DOI：10.11766/trxb202411150440 CSTR：32215.14.trxb202411150440
封俊豪，刘小伟，景煜都，梁可，于强，郭梁. 增温对黄土高原草地土壤有机碳三库分解影响特征与机制[J]. 土壤学报，2026，63（4）：1243–1255.
FENG Junhao，LIU Xiaowei，JING Yudu，LIANG Ke，YU Qiang，GUO Liang. Impact Characteristics and Mechanisms of Warming on the Decomposition of Soil Organic Carbon Three Pools in Grasslands of the Loess Plateau[J]. Acta Pedologica Sinica，2026，63（4）：1243–1255.

增温对黄土高原草地土壤有机碳三库分解影响特征与机制*

封俊豪[1]，刘小伟[1]，景煜都[2, 3, 4]，梁 可[1]，于 强[5]，郭 梁[5, 6†]
（1. 西北农林科技大学草业与草原学院，陕西杨凌 712100；2. 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心，陕西杨凌 712100；3. 中国科学院水利部水土保持研究所，陕西杨凌 712100；4. 中国科学院大学，北京 100049；5. 西北农林科技大学水土保持与荒漠化整治全国重点实验室，陕西杨凌 712100；6. 宁夏云雾山国家级自然保护区管理局，宁夏固原 756000）

摘 要：草地土壤有机碳库分解对全球碳循环至关重要，然而全球增温对草地土壤有机碳三库分解动态的影响及其微生物-酶学调控机制尚不明确。选取黄土高原半干旱草原表层土壤，分别在 15 ℃和 25 ℃进行 553 d（约 1.5 年）的恒温恒湿培养，同时监测土壤呼吸速率、微生物生物量碳（MBC）、胞外酶活性和微生物群落组成。结果表明：（1）与 15 ℃培养相比，25 ℃培养显著增强了土壤呼吸速率、累积碳排放以及三库（活性、缓效、惰性）分解速率，但增强效应随时间延长逐渐减弱。培养过程中，活性碳库呼吸速率下降最快，缓效碳库次之，而惰性碳库呼吸速率下降最慢。（2）MBC 和细菌多样性在 25 ℃培养中下降更快，微生物群落组成变化更为剧烈。随培养时间延长，富营养型微生物（如变形菌门和子囊菌门）的相对丰度降低，而寡营养型微生物（如放线菌门和子囊菌门）的相对丰度升高。15 ℃培养中富营养型微生物的相对丰度较高，而 25 ℃培养中寡营养型微生物的相对丰度较高。培养过程中，微生物的氧化代谢、氮需求和磷需求逐渐增强，25 ℃培养下这些指标整体高于 15 ℃培养。（3）三库分解对温度变化的响应主要受胞外酶及微生物群落组成调控。逐步线性回归显示，15 ℃培养下，MBC 和氧化酶分别是活性和缓效碳库分解的正向调控因子；25 ℃培养下，氧化酶、β-1，4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶和碱性磷酸酶是惰性碳库分解的正向调控因子。偏最小二乘路径模型分析表明，培养温度和时间对微生物群落组成均产生显著的调控作用。微生物群落组成对胞外酶起正向调控作用，并对缓效和惰性碳库分解分别表现出负向和正向调控。胞外酶作为活性和惰性碳库分解的关键调控因子，在两者的分解过程中分别起到负向和正向调控的作用。研究揭示了微生物群落变化，尤其是不同生态策略微生物组成的转变，对胞外酶活性及其计量学的调控是草地土壤碳库分解动态响应温度变化的关键因素，为理解全球碳循环和气候变化提供了重要的科学依据。

关键词：草地；增温；微生物呼吸；三库模型；有机碳分解机制
中图分类号：S812 **文献标志码：**A

* 宁夏回族自治区自然科学基金优秀青年项目（2024AAC05099）和国家自然科学基金项目（42377471）资助 Supported by the Excellent Young Scholars of Natural Science Foundation of Ningxia Hui Autonomous Region，China（No. 2024AAC05099）and the National Natural Science Foundation of China（No. 42377471）

† 通讯作者 Corresponding author，E-mail：guoliang2014@nwafu.edu.cn
作者简介：封俊豪（1999—），男，河南南阳人，硕士研究生，主要从事陆地生态系统碳循环与全球变化研究。E-mail：jvnhao@nwafu.edu.cn

