

苏培玺. 中国荒漠C₄木本植物和土壤无机固碳研究回顾与展望[J]. 中国沙漠, 2022, 42(1): 23-33.

中国荒漠C₄木本植物和土壤无机固碳研究 回顾与展望

苏培玺

(中国科学院西北生态环境资源研究院 中国科学院寒旱区陆面过程与气候变化重点实验室, 甘肃 兰州 730000)

摘要: 碳是贯穿自然和社会的首要元素之一, 碳循环是自然和社会系统的重要纽带。陆地生态系统的自然固碳途径有2种, 一种是植物碳同化, 另一种是土壤碳同化, 人们一直关注植物的有机固碳, 对于土壤的无机固碳重视不够。本文回顾了中国荒漠区固碳能力强的C₄木本植物和土壤无机固碳研究进展。通过解剖结构观察、 $\delta^{13}\text{C}$ 值和气体交换特征全面分析得出, 荒漠植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)为典型的C₄木本植物, 梭梭同化枝有大量的含晶细胞, 沙拐枣同化枝有大量的黏液细胞。干旱区荒漠的非生物固碳能力至今缺乏合理解释。通过对戈壁、沙漠和壤质荒漠土壤无机碳密度和碳储量分析, 提出了土壤碳同化(soil carbon assimilation)概念, 并给出了土壤碳同化途径的3个阶段, 解释了土壤无机固碳这一现象; 与植物碳同化比较, 土壤碳同化是荒漠固碳的主要途径。最后, 展望了荒漠C₄木本植物和土壤碳同化的研究方向及对中国2060年前实现碳中和目标的可能贡献。

关键词: 花环结构; C₄植物; 木本植物; 土壤碳同化; 无机固碳

文章编号: 1000-694X(2022)01-023-11

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2021.00184

中图分类号: Q945.11

文献标志码: A

1 荒漠C₄木本植物花环结构的揭示 及研究

1.1 对荒漠C₄木本植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)的认识历程

C₄植物水分利用效率高于C₃植物, CAM(Crassulacean Acid Metabolism, 景天酸代谢)植物具有最高的水分利用效率。在中国荒漠地区, CAM植物稀少, C₄植物, 特别是C₄木本植物在荒漠生态系统中具有重要地位和作用。中国荒漠地区有C₄木本植物45种(包括半木本植物), 占中国荒漠植物总种数的6%, 集中在藜科和蓼科, 分别为19种和26种, 主要分布在贺兰山以西的西北干旱荒漠区, 其丰度与干旱紧密相关^[1]。

以前, 人们熟知C₄作物玉米、高粱、甘蔗, 认为

C₄植物只限于草本, 木本中没有C₄植物。2004年Su等^[2]从花环结构、 $\delta^{13}\text{C}$ 值、CO₂补偿点、光饱和点和最大光合速率等方面全面系统地证明了广泛分布于中国荒漠地区的木本植物梭梭和沙拐枣为C₄植物。C₄植物CO₂同化的最初产物不是C₃植物的三碳化合物3-磷酸甘油酸, 而是四碳化合物草酰乙酸, 故此得名。

在干旱缺水和高温炎热的极端环境下, 梭梭和沙拐枣为什么比其他荒漠植物生长旺盛、生物量大。21世纪初, 我从参加共和国农业史上“黄淮海战役”^[3]的黄河下游故道沙荒地改造利用的山东禹城片区, 转战到“西部大开发”的甘肃临泽荒漠绿洲区, 当时中国科学院搞知识创新工程, 我主动应聘从事生态与农业研究, 承担了中国科学院知识创新工程项目, 即中国科学院重大项目——西部行动计划项目“黑河流域水-生态-经济系统综合管理试验示范”中游课题的一个专题“绿洲农业系统节水型

收稿日期: 2021-07-07; 改回日期: 2021-07-27

资助项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA20050102); 国家自然科学基金项目(41871043, 41701106)

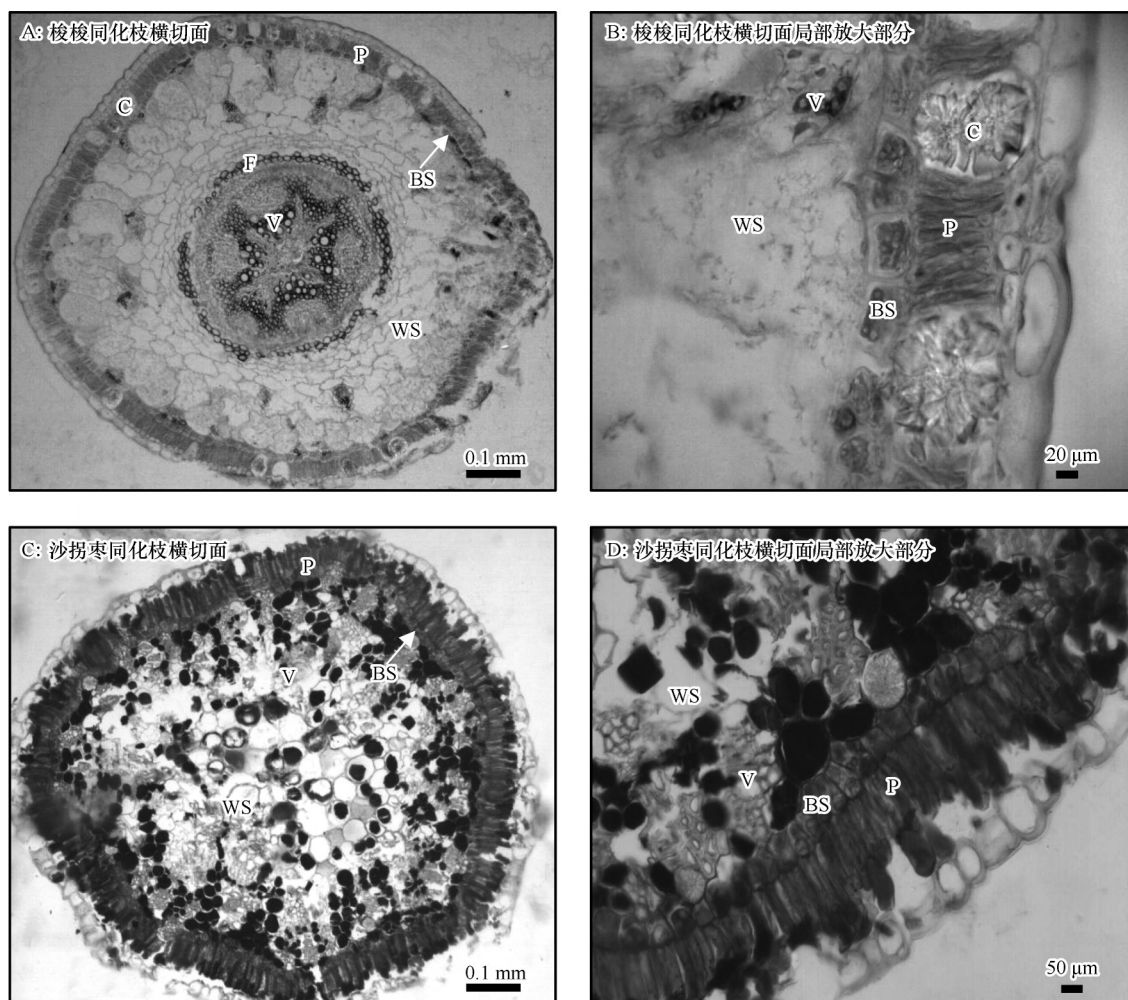
作者简介: 苏培玺(1964—), 男, 甘肃会宁人, 研究员, 主要从事荒漠植物和高寒植物生理生态及碳循环与气候变化相互作用研究。

