着土壤碳的收支及碳循环过程。因此,在研究土壤碳循环过程对气候变暖的响应时,需系统考虑地上部分、地下部分(裸土、根际土、深层土)整体生态过程对气候变暖的响应。

基金项目

黑龙江省科学院院长基金项目(编号:2022YZJJ001)。

参考文献

- [1] 张旸. 秸秆还田与施氮水平对东北黑土氮素周转的影响[D]: [博士学位论文]. 中国科学院大学, 2024.
- [2] Teng, J., Hou, R., Dungait, J.A.J., Zhou, G., Kuzyakov, Y., Zhang, J., *et al.* (2024) Conservation Agriculture Improves Soil Health and Sustains Crop Yields after Long-Term Warming. *Nature Communications*, **15**, Article No. 8785. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-53169-6>
- [3] Ni, H., Hu, H., Zohner, C.M., Huang, W., Chen, J., Sun, Y., *et al.* (2024) Effects of Winter Soil Warming on Crop Biomass Carbon Loss from Organic Matter Degradation. *Nature Communications*, **15**, Article No. 8847.

- <https://doi.org/10.1038/s41467-024-53216-2>
- [4] Wang, C., Shen, Y., Fang, X., Xiao, S., Liu, G., Wang, L., *et al.* (2024) Reducing Soil Nitrogen Losses from Fertilizer Use in Global Maize and Wheat Production. *Nature Geoscience*, **17**, 1008-1015. <https://doi.org/10.1038/s41561-024-01542-x>
- [5] Wang, X., Cui, C., Xu, M., Cheng, B. and Zhuang, M. (2024) Key Technologies Improvements Promote the Economic-Environmental Sustainability in Wheat Production of China. *Journal of Cleaner Production*, **443**, Article ID: 141230. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2024.141230>
- [6] Liu, Y., Zhuang, M., Liang, X., Lam, S.K., Chen, D., Malik, A., *et al.* (2024) Localized Nitrogen Management Strategies Can Halve Fertilizer Use in Chinese Staple Crop Production. *Nature Food*, **5**, 825-835. <https://doi.org/10.1038/s43016-024-01057-z>
- [7] Wei, H., Li, Y., Zhu, K., Ju, X. and Wu, D. (2024) The Divergent Role of Straw Return in Soil O₂ Dynamics Elucidates Its Confounding Effect on Soil N₂O Emission. *Soil Biology and Biochemistry*, **199**, Article ID: 109620. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109620>
- [8] Ji, L., Tian, C. and Kuramae, E.E. (2023) Phosphorus-Mediated Succession of Microbial Nitrogen, Carbon, and Sulfur Functions in Rice-Driven Saline-Alkali Soil Remediation. *Soil Biology and Biochemistry*, **184**, Article ID: 109125. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109125>
- [9] Pei, J., Fang, C., Li, B., Nie, M. and Li, J. (2024) Direct Evidence for Microbial Regulation of the Temperature Sensitivity of Soil Carbon Decomposition. *Global Change Biology*, **30**, e17523. <https://doi.org/10.1111/gcb.17523>
- [10] Wang, Y., Bing, H., Moorhead, D.L., Hou, E., Wu, Y., Wang, J., *et al.* (2024) Bacterial Community Structure Modulates Soil Phosphorus Turnover at Early Stages of Primary Succession. *Global Biogeochemical Cycles*, **38**, e2024GB008174. <https://doi.org/10.1029/2024gb008174>
- [11] Elrys, A.S., Chen, S., Kong, M., Liu, L., Zhu, Q., Dan, X., *et al.* (2024) Organic Fertilization Strengthens Multiple Internal Pathways for Soil Mineral Nitrogen Production: Evidence from the Meta-Analysis of Long-Term Field Trials. *Biology and Fertility of Soils*, **60**, 1173-1180. <https://doi.org/10.1007/s00374-024-01856-3>
- [12] Zhou, Y., Liu, D., Li, F., Dong, Y., Jin, Z., Liao, Y., *et al.* (2024) Superiority of Native Soil Core Microbiomes in Supporting Plant Growth. *Nature Communications*, **15**, Article No. 6599. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-50685-3>