收稿日期：2024–11–15；收到修改稿日期：2025–02–19；网络首发日期（www.cnki.net）：2025–05–12

中国知网 https://www.cnki.net

Impact Characteristics and Mechanisms of Warming on the Decomposition of Soil Organic Carbon Three Pools in Grasslands of the Loess Plateau

FENG Junhao[1], LIU Xiaowei[1], JING Yudu[2, 3, 4], LIANG Ke[1], YU Qiang[5], GUO Liang[5, 6†]

(1. *College of Grassland Agriculture*, *Northwest A&F University*, *Yangling*, *Shaanxi* 712100, *China*; 2. *Research Center for Soil and Water Conservation and Ecological Environment*, *Ministry of Education*, *Chinese Academy of Sciences*, *Yangling*, *Shaanxi* 712100, *China*; 3. *Institute of Soil and Water Conservation*, *Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources*, *Yangling*, *Shaanxi* 712100, *China*; 4. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*; 5. *State Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Control*, *Northwest A&F University, Yangling*, *Shaanxi* 712100, *China*; 6. *Ningxia Yunwushan National Nature Reserve Administration*, *Guyuan*, *Ningxia* 756000, *China*)

Abstract: 【Objective】Grasslands play an important role in regulating the global carbon cycle through the decomposition of soil organic carbon (SOC) pools. However, the effects of global warming on SOC decomposition dynamics, and the underlying microbial and enzymatic regulatory mechanisms remain unclear. This study aims to investigate how warming alters the decomposition dynamics of active, slow, and passive SOC pools, with a focus on microbial community composition and extracellular enzyme stoichiometry. 【Method】This study was conducted using surface soil collected from semi-arid grasslands on the Loess Plateau in a long-term incubation experiment. Soil samples were incubated at two controlled temperatures (15 ℃ and 25 ℃) under constant temperature and humidity for 553 days (～1.5 year). During the incubation, soil respiration rates, microbial biomass carbon (MBC), extracellular enzyme activities, and microbial community compositions were systematically monitored. 【Result】The results showed that incubation at 25 ℃ significantly increased soil respiration rates, cumulative carbon emissions, and the decomposition rates of the three SOC pools (active, slow, and passive) compared to 15 ℃. However, the magnitude of this enhancement diminished over time. Among the SOC pools, the active pool exhibited the most rapid decline in respiration rate, followed by the slow pool, with the passive pool showing the slowest decline. Additionally, microbial biomass carbon and bacterial diversity decreased more rapidly at 25 ℃, accompanied by significant shifts in microbial community composition. The relative abundance of copiotrophic microorganisms, such as Proteobacteria and Ascomycota, decreased during the incubation, whereas oligotrophic microorganisms, including Actinobacteria and Ascomycota, increased. Notably, copiotrophic microorganisms were more dominant at 15 ℃, while oligotrophic microorganisms were more prevalent at 25 ℃. Microbial oxidative metabolism, nitrogen demand, and phosphorus demand increased progressively throughout the incubation, with overall higher levels observed at 25 ℃ compared to 15 ℃. Furthermore, the response of the three carbon pool decompositions to temperature increase was regulated by extracellular enzymes and microbial community composition. Stepwise linear regression showed that under 15 ℃ incubation, MBC and oxidases were positive regulatory factors for the decomposition of the active and slow carbon pools, respectively. Under 25 ℃ incubation, β-1, 4-N-acetylglucosaminidase, and alkaline phosphatase were positive regulatory factors for the decomposition of the passive carbon pool. The partial least squares path model analysis indicated that incubation temperature and time significantly regulated microbial community composition. The microbial community composition positively regulated extracellular enzyme activity and exerted negative and positive regulation on the decomposition of the slow and passive carbon pools, respectively. Also, extracellular enzymes, as key regulatory factors for the decomposition of the active and passive carbon pools, exerted negative and positive regulation on the decomposition of these pools, respectively. 【Conclusion】This study reveals that shifts in microbial community composition, particularly the shift in species with different ecological strategies, play a key role in regulating extracellular enzyme activities and stoichiometry, thereby mediating temperature-induced changes in SOC decomposition dynamics. These findings provide critical insights into the microbial and enzymatic mechanisms that drive SOC turnover under warming conditions, offering valuable evidence to enhance our understanding of global carbon cycling and its feedback to climate change.