E-mail: supx@lzb.ac.cn

种植结构调整与管理技术试验示范”,利用在黄淮海平原工作的经历和积累开展绿洲节水农业研究。以任务带学科试图认识荒漠植物的逆境适应性,从事荒漠植物生理生态基础研究。

第一次到沙漠里,见到在相同的环境条件下,有的植物生长旺盛,植株高大;有的长势衰弱,个体矮小;为什么差异会这么大呢?后来了解到,高大灌木和类似小乔木的是梭梭,大量枯枝宿存与活枝一起构成植冠、地表根系发达的是沙拐枣。这2种植物为什么如此特殊,这激起了我的浓厚兴趣,从机理上认识它们的想法油然而生,于是将其与同域的 C_3 植物柠条(*Caragana korshinskii*)和花棒(*Hedysarum scoparium*)进行了对比研究,得出荒漠植物梭梭和沙拐枣为典型的 C_4 木本植物,栅栏细胞、维管束鞘细胞和维管束组成了花环结构^[2,4](图1),也就是在 C_4 草本植物叶片中发现的由叶肉细胞和维

管束鞘细胞围绕维管束以同心圆形式排列组成的类似花环的结构。栅栏细胞在叶片中称为叶肉细胞,也叫光合细胞,在同化枝中形状细长排列紧密似栅栏状,故此得名。维管束鞘细胞也叫花环细胞。梭梭和沙拐枣同化枝的维管束,有小维管束和大维管束,小维管束散布在维管束鞘细胞内侧和贮水组织内,大维管束分布在同化枝中央。典型荒漠 C_4 木本植物与 C_4 草本植物花环结构的区别在于:一是光合器官不同, C_4 木本植物在同化枝, C_4 草本植物在叶片;二是 C_4 木本植物的花环细胞围绕在小维管束和大维管束及贮水组织周围,而 C_4 草本植物围绕在小维管束周围^[5],但有的荒漠 C_4 草本植物花环细胞圈内也有贮水细胞;三是 C_4 木本植物花环结构中有许多异形细胞,如含晶细胞和黏液细胞,而 C_4 草本植物没有或很少。这2种荒漠木本植物花环结构的揭示,使原先观测出的一些光合生理特性和生



P: 栅栏细胞; BS: 维管束鞘细胞; WS: 贮水组织; V: 维管组织; F: 纤维细胞; C: 含晶细胞

图1 荒漠植物梭梭和沙拐枣的花环结构^[2]

Fig.1 Kranz anatomy of assimilating shoots of desert plants *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum*^[2]

态适应特征从光合器官结构上得以诠释,改变了人们的传统认知,梭梭和沙拐枣做为典型的C₄木本植物在防沙治沙和荒漠植被恢复中被广泛应用,“蚂蚁森林”项目的首选树木就是梭梭。

当时通过稳定碳同位素技术和光合作用生理特性观测研究得出,梭梭和沙拐枣具有C₄光合特性,于是广泛查阅文献资料发现,澳大利亚的Winter^[6]在20世纪80年代初就对原苏联和以色列等干旱地区分布的藜科和蓼科中的C₄植物进行了研究,主要通过测定植物叶片的稳定碳同位素比率来判断是否具有C₄光合途径,材料来源于干燥的植物标本和一些植物园,他认为梭梭属的梭梭、黑梭梭(*Haloxylon aphyllum*)、白梭梭(*H. persicum*)和沙拐枣属的乔木沙拐枣(*Calligonum arborescens*)、头状沙拐枣(*C. caput-medusae*)、白皮沙拐枣(*C. leuocladum*)等具有C₄光合特征,但没有提供具有花环结构的叶片解剖结构图。Gamaley等^[7]报道沙拐枣具有花环结构,沙拐枣属种类具有类似的花环结构,像猪毛菜属类型(salsoloid type)。关于木本植物中有C₄植物的报道,最早于1975年,Pearcy等^[8]采用稳定碳同位素技术,在美国夏威夷的热带雨林中发现有C₄乔木,为大戟科大戟属植物,进一步分析证明夏威夷群岛上分布的大戟属植物,从匍匐小灌木、灌木到乔木都是C₄植物,它们生长在雨林和沼泽环境^[8-9],有什么样的光合生理和生态适应结构,并没有展示。

中国学者1993年发表了C₄光合作用植物名录^[10],收录了梭梭、黑梭梭、白梭梭、乔木沙拐枣、头状沙拐枣和白皮沙拐枣等木本植物为C₄植物,参考文献均为Winter^[6]发表在《Oecologia》上的文章,随后研究了中国C₄植物地理分布与气候环境的关系^[11]。中国内蒙古地区的C₄植物名录中,列出梭梭、阿拉善沙拐枣(*Calligonum alashanicum*)和沙拐枣为C₄植物^[12],参考依据都是用稳定碳同位素技术得出的梭梭属和沙拐枣属的这些木本植物为C₄植物,没有气体交换特征数据,也没有花环结构图片,这些木本植物的花环结构是什么样的,它和草本植物有什么不同,看不出来。公维昌等^[13]在比较多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)和梭梭光合器官解剖结构时,在讨论中提到“Lyshede发现梭梭同化枝存在Kranz结构,是C₄植物”。但是,查了一下Lyshede^[14]的原文,研究利用嫩枝进行光合作用的*Spartocytisus filipes*、*Spartocytisus supranubius*和*Genista aet-*

*nensis*共3种豆科植物的同化枝解剖结构,并没有包含藜科的梭梭,引言和讨论中也没有提到梭梭。

我在攻读博士研究生期间,从同化枝稳定碳同位素比率测定和气体交换特征观测,与其他C₃植物在CO₂补偿点、光饱和点和最大光合速率等方面比较,并参照典型C₄草本植物玉米的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,得出梭梭和沙拐枣为典型的C₄木本植物,投稿到Winter研究荒漠C₄植物采样比较多的以色列的植物科学国际SCI刊物,审稿意见要求补充Kranz结构图,证明梭梭和沙拐枣有C₄植物的结构。结构是功能的基础,植物结构的变化必然影响到生理生态功能的改变。当时在人们的认知中,花环结构是C₄植物的标志,C₄植物一定具有花环结构。我们在夏季7月高温强光的荒漠环境代表性天气,采集同化枝中部5 mm样品,固定带回实验室制作切片,进行解剖结构观察,补充完善花环结构图后,证明荒漠植物梭梭和沙拐枣为典型C₄木本植物的论文才得以发表。