- [13] Garrido-Sanz, D., Čaušević, S., Vacheron, J., Heiman, C.M., Sentchilo, V., van der Meer, J.R., *et al.* (2023) Changes in Structure and Assembly of a Species-Rich Soil Natural Community with Contrasting Nutrient Availability Upon Establishment of a Plant-Beneficial *Pseudomonas* in the Wheat Rhizosphere. *Microbiome*, **11**, Article No. 214. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01660-5>
- [14] Sun, Y., Yang, X., Elsgaard, L., Du, T., Siddique, K.H.M., Kang, S., *et al.* (2024) Diversified Crop Rotations Improve Soil Microbial Communities and Functions in a Six-Year Field Experiment. *Journal of Environmental Management*, **370**, Article ID: 122604. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.122604>
- [15] Fu, Y., Luo, Y., Qi, J., He, X., Zhang, H., Guggenberger, G., *et al.* (2024) Shift of Microbial Taxa and Metabolisms Relying on Carbon Sources of Rhizodeposits and Straw of *Zea mays* L. *Soil Biology and Biochemistry*, **198**, Article ID: 109578. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109578>
- [16] Liang, Y., Hu, H., Crowther, T.W., Jørgensen, R.G., Liang, C., Chen, J., *et al.* (2024) Global Decline in Microbial-Derived Carbon Stocks with Climate Warming and Its Future Projections. *National Science Review*, **11**, nwae330. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwae330>
- [17] Wang, L., Wang, J., Yuan, J., Tang, Z., Wang, J. and Zhang, Y. (2023) Long-Term Organic Fertilization Strengthens the Soil Phosphorus Cycle and Phosphorus Availability by Regulating the PQQC- and PHOD-Harboring Bacterial Communities. *Microbial Ecology*, **86**, 2716-2732. <https://doi.org/10.1007/s00248-023-02279-7>
- [18] Rizzo, G., Agus, F., Susanti, Z., Buresh, R., Cassman, K.G., Dobermann, A., *et al.* (2024) Potassium Limits Productivity in Intensive Cereal Cropping Systems in Southeast Asia. *Nature Food*, **5**, 929-938. <https://doi.org/10.1038/s43016-024-01065-z>
- [19] Zhai, C., Han, L., Xiong, C., Ge, A., Yue, X., Li, Y., *et al.* (2024) Soil Microbial Diversity and Network Complexity Drive the Ecosystem Multifunctionality of Temperate Grasslands under Changing Precipitation. *Science of the Total Environment*, **906**, Article ID: 167217. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.167217>
- [20] Jayaramaiah, R.H., Martins, C.S.C., Egidi, E., Macdonald, C.A., Wang, J., Liu, H., *et al.* (2025) Soil Function-Microbial Diversity Relationship Is Impacted by Plant Functional Groups under Climate Change. *Soil Biology and Biochemistry*, **200**, Article ID: 109623. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109623>
- [21] Zhou, X., Zhang, J., Shi, J., Khashi u Rahman, M., Liu, H., Wei, Z., *et al.* (2024) Volatile-Mediated Interspecific Plant Interaction Promotes Root Colonization by Beneficial Bacteria via Induced Shifts in Root Exudation. *Microbiome*, **12**, Article No. 207. <https://doi.org/10.1186/s40168-024-01914-w>
- [22] Liu, Y., Zou, X., Chen, H.Y.H., Delgado-Baquerizo, M., Wang, C., Zhang, C., *et al.* (2023) Fungal Necromass Is Reduced