那时我具有的科研条件和知识储备使我难以单独完成解剖结构展示这一艰巨工作,我就找到西北师范大学的马瑞君教授,让她帮忙做个切片图,她做出的同化枝横切面图效果很好,彩色图片层次分明、很清晰,但当时我还是不能很好地判读,我的博士生导师刘新民研究员就推荐我请教兰州大学的王亚馥教授,跟她交流讨论掌握了很多细胞学知识,受到了很大启发。在这一过程中,查阅了许多中国学者做的关于梭梭、白梭梭和沙拐枣同化枝的解剖结构图。20世纪80年代初,与Winter同一年,中国李正理等^[15]描述,白梭梭栅栏组织细胞再往里面则为一些近乎方形的细胞所组成的细胞层。赵翠仙等^[16]对腾格里沙漠主要旱生植物抗旱性结构的研究表明,沙拐枣和梭梭的解剖构造别具一格,2—3层排列整齐的栅栏组织包围着贮水组织和输导组织,在栅栏层下有一层由砖形黏液细胞组成的内皮层。刘家琼^[17]描述,在梭梭同化枝解剖结构中,栅栏细胞往里为一圈长方形细胞,该细胞富含树胶物质。后来,陆续有梭梭等荒漠植物解剖结构的文章发表,罗秀英等^[18]对白梭梭解剖结构描述为,栅栏组织内为一层近方形的含树胶细胞,排列整齐紧密。黄振英等^[19]观察到梭梭栅栏层为1—2层,梭梭中除正常维管束外,还具有小维管组织。侯彩霞等^[20]在研究超旱生植物的解剖结构时,用电子显微镜观察发现,梭梭的胶质细胞中充满叶绿体,叶绿体基粒不发达,这正是维管束鞘细胞的特

征, C_4 植物只有在维管束鞘细胞内形成淀粉, 在叶肉细胞中没有淀粉^[5]。他们未能确定是维管束鞘细胞, 沿用罗秀英等^[18]的定义, 将这层细胞称之为胶质细胞或第二层光合细胞。以上这些研究都不同程度观察到了梭梭、白梭梭和沙拐枣同化枝解剖结构的特殊性, 并对这一细胞进行了描述。但由于缺乏其他资料佐证, 未能明确这一层细胞就是维管束鞘细胞。以上文献资料的解剖结构图都不同程度能看到维管束鞘细胞和小维管束, 但没有认识到它们和栅栏细胞一起组成了花环结构, 是 C_4 植物结构。

当时在我单位做中国科学院“百人计划”的张立新研究员, 在我深入研究木本 C_4 植物方面提供了帮助和关键思路, 他推荐让我阅读国际顶级刊物《Nature》杂志上的一篇文章, 俄罗斯科学院的 Voznesenskaya 等^[21]通过对 C_3 植物盘果碱蓬 (*Suaeda heterophylla*) 和 C_4 植物落叶松状猪毛菜 (*Salso-la laricina*) 的比较研究, 揭示了并非所有的 C_4 植物都具有花环结构, 发现了在单一光合细胞内进行 C_4 光合作用的植物异子蓬 (*Borszczowia aralocaspica*), 它同属于藜科, 有 C_4 植物光合特征, 但并没有花环结构, 这种植物的 C_4 光合作用, 是在绿色组织叶肉细胞质中, 通过光合酶在空间上的分隔、两种类型叶绿体的分离和其他细胞器在不同的位置来完成的^[21]。在低的大气 CO_2 浓度下 C_4 光合作用比 C_3 光合作用更有利, 藻青菌类、藻类和一些植物对光合作用 CO_2 限制的重要适应就是进化形成了 CO_2 浓缩机制^[22]。

在查阅资料和回答一些疑难问题时, 后来又找到当时在我单位做中国科学院“百人计划”的安黎哲教授, 多次向他请教、讨论, 他推荐了一些关键参考资料, 帮助我对梭梭和沙拐枣的花环结构进行了详细解读和判定, 进一步提高了对 C_4 木本植物的认识^[4]。梭梭和沙拐枣花环结构的不同点是, 梭梭具有较大的维管束, 即维管组织, 位于同化枝中央髓周围; 还有一些小维管束, 散布于贮水组织和近微管束鞘细胞处。沙拐枣同化枝大部分为小维管束。梭梭在栅栏细胞之间和贮水组织中具有大量含晶细胞, 而沙拐枣栅栏细胞许多富含黏液, 同时许多贮水细胞也富含黏液物 (图 1)。梭梭和白梭梭在外形上较难区分, 通过解剖结构的对比发现, 梭梭的同化枝中部中央维管束外围有一圈生活的纤维细胞, 白梭梭同化枝中部中央维管束外围有两大束生

活的纤维细胞^[9]。

梭梭同化枝的含晶细胞, 随着枝条生长其数量也不断增多^[18]。后来继续研究表明, 梭梭同化枝顶部与中部相比较, 含晶细胞明显少。基部切片同化枝节间部分, 可以看出同化枝两边对生的鳞片状退化叶, 退化叶的基部并合, 形成一个短鞘围绕着节间基部, 退化叶中也含有晶体^[9]。

梭梭含晶细胞中的物质, 具有通过提高渗透压来提高植物的保水性与吸水力的作用^[17]。沙拐枣黏液细胞具有保水能力, 从而为其周围的细胞提供一个较湿润的小环境。沙拐枣也含有少量的含晶细胞, 同化枝顶部的晶体较大, 中部和基部要稍小一些^[9]。植物的任何组织中都可观察到晶体, 无论是在哪个组织中发现的晶体, 大部分通常聚积在特化细胞——含晶细胞的液泡中^[23]。进一步结合能谱分析, 并综合晶体的酸碱溶解性及硝酸银组化分析判定, 梭梭、白梭梭和沙拐枣同化枝中所含晶体的主要成分为草酸钙 ($CaC_2O_4 \cdot nH_2O$)^[24], 草酸钙功能涉及钙调节和离子平衡, 是一种钙调节机制^[25]。比较不同土壤水分条件下盆栽梭梭同化枝横截面解剖结构图时发现, 在土壤湿润条件下, 梭梭同化枝中含晶细胞的尺寸要比干旱条件下的大一些, 并且晶体充满了含晶细胞腔, 说明含晶细胞内晶体大小与水分条件存在一定联系^[9]。植物组织中的草酸钙主要以两种水合状态存在, 即一水草酸钙 ($CaC_2O_4 \cdot H_2O$) 和多水草酸钙 ($CaC_2O_4 \cdot (2+x)H_2O$)^[26]。

1.2 荒漠 C_4 木本植物的环境适应性和 C_4 植物助长功能

植物光合途径除由遗传特性决定外, 适应极端环境的进化改变也是一个很重要方面^[27]。环境条件可以引起 C_3 、 C_4 光合途径间相互转化, 光合途径的改变是植物适应逆境的根本变化。Pyankov 等^[28]对黑梭梭和白梭梭的研究表明, 这 2 种植物的同化枝完全具有 C_4 光合作用特征, 而种子萌发后的幼小子叶则通过 C_3 途径进行光合作用, 它们通过光合器官的改变及光合途径从 C_3 转变为 C_4 来适应严酷的环境。因为梭梭属植物种子缺乏胚乳, 自萌发后约 1 个月长的时间靠子叶维持生长。可见, 梭梭属植物 CO_2 固定途径及光合器官的变化, 是它们在极端荒漠条件下得以生存、生长和繁殖的重要因素。

我们也比较了同属 C_4 草本和木本植物的环境适应差异, 同一生境混生群落中, C_4 草本猪毛菜

(*Salsola collina*) 光合速率和蒸腾速率都明显高于C₄木本猪毛菜(*S. arbuscula*), 但木本猪毛菜的水分利用效率高于猪毛菜, 特别是在中午高温强光下差别更大, 木本猪毛菜可高出猪毛菜40%以上^[29]。比较C₄木本猪毛菜和草本猪毛菜解剖结构得出, 木本猪毛菜叶片具有更厚的角质层, 表皮下有1层下皮细胞, 其栅栏组织细胞较长, 排列更紧密^[29]。

平时发现, 即使很少的降雨, 只要空气湿度增加, 梭梭树冠就明显变绿, 新梢长势旺盛。对于这一现象, 我们设计了试验, 对成龄梭梭在典型干旱环境、雨后近地层空气湿润和人工树下挖坑浇水补充土壤水分等3种水分条件下的气体交换和叶绿素荧光特征进行观测比较, 得出在空气湿润或土壤湿度提高条件下, 梭梭在干旱环境下出现的光抑制现象消失^[30]。充分证明水分胁迫导致C₄荒漠植物梭梭出现光抑制, 提高空气湿度或者土壤湿度, 都能避免光抑制, 提高光能利用率^[30]。空气湿度增加并没有改善根系分布层土壤水分状况, 但有利于荒漠植物生长。荒漠地区有效降水量的提法对于荒漠植物而言还需斟酌。

土壤水分阈值和适宜含水量是荒漠植被恢复和保育措施实施的重要基础参数。土壤水分控制试验观测得出, 梭梭在土壤含水量为田间持水量的50%时光合能力最强, 升高或降低土壤水分, 其光合能力都下降^[31]。作物生长不受水分限制的土壤含水量为田间持水量的70%—80%^[32]。可见, 荒漠C₄木本植物生长发育的适宜土壤含水量要明显低于绿洲作物。C₃和C₄荒漠植物生理需水量和总耗水量随土壤湿度增加而增加, 随空气湿度减小而增加; 减少土壤含水量, 使植物处于水分胁迫状态, 生理需水量基本不变, 但土壤蒸发量和总耗水量显著减少^[32]。

利用2年生梭梭幼苗, 通过分根生长装置设置不同环境条件研究得出, 梭梭具有水分再分配作用, 在夜间弱蒸腾条件下, 根系吸收下层湿润土壤中的水分并释放到上层干燥土壤中, 以缓解干旱环境下植物的水分亏缺^[33]。梭梭幼苗根系分布浅, 只能利用降水带来的有限的浅层土壤水, 而成年梭梭能最大限度地利用深层土壤水分, 减少表层土壤干旱对其产生的不利影响^[34]。

大气CO₂浓度升高, 气候变暖背景下, 不同光合途径的荒漠植物适应性如何, 这对维护绿洲稳定至关重要。在河西走廊中部临泽荒漠绿洲过渡带, 通

过加富CO₂浓度观测表明, C₄植物梭梭和沙拐枣能适应高CO₂浓度环境, 而C₃植物柠条和花棒则难以适应, 会逐渐衰退以至死亡^[35]。花棒虽然蒸腾耗水少, 但因在环境严重缺水时光合效率低而影响其对荒漠环境的适应能力^[36]。从CO₂加富试验得出结论10年后调查, 临泽荒漠绿洲过渡带的沙拐枣种群属于增长型^[37]。

在荒漠植物分布格局与环境关系的调查中发现, 在同一戈壁生境下, C₃荒漠植物红砂(*Reaumuria soongorica*)和C₄荒漠植物珍珠(*Salsola passerina*)有的单生。有的联生, 和珍珠联生的红砂长势要好于单生。通过对比观测研究, 揭示了红砂和珍珠联生有利于红砂固有光合特性的表达和生存, 但抑制珍珠生长^[38], 二者采取不同的生存策略^[39], 总体表现为联生降低蒸腾速率, 有利于群落水分利用效率的提高^[38]。C₃和C₄草本植物混生较多, 但C₃和C₄木本植物(包括半木本植物)混生, 特别是联生现象少见, C₃木本植物红砂和C₄半木本植物珍珠联生表明, C₃和C₄荒漠植物联生C₄植物付出代价促进C₃植物生长, 这是C₄荒漠植物的一个重要特性^[38]。

2 荒漠无机碳储量与土壤碳同化研究

2.1 干旱区荒漠无机碳储量与碳汇认识

土壤固碳被认为是一种潜在的解决气候变化的方法, 但人们一直注重土壤的有机碳储存, 对土壤无机固碳还没有引起足够的重视。干旱区荒漠的无机固碳, 也叫非生物固碳, 观点不一, 至今没有引起广泛重视。荒漠地区降水稀少、蒸发量大、气候干燥, 植被贫乏、环境荒凉, 根据荒漠景观和颗粒组成, 可将荒漠划分为三大类, 即砾质荒漠(戈壁)、沙质荒漠(沙漠)和壤质荒漠^[40], 中国西北干旱区河西走廊中部黑河流域荒漠区0—30 cm表土层戈壁、沙漠和壤质荒漠平均土壤无机碳(SIC)密度为2.8 kg·m⁻², 占该层总碳的81%; 相应西南高寒地区沼泽、湿草甸和干草甸平均SIC密度为1.5 kg·m⁻², 占该层总碳的7%; 西北荒漠区和西南高寒区1 m土层SIC密度占总碳密度分别为85%和6%。可以看出, 西北干旱荒漠区土壤以无机固碳为主, 西南高寒区以有机固碳为主^[40]。

土壤碳库包括土壤有机碳(SOC)和土壤无机碳, 干旱荒漠有限的生产力、较低的土壤含水量以及特殊的土壤理化性质, 如较高的土壤pH值, 使得

土壤碳储量表现为SOC储量相对贫乏,而SIC储量比较丰富^[40]。在这些干旱荒漠区,SIC的储量是SOC的2—10倍^[41],且SIC的累积速率通常高于SOC^[42]。新疆焉耆盆地的绿洲农田SIC储量是SOC的5倍多^[42],干旱土地SIC密度和储量远大于SOC。干旱荒漠区土壤中的溶解性无机碳并非来自土壤本身的碳酸盐,而是来自土壤空气或大气CO₂^[43]。

2013—2017年,我负责完成了国家重点基础研究发展计划(973)课题“碳循环-气候变化互馈作用及地球系统敏感性”,与项目负责人清华大学林光辉教授和我们课题组中国科学院植物研究所郭庆华研究员等,就碳循环领域的不确定性问题进行广泛交流,启发良多。我们利用该课题经费对在墨西哥^[44]、美国^[45]和中国^[46]的干旱荒漠区观测到的CO₂负通量现象进行不同区域观测资料的对比分析,美国内华达的莫哈韦沙漠和中国新疆的古尔班通古特沙漠,年降水量都不足200 mm,属于典型的干旱荒漠区,都观测到了荒漠生态系统吸收的碳超过100 g C·m⁻²·a⁻¹^[45-46]。美国Hamerlynck等^[47]确认荒漠区土壤表面夜间有CO₂负通量时土壤亚表层中CO₂分压低于大气,土壤从大气中直接吸收CO₂。中国Liu等^[48]用¹³C示踪研究显示,大气CO₂可以直接进入沙漠土壤,并成为土壤颗粒中的一部分。Rey^[49]分析了各种可能导致CO₂吸收异常的非生物机制,认为沙漠中碳吸收可能与温度日变化或天气模式导致的土壤孔隙压力有关。