- by Intensive Drought in Subsoil but Not in Topsoil. *Global Change Biology*, **29**, 7159-7172. <https://doi.org/10.1111/gcb.16978>
- [23] Li, Q., Liu, Y., Su, N., Tian, C., Zhang, Y., Tan, L., *et al.* (2025) Knowledge-Based Phosphorus Input Levels Control the Link between Soil Microbial Diversity and Ecosystem Functions in Paddy Fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **379**, Article ID: 109352. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.109352>
- [24] Jiao, S., Xu, Y., Zhang, J., Hao, X. and Lu, Y. (2019) Core Microbiota in Agricultural Soils and Their Potential Associations with Nutrient Cycling. *mSystems*, **4**, e00313-18. <https://doi.org/10.1128/msystems.00313-18>
- [25] Yang, X., Ma, S., Huang, E., Zhang, D., Chen, G., Zhu, J., *et al.* (2024) Nitrogen Addition Promotes Soil Carbon Accumulation Globally. *Science China Life Sciences*, **68**, 284-293. <https://doi.org/10.1007/s11427-024-2752-2>
- [26] Shi, X., Eisenhauer, N., Peñuelas, J., Fu, Y., Wang, J., Chen, Y., *et al.* (2024) Trophic Interactions in Soil Micro-Food Webs Drive Ecosystem Multifunctionality along Tree Species Richness. *Global Change Biology*, **30**, e17234. <https://doi.org/10.1111/gcb.17234>
- [27] Zhou, Z., Wang, C., Cha, X., Zhou, T., Pang, X., Zhao, F., *et al.* (2024) The Biogeography of Soil Microbiome Potential Growth Rates. *Nature Communications*, **15**, Article No. 9472. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-53753-w>
- [28] Manning, P., van der Plas, F., Soliveres, S., Allan, E., Maestre, F.T., Mace, G., *et al.* (2018) Redefining Ecosystem Multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, **2**, 427-436. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0461-7>
- [29] 李彦林, 陈杨洋, 杨霜溶, 等. 植物根系分泌的有机酸对土壤碳氮矿化的影响[J]. 生态环境学报, 2024, 33(9): 1362-1371.
- [30] Guo, Z., Liu, J., He, L., Rodrigues, J.L.M., Chen, N., Zuo, Y., *et al.* (2024) Dominant Edaphic Controls on Particulate Organic Carbon in Global Soils. *Global Change Biology*, **30**, e17619. <https://doi.org/10.1111/gcb.17619>
- [31] Wang, X., Yang, M., Gao, L., Li, Y., Liang, W. and Zhang, X. (2024) Continuous Cropping Obstacles: Insights from the Community Composition and the Imbalance Carbon Fluxes within Soil Nematode Food Web. *Geoderma*, **451**, Article ID: 117060. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2024.117060>
- [32] Wang, H., Lu, J., Dijkstra, F.A., Sun, L., Yin, L., Wang, P., *et al.* (2025) Rhizosphere Priming Effects and Trade-Offs among Root Traits, Exudation and Mycorrhizal Symbioses. *Soil Biology and Biochemistry*, **202**, Article ID: 109690. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109690>
- [33] Winterfeldt, S., Cruz-Paredes, C., Rousk, J. and Leizeaga, A. (2024) Microbial Resistance and Resilience to Drought across a European Climate Gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, **199**, Article ID: 109574. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109574>
- [34] Mo, F., Li, C. and Zhou, Q. (2024) The Pivotal Role of Phosphorus Level Gradient in Regulating Nitrogen Cycle in Wetland Ecosystems. *Science of the Total Environment*, **943**, Article ID: 173646. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173646>
- [35] Ren, C., Zhou, Z., Delgado-Baquerizo, M., Bastida, F., Zhao, F., Yang, Y., *et al.* (2024) Thermal Sensitivity of Soil Microbial Carbon Use Efficiency across Forest Biomes. *Nature Communications*, **15**, Article No. 6269. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-50593-6>
- [36] Zhang, G., Bai, J., Jia, J., Wang, W., Wang, D., Zhao, Q., *et al.* (2023) Soil Microbial Communities Regulate the Threshold Effect of Salinity Stress on SOM Decomposition in Coastal Salt Marshes. *Fundamental Research*, **3**, 868-879. <https://doi.org/10.1016/j.fmre.2023.02.024>
- [37] Baker, N.R., Zhalnina, K., Yuan, M., Herman, D., Ceja-Navarro, J.A., Sasse, J., *et al.* (2024) Nutrient and Moisture Limitations Reveal Keystone Metabolites Linking Rhizosphere Metabolomes and Microbiomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **121**, e2303439121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2303439121>
- [38] Liu, C., Bai, Z., Luo, Y., Zhang, Y., Wang, Y., Liu, H., *et al.* (2024) Multiomics Dissection of *Brassica napus* L. Lateral Roots and Endophytes Interactions under Phosphorus Starvation. *Nature Communications*, **15**, Article No. 9732. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-54112-5>
- [39] Feng, Z., Liang, Q., Yao, Q., Bai, Y. and Zhu, H. (2024) The Role of the Rhizobiome Recruited by Root Exudates in Plant Disease Resistance: Current Status and Future Directions. *Environmental Microbiome*, **19**, Article No. 91. <https://doi.org/10.1186/s40793-024-00638-6>
- [40] Zhu, D., Liu, S., Sun, M., Yi, X., Duan, G., Ye, M., *et al.* (2024) Adaptive Expression of Phage Auxiliary Metabolic Genes in Paddy Soils and Their Contribution toward Global Carbon Sequestration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **121**, e2419798121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2419798121>
- [41] Zhao, X., Gao, Z., Peng, J., Konstantinidis, K.T. and Zhang, S. (2024) Various Microbial Taxa Couple Arsenic Transformation to Nitrogen and Carbon Cycling in Paddy Soils. *Microbiome*, **12**, Article No. 238. <https://doi.org/10.1186/s40168-024-01952-4>
- [42] Zhang, H., Ruan, Y., Kuzyakov, Y., Qiao, Y., Xu, Q., Huang, Q., *et al.* (2024) Carbon Flow from Roots to Rhizobacterial Networks: Grafting Effects. *Soil Biology and Biochemistry*, **199**, Article ID: 109580. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109580>