中国科学院新疆生地所李彦等^[43]将这一现象称为“无机呼吸”、“负呼吸”等,查阅资料发现南极寒漠地区也有这种现象^[50]。2008年,Stone^[51]在美国《Science》杂志撰文评述指出:2005年,李彦在中国西部古尔班通古特沙漠的碳通量测量时发现CO₂负通量现象,起初他认为设备出了故障,后来排除了仪器因素,在发现夜间CO₂吸收现象时,他的团队排除了稀疏的植被造成CO₂固定的可能性,并得出一个令人惊讶的结论,即古尔班通古特沙漠的碱性土壤以无机形式吸收了大量的CO₂。21世纪初10年中国和其他国家观测到的这一负通量现象,引起了关注这一问题学者的广泛热议,掀起了土壤是否有无机碳汇能力的讨论。

全球碳循环包括碳固定和碳释放2个过程,在全球碳平衡研究和估算时发现,有近20%的CO₂排放去向不明,这就是全球气候变化与碳循环领域熟知的CO₂失汇,即“碳黑洞”问题^[52-53]。干旱区盐碱

土吸收CO₂被认为部分揭示了碳黑洞现象^[53],干旱区盐碱土在全球分布广泛,中国盐碱土从干旱区到半湿润区、从内陆到南方沿海地区均有分布,滨海湿地土壤盐渍化也很严重。中国长江以北地区土壤多数为中性和碱性,长江以南在碳酸钙母岩发育土壤和沿海地区海冲母岩情况下,土壤呈中性或微碱性,土壤中含有Na⁺、Ca²⁺、Mg²⁺等阳离子。

李彦团队利用箱式法在荒漠盐碱土上观测到了进入土壤的CO₂通量,得出中国西北地区盐碱土对SIC的吸收可高达622 g·m⁻²·a⁻¹,普遍高于沙漠生态系统的碳积累速率^[46]。土壤无机碳库研究表明,黄土高原土壤SIC在1 m土层的平均密度和储量是SOC库的两倍多^[54],中国西北干旱区土壤SIC库是SOC库的2—5倍,约占全国土壤无机碳库的60%^[55]。

在中国,每年干旱区土壤吸收大气中的碳达1.5 Tg·a⁻¹,1 m深度SIC总存储估计在53.3—77.9 Pg^[56]。以美国内华达的莫哈韦沙漠的观测结果计算的全球荒漠和半干旱土壤能吸收5.2 Pg·a⁻¹^[51],这里面有对研究区域的不同理解,但荒漠和广义干旱土壤吸收无机碳的事实不断涌现。

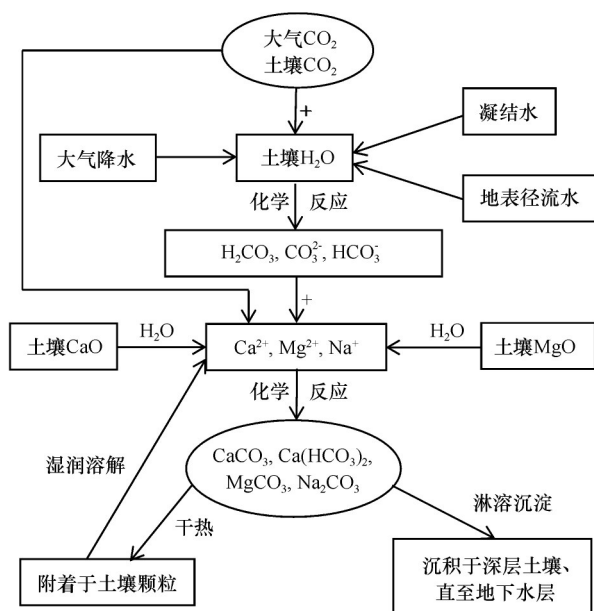
尽管如此,质疑声并没有平息,争论依然很激烈,2017年Schlesinger^[57]通过考证非生物CO₂吸收的可能机制(空气CO₂分压差、碳酸盐溶解、过滤通过包气带的土壤水溶液检查淋溶),认为每一种机制都不足以解释涡度相关系统的观测结果,吸收的CO₂存在哪儿,怀疑荒漠生态系统测定结果的准确性^[40, 57]。可见,更多的科学问题还需要深入研究。

2.2 土壤碳同化途径与无机固碳能力

Li等^[58]进一步研究证实了荒漠盐碱土以无机方式大量吸收CO₂,并回答了吸收的CO₂存在于荒漠地下咸水层,干旱区绿洲的洗盐过程是重要的碳汇过程,不是简单的无机碳迁移,荒漠地下咸水形成一个类似于海洋的碳汇。盐碱地改良洗盐过程强化了盐碱地碳汇能力,洗盐过程同时洗去了土壤中的可溶性无机碳酸盐和沉积无机碳酸盐,进入地下咸水层。在荒漠绿洲冬灌过程中,通过改变土壤胶体表面吸附性能,使更多的碳酸盐随水下渗沉积于深层土壤,直至母岩层,最终形成碳质岩石,成为地质结构的一部分。

针对土壤对CO₂的吸收和无机固定,2018年苏培玺等^[40]提出了土壤碳同化(soil carbon assimila-

tion)概念,认为土壤碳同化和植物碳同化是自然界CO₂固定的两条根本途径。定义土壤碳同化是土壤将大气CO₂或土壤CO₂通过化学反应生成无机碳酸盐固定的过程,区别于植物通过光合作用同化碳的有机固碳能力,将CO₂通过土壤中化学反应固定成无机碳酸盐碳的能力称为无机固碳能力^[40]。荒漠生态系统固碳是植物碳同化与土壤碳同化,即有机和无机固碳过程的结合,中国内陆黑河流域荒漠土壤无机碳密度和碳储量是有机碳的5倍^[40]。苏培玺等^[40]将土壤碳同化途径划分为3个阶段,一是CO₂与H₂O反应阶段,二是CO₂或弱碳酸与土壤溶液阳离子反应阶段,三是生成溶解碳酸盐与沉淀碳酸盐附着于土壤颗粒和向下沉积阶段(图2)。通过这3个紧密相连,随自身土壤环境和大气环境条件而变化的过程,大气和土壤CO₂固定于土壤中,随土壤水分入渗进入地下水层。

图2 土壤碳同化途径^[40]Fig.2 The pathway of soil carbon assimilation^[40]

随后,2019年以色列 Carmi 等^[59]在研究半干旱区森林土壤非饱和带无机碳时得出,土壤中的溶解碳酸盐中的碳来自于大气CO₂,认为土壤吸收大气CO₂过程是客观存在的,土壤水入渗速率与大气CO₂作为无机碳的长期固存速率紧密相关。2021年意大利 Laudicina 等^[60]在半干旱的地中海环境中研究了石膏(CaSO₄·2H₂O)中的Ca²⁺溶解,以及土壤无机碳酸盐的形成过程,区分原生和次生碳酸盐,认为石膏中的Ca²⁺是土壤无机碳净积累的驱动因素,有助于固定大气CO₂。同一年,以色列 Sagi 等^[61]提

出了“干旱土地碳汇集(dryland carbon influx, DCI)”框架,解释了调节非生物土壤CO₂吸收的因素和过程,回答了在何种条件下会产生夜间CO₂流入,表明土壤CO₂汇集在全世界旱地普遍存在,这是由于土壤和气候条件促进了非生物CO₂交换和抑制了生物呼吸。

海洋碳汇除了高、低等植物的有机固碳外,另一个很重要的方面就是海水溶解CO₂,CO₂与H₂O反应的产物或者CO₂直接与海水中的阳离子发生反应,生成溶解或沉淀碳酸盐。土壤碳同化类似于海洋的无机碳汇,只是介质截然不同,影响因素更多,过程更复杂。平时溶解在雨水或灌溉水中的大气CO₂同样可形成溶解或沉淀碳酸盐,最终外流河输送到海洋,内陆河输送到尾间湖,漫长下渗固结最终沉积下来,通过不同的成岩过程,形成石灰岩、白云石和碳质页岩等^[53]。

荒漠土壤本身沙粒含量高,沙粒的化学成分主要为SiO₂,还含有钙、镁、铝、铁等氧化物,二者反应形成的硅酸盐分解可产生Ca²⁺、Mg²⁺、Al³⁺、Fe²⁺等阳离子^[40,62],或硅酸盐与CO₂直接反应生成沉淀碳酸盐,化学反应式:



此外,荒漠系统外山区来水带有Ca²⁺、Mg²⁺、K⁺、Na⁺等阳离子,提高了土壤阳离子含量^[63];这些阳离子具有一定的表聚性,为同化CO₂气体生成碳酸盐奠定了丰富的物质基础^[40],如同植物碳同化的叶绿素一样重要。土壤碳同化能力随着土壤有机碳含量、含盐量、水分、粉粒和黏粒含量的增加而提高^[40],荒漠变绿洲,绿洲农业的丰产栽培管理都有利于土壤无机固碳能力的提高,这是因为农田土壤有机碳分解释放的CO₂和施肥、灌溉以及地下水额外带来的Ca²⁺和Mg²⁺阳离子,为农田无机碳的形成提供了充足的碳源和钙镁源^[42]。

北京师范大学王秀君团队研究表明,在干旱区农田,SIC存储与SOC存储在1 m土层中呈显著正相关^[64]。我们团队通过对干旱区戈壁、沙漠和壤质荒漠1 m深范围内SIC和SOC密度的对比研究也得出相同的结论,即荒漠SIC储量与SOC储量呈显著正相关^[40]。SIC具有较长的固碳地质滞留时间,但最近的研究表明,SIC并不像以前认为的那样稳定,可以被某些微生物利用并转化为土壤中的有机物。北京林业大学张宇清团队研究发现,某些微生物采用化学自养和异养途径,即暗微生物途径,可将干

旱土壤中的SIC转化为SOC^[65]。当然,这种转化还存在很大的未知需要探索。

干旱区(干旱、半干旱和半湿润易旱地区)面积占全球陆地面积的40%以上^[66-67],中国广义干旱区面积约占国土面积的50%,干旱区分布着大面积的荒漠和盐碱土。在未来气候变暖条件下,干旱区降水有增加的趋势^[68],相应地土壤无机固碳能力将增加,荒漠生态系统碳汇能力将增强。干旱区灌溉农业的发展,有利于干旱区生产功能和生态功能的协同提高和发展。

3 总结与研究展望

3.1 荒漠植物逆境适应能力与资源利用效率提高途径

梭梭属黑梭梭和白梭梭的子叶和同化枝具有完全不同的光合途径,这种改变是由于自身缺陷和极端环境影响的结果。梭梭和沙拐枣的花环结构中分别具有大量的含晶细胞和黏液细胞,不同荒漠C₄植物比较,梭梭和白梭梭的含晶细胞最多,沙拐枣、木本猪毛菜和猪毛菜的含晶细胞较少。花环结构是C₄植物的充分但不是必要条件,藜科一年生草本植物异子蓬就是很好的剖析材料。如何从根本上提高荒漠植物逆境适应能力及水分、养分和光能利用效率,可以从光合途径的改变和发生的环境条件、光合器官特化细胞的功能和形成过程、单一光合细胞进行C₄光合作用等方面深入研究,从而应用于基因工程和分子设计育种。

3.2 干旱区不同土地类型土壤碳同化能力与无机固碳潜力

虽然干旱区土壤储存的有机碳只占陆地生态系统有机碳的约15%,但由于干旱区面积广大,干旱区土壤碳循环在全球碳循环过程中的作用不可忽视,干旱荒漠区土壤碳“源/汇效应”及其驱动机制是当前土壤碳循环研究领域,也是荒漠化防治领域的一个热点问题。干旱区荒漠(戈壁、沙漠和壤质荒漠)、盐碱地(轻、中、重度)和农田(灌溉和雨养)都具有土壤碳同化能力,土壤无机碳储量高于有机碳储量。土壤碳同化能力随着土壤有机碳含量、含盐量、水分、粉粒和黏粒含量的增加而提高。

深入研究干旱区(干旱、半干旱和半湿润易旱地区)不同类型荒漠、不同程度盐碱地和不同耕作

方式农田的土壤碳同化特征;分析不同自然和人为因素对土壤碳同化的影响;认识干旱区盐碱土与滨海盐碱土水盐运移规律对土壤碳同化能力的影响及提高途径;探讨在盐碱地施加耐盐耐碱微生物菌剂,提高植物有机固碳能力的同时,提高土壤无机固碳能力的潜力;评价干旱区灌溉农业和半干旱区雨养农业农田土壤无机固碳能力及其与管理措施的关系;系统回答科学家们无法就干旱区农业土壤能吸收多少CO₂而达成一致的疑问;为中国2060年前实现碳中和提供干旱区无机碳汇能力数据和提高途径。

3.3 荒漠植物和荒漠土壤有机和无机固碳的相互作用关系

土壤碳同化和植物碳同化是自然界CO₂固定的两条根本途径,土壤无机固碳和植物有机固碳共同构成了荒漠生态系统的碳汇能力。土壤无机碳库主要分布在干旱、半干旱地区,但对土壤无机碳汇的重要性,尤其是对干旱区土壤碳循环的贡献尚未得到足够认识,关键是忽视了土壤碳同化这一途径。土壤碳同化涉及水化学过程、地质与地球化学过程等,荒漠地区土壤液相碳的运移问题,尤其是气相转化和矿化过程,这些都是阐述土壤碳同化需要关注的问题。土壤固定的无机碳为碳酸盐碳,其分为岩生性碳酸盐碳和发生性碳酸盐碳两类,也叫原生碳酸盐碳和次生碳酸盐碳,前者来源于土壤母质的发育,后者通过土壤碳同化生成,土壤次生碳酸盐对碳循环有特别重要的意义,尤其是干旱荒漠地区和盐碱滨海地区,但对这一无机碳汇还没有引起足够重视。

荒漠植物普遍具有含晶细胞,含晶细胞的出现与干旱影响有关,晶体主要成分为草酸钙,分解可产生Ca²⁺。土壤阳离子在土壤碳同化中的作用,如同植物碳同化的叶绿素一样重要,Ca²⁺相当于叶绿素a。荒漠植物和荒漠土壤如何通过相互作用提高荒漠生态系统的碳汇能力?荒漠中观测到的明显高的CO₂负通量现象,土壤阳离子除了沙粒本身通过化学反应产生、山区来水带有,是否还与植物枯枝落叶中的草酸钙有关,或者说通过植物循环的Ca²⁺是否更有利于土壤碳同化?高寒荒漠与温带荒漠在SOC和SIC储存方面有什么不同,不同区域植被和降水的变化对土壤碳同化有什么不同影响?这些都需要研究。提高无机固碳能力和生态系统

总碳汇,植物碳同化与土壤碳同化的相互作用关系,将是未来研究的重要方向。

致谢:参与本文写作的还有周紫鹃博士和侍瑞博士。

参考文献:

- [1] Su P X, Xie T T, Zhou Z J. C₄ plant species and geographical distribution in relation to climate in the desert vegetation of China [J]. *Sciences in Cold and Arid Regions*, 2011, 3 (5) : 381-391.
- [2] Su P X, Liu X M, Zhang L X, et al. Comparison of $\delta^{13}\text{C}$ values and gas exchange of assimilating shoots of desert plants *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* with other plants [J]. *Israel Journal of Plant Sciences*, 2004, 52: 87-97.
- [3] 温瑾,李振声.从不毛地到米粮川:共和国农业史上的“黄淮海战役”[M].长沙:湖南教育出版社,2014.
- [4] 苏培玺,安黎哲,马瑞君,等.荒漠植物梭梭和沙拐枣的花环结构及C₄光合特征[J].植物生态学报,2005,29(1):1-7.
- [5] 潘瑞炽.植物生理学[M].北京:高等教育出版社,2016.
- [6] Winter K. C₄ plant of high biomass in arid regions of Asia-occurrence of C₄ photosynthesis in Chenopodiaceae and Polygonaceae from the Middle East and USSR [J]. *Oecologia*, 1981, 48: 100-106.
- [7] Gamaley Y V, Shirevdamba T. The structure of plants of Trans-Altai Gobi [M]//Gamaley Y V. *Deserts of Trans-Altai Gobi. Characteristics of Dominant Plants*. Leningrad: Nauka, 1988: 44-106.
- [8] Pearcy R W, Troughton J. C₄ photosynthesis in tree form *Euphorbia* species from Hawaiian rainforest sites [J]. *Plant Physiology*, 1975, 55: 1054-1056.
- [9] 苏培玺. C₄植物生物学:荒漠植物生理生态适应性[M].北京:科学出版社,2019.
- [10] 李美荣. C₄光合作用植物名录[J].植物生理学通讯,1993,29(2):148-159.
- [11] 殷立娟,李美荣.中国C₄植物的地理分布与生态学研究:I.中国C₄植物及其与气候环境的关系[J].生态学报,1997,17(4):350-363.
- [12] 唐海萍,刘书润.内蒙古地区的C₄植物名录[J].内蒙古大学学报(自然科学版),2001,32(4):431-438.
- [13] 公维昌,庄丽,赵文勤,等.多枝怪柳与梭梭光合器官形态解剖结构的生态适应性[J].中国沙漠,2011,31(1):129-136.
- [14] Lyshede O B. Xeromorphic features of three stem assimilating in relation to their ecology [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1979, 78: 85-98.
- [15] 李正理,李荣敖.我国甘肃九种旱生植物同化枝的解剖观察[J].植物学报,1981,23(3):181-185.
- [16] 赵翠仙,黄子琛.腾格里沙漠主要旱生植物旱性结构的初步研究[J].植物学报,1981,23(4):283-286.
- [17] 刘家琼.我国荒漠不同生态类型植物的旱生结构[J].植物生态学与植物学丛刊,1982,6(4):314-319.
- [18] 罗秀英,邓彦斌.新疆几种旱生植物叶(同化枝)的解剖结构观察[J].新疆大学学报(自然版),1986(1):77-84.
- [19] 黄振英,吴鸿,胡正海.30种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应[J].植物生态学报,1997,21(6):521-530.
- [20] 侯彩霞,周培之.水分胁迫下超旱生植物梭梭的结构变化[J].干旱区研究,1997,14(4):23-25.
- [21] Voznesenskaya E V, Franceschi V R, Kiirats O, et al. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C₄ plant photosynthesis [J]. *Nature*, 2001, 414: 543-546.
- [22] Leegood R C, Sharkey T D, von Caemmerer S. *Photosynthesis: Physiology and Metabolism* [M]. Netherlands: Kluwer Academic, 2000.
- [23] 严巧娣,苏培玺.植物含晶细胞的结构与功能[J].植物生理学通讯,2006,42(4):761-766.
- [24] 严巧娣,苏培玺,陈宏彬,等.五种C₄荒漠植物光合器官中含晶细胞的比较分析[J].植物生态学报,2008,32(4):873-882.
- [25] Volk G M, Lynch-Holm V J, Kostman T A, et al. The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia Stratiotes* leaves [J]. *Plant Biology*, 2002, 4 (1): 34-45.
- [26] Wyssling A F. Crystallography of the two hydrates of crystalline calcium oxalate in plants [J]. *American Journal of Botany*, 1981, 68: 130-141.
- [27] Ehleringer J R, Cerling T E, Helliker B R. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate [J]. *Oecologia*, 1997, 112 (3) : 285-299.
- [28] Pyankov V I, Black C C, Artyusheva E G, et al. Features of photosynthesis in *Haloxylon* species of Chenopodiaceae that are dominant plants in central Asian deserts [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1999, 40(2):125-134.
- [29] 高松,苏培玺,严巧娣,等. C₄荒漠植物猪毛菜与木本猪毛菜的叶片解剖结构及光合生理特征[J].植物生态学报,2009,33(2):347-354.
- [30] Su P X, Cheng G D, Yan Q D, et al. Photosynthetic regulation of C₄ desert plants *Haloxylon ammodendron* under drought stress [J]. *Plant Growth Regulation*, 2007, 51: 139-147.
- [31] Gao S, Su P X, Yan Q D, et al. Canopy and leaf gas exchange of *Haloxylon ammodendron* under different soil moisture regimes [J]. *Science China: Life Sciences*, 2010, 53(6):718-728.
- [32] Su P X, Li S J, Zhou Z J, et al. Partitioning evapotranspiration of desert plants under different water regimes in the inland Heihe River Basin, Northwestern China [J]. *Arid Land Research and Management*, 2016, 30(2):138-152.
- [33] 朱丽,黄刚,唐立松,等.梭梭根系的水分再分配特征对其生理和形态的影响[J].干旱区研究,2017,34(3):638-647.
- [34] 卢福浩,沙衣班·吾布力,刘深思,等.根深决定不同个体大小梭梭对夏季干旱生理响应的差异[J].生态学报,2021,41(8):3178-3189.
- [35] Su P X, Chen H S, An L Z, et al. Carbon assimilation characteristics of plants in oasis-desert ecotone and their response to CO₂ enrichment [J]. *Science in China Ser. D Earth Sciences*,

- 2004, 47(S1): 39–49.
- [36] 柏新富, 朱建军, 赵爱芬, 等. 几种荒漠植物对干旱过程的生理适应性比较[J]. 应用与环境生物学报, 2008, 14(6): 763–768.
- [37] 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 等. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征[J]. 生态学报, 2014, 34(15): 4272–4279.
- [38] Su P X, Yan Q D, Xie T T, et al. Associated growth of C_3 and C_4 desert plants helps the C_3 species at the cost of the C_4 species [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(6): 2057–2068.
- [39] 严巧娣, 苏培玺, 高松. 干旱程度对 C_3 植物红砂和 C_4 植物珍珠光合生理参数的影响[J]. 中国沙漠, 2012, 32(2): 364–371.
- [40] 苏培玺, 王秀君, 解婷婷, 等. 干旱区荒漠无机固碳能力及土壤碳同化途径[J]. 科学通报, 2018, 63(8): 755–765.
- [41] Tan W F, Zhang R, Cao H, et al. Soil inorganic carbon stock under different soil types and land uses on the Loess Plateau region of China [J]. *Catena*, 2014, 121: 22–30.
- [42] Wang X J, Wang J P, Xu M G, et al. Carbon accumulation in arid croplands of northwest China: pedogenic carbonate exceeding organic carbon [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 11439.
- [43] 李彦, 王玉刚, 唐立松. 重新被“激活”的土壤无机碳研究[J]. 土壤学报, 2016, 53(4): 845–849.
- [44] Hastings S J, Oechel W C, Muhlia-Melo A. Diurnal, seasonal and annual variation in the net ecosystem CO_2 exchange of a desert shrub community (*Sarcocaulis*) in Baja California, Mexico [J]. *Global Change Biology*, 2005, 11: 927–939.
- [45] Wohlfahrt G, Fenstermaker L F, Arnone J A. Large annual net ecosystem CO_2 uptake of a Mojave Desert ecosystem [J]. *Global Change Biology*, 2008, 14: 1475–1487.
- [46] Xie J X, Li Y, Zhai C X, et al. CO_2 absorption by alkaline soils and its implication to the global carbon cycle [J]. *Environmental Geology*, 2009, 56(5): 953–961.
- [47] Hamerlynck E P, Scott R L, Sánchez-Cañete E P, et al. Nocturnal soil CO_2 uptake and its relationship to subsurface soil and ecosystem carbon fluxes in a Chihuahuan Desert shrubland [J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2013, 118: 1593–1603.
- [48] Liu J, Fa K, Zhang Y, et al. Abiotic CO_2 uptake from the atmosphere by semiarid desert soil and its partitioning into soil phases [J]. *Geophysical Research Letters*, 2015, 42(14): 5779–5785.
- [49] Rey A. Mind the gap: non-biological processes contributing to soil CO_2 efflux [J]. *Global Change Biology*, 2015, 21: 1752–1761.
- [50] Shanhu F L, Almond P C, Clough T J, et al. Abiotic processes dominate CO_2 fluxes in Antarctic soils [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2012, 53: 99–111.
- [51] Stone R. Have desert researchers discovered a hidden loop in the carbon cycle? [J]. *Science*, 2008, 320: 1409–1410.
- [52] IPCC. Climate Change 1994: Radiative Forcing of Climate Change and an Evaluation of the IPCC IS92 Emission Scenarios [M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1994.
- [53] 姜联合. 干旱区盐碱土的秘密: 碳黑洞释义 [J]. 生物学通报, 2014, 49(3): 1–3.
- [54] Liu Z, Shao M, Wang Y. Effect of environmental factors on regional soil organic carbon stocks across the Loess Plateau region, China [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2011, 142: 184–194.
- [55] Li Z P, Han F X, Su Y, et al. Assessment of soil organic and carbonate carbon storage in China [J]. *Geoderma*, 2007, 138: 119–126.
- [56] Mi N, Wang S Q, Liu J Y, et al. Soil inorganic carbon storage pattern in China [J]. *Global Change Biology*, 2008, 14: 2380–2387.
- [57] Schlesinger W H. An evaluation of abiotic carbon sinks in deserts [J]. *Global Change Biology*, 2017, 23: 25–27.
- [58] Li Y, Wang Y G, Houghton R A, et al. Hidden carbon sink beneath desert [J]. *Geophysical Research Letters*, 2015, 42(14): 5880–5887.
- [59] Carmi I, Kronfeld J, Moinester M. Sequestration of atmospheric carbon dioxide as inorganic carbon in the unsaturated zone under semi-arid forests [J]. *Catena*, 2019, 173: 93–98.
- [60] Laudicina V A, Dazzi C, Delgado A, et al. Relief and calcium from gypsum as key factors for net inorganic carbon accumulation in soils of a semiarid Mediterranean environment [J]. *Geoderma*, 2021, 398: 115115.
- [61] Sagi N, Zaguri M, Hawlena D. Soil CO_2 influx in drylands: a conceptual framework and empirical examination [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108209.
- [62] Wang X J, Xu M G, Wang J P, et al. Fertilization enhancing carbon sequestration as carbonate in arid cropland: assessments of long-term experiments in northern China [J]. *Plant and Soil*, 2014, 380: 89–100.
- [63] Lal R. Carbon sequestration in dryland ecosystems [J]. *Environmental Management*, 2004, 33: 528–544.
- [64] Shi H J, Wang X J, Zhao Y J, et al. Relationship between soil inorganic carbon and organic carbon in the wheat-maize cropland of the North China Plain [J]. *Plant and Soil*, 2017, 418: 423–436.
- [65] Liu Z, Sun Y, Zhang Y, et al. Soil microbes transform inorganic carbon into organic carbon by dark fixation pathways in desert soil [J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2021, 126(5): e2020JG006047.
- [66] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Gallardo A, et al. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands [J]. *Nature*, 2013, 502: 672–676.
- [67] Eamus D, Zolfaghar S, Villalobos-Vega R, et al. Groundwater-dependent ecosystems: recent insights from satellite and field-based studies [J]. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2015, 19: 4229–4256.
- [68] 施雅风. 中国西北气候由暖干向暖湿转型问题评估 [M]. 北京: 气象出版社, 2003.

Review and prospect of the researches on C₄ woody plants and soil inorganic carbon sequestration in deserts of China

Su Peixi

(Key Laboratory of Land Surface Process and Climate Change in Cold and Arid Regions, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Carbon is one of the primary elements, and the carbon cycle is an important link between nature and social systems. There are two pathways of natural carbon sequestration in terrestrial ecosystems, one is plant carbon assimilation, the other is soil carbon assimilation. People always pay attention to the plants organic carbon sequestration, and little attention on the soil inorganic carbon sequestration. In this paper, we reviewed the research progress on C₄ woody plants which have strong carbon sequestration ability, and soil inorganic carbon sequestration in desert region of China. Comprehensive analysis of the anatomical structure observation, $\delta^{13}\text{C}$ values and gas exchange characteristics, it was concluded that the desert plants *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* are typical C₄ woody plants. The assimilation shoots of *H. ammodendron* has a large number of crystal-containing cells, while the assimilation shoots of *C. mongolicum* has many mucilage cells. The inorganic carbon sequestration capacity of deserts in an arid region has not been for a properly explained. By analyzing the soil inorganic carbon density and their storage in gravel desert (gobi), sand desert, and silt desert, Su Peixi et al. proposed the concept of soil carbon assimilation for the first time in 2018, and three stages of soil carbon assimilation were given to explain the phenomenon of soil inorganic carbon sequestration. Compared with the plant carbon assimilation, soil carbon assimilation is the major pathway of carbon sequestration in desert. Finally, we prospected the research direction of desert C₄ woody plants and soil carbon assimilation, and discussed the possible contributions to China's carbon neutral goal before 2060.

Key words: kranz anatomy; C₄ plant; woody plant; soil carbon assimilation; inorganic carbon sequestration