Key words: Grassland; Warming; Microbial respiration; Three-pool model; Mechanisms of organic carbon decomposition

中国知网 https://www.cnki.net

气候变暖背景下，土壤有机碳（SOC）分解速率对温度变化的响应已引起广泛关注[1]。草地作为一种分布广泛的生态系统，其碳库储量约占陆地生物圈的 34%，其中 90%的碳储存于地下根系和土壤中[2]。因此，草地 SOC 矿化速率的微小变化便可能对大气 CO_2 浓度和全球碳储量产生深远影响[3]。大量增温试验表明，温度升高通过增强微生物和酶活性，加速土壤有机质分解，进而提高土壤呼吸，形成对全球变化的正反馈[3]。然而，SOC 分解过程在自然环境中极为复杂，受到温度、湿度、植物凋落物和根系输入等多种因素的综合影响[4]。此外，不同碳组分对温度变化的响应不同，这种差异性进一步增加了理解 SOC 分解机制的难度[5]。因此，深入研究不同组分碳库分解动态对温度变化的响应机制，对于揭示全球碳循环如何响应气候变化具有重要的科学意义。

SOC 分解受到微生物群落组成、生理功能以及土壤胞外酶活性等因素的调控[6]。尽管已有大量研究探讨了增温条件下土壤呼吸增强的微生物调控机制，但研究结果存在较大差异。例如，Qiu 等[7]的研究表明，真菌群落组成变化是气候变化下半干旱草原土壤碳动态的重要调控因子。然而 Schindlbacher 等[8]的研究表明，土壤变暖并未显著影响微生物生物量和大多数微生物群落的丰度，而是仅降低了微生物碳利用效率。此外，有研究发现，增温在短期内会显著增强土壤呼吸，但随着时间推移，这种效应逐渐减弱，可能是由于土壤微生物群落通过组成变化或生理适应发生了“热适应”现象[9]。然而，也有研究发现土壤呼吸未对增温产生热适应性[10]，这些差异可能源于土壤有机质组成和野外自然环境的复杂性。

为了更全面地理解土壤碳分解对温度变化的响应，亟须关注 SOC 不同组分的分解特性。传统的物理或化学分组方法难以准确测量各组分有机碳的分解过程，且可能引入新的干扰和不确定性[11]。相比之下，结合土壤长期室内培养和 SOC 三库（活性、缓效及惰性碳库）模型的数据同化技术，可以在不破坏土壤结构和性质的前提下，更为准确地分析 SOC 不同组分的分解过程[12]，尤其适用于分析增温对难分解碳库的长期影响。例如，Wang 等[13]的研究表明，不同碳库动态对温度的响应主要受胞外酶活性的调控。然而，关于不同碳库分解对温度响应的微生物调控机制的研究仍相对匮乏，且受实验设计和时间尺度等因素的限制，导致现有研究结果存在较大不确定性[14]。因此，结合三库模型深入探讨温度变化如何影响不同组分有机碳的长期分解及其微生物调控机制，将有助于揭示气候变化下土壤碳库动态的驱动机制。

本研究以黄土高原半干旱典型草原为研究对象，采集其表层（0～20 cm）土壤，在 15 ℃和 25 ℃条件下进行恒温恒湿培养，探讨长期培养过程中温度变化对 SOC 三库分解动态的影响及其微生物学和酶学调控机制。本研究目的在于：（1）量化不同温度下草地 SOC 三库的分解动态；（2）阐明不同温度条件下微生物群落组成、生物量、胞外酶活性随培养时间的变化规律；（3）解析微生物学和酶学因素如何影响不同温度下的土壤碳库分解动态。

1　材料与方法

1.1　研究区概况与土壤样品采集

研究地点位于宁夏云雾山国家级自然保护区（36°10′—36°17′N，106°21′—106°27′E），该区地处黄土高原中部，具有典型温带半干旱气候特征。年平均降水量 425 mm，超过 60%的降水集中在 7 月至 9 月。年平均气温为 7 ℃，平均最低气温在 1 月，为–8.2 ℃，平均最高气温在 8 月，为 25.2 ℃。土壤类型为黑垆土。本研究以连续放牧的草地土壤为研究对象，放牧强度为每公顷 4 只羊。设立 3 个 50 m × 100 m 的样方，样方间隔 80 m 至 100 m。土壤样品于 2017 年 8 月采集。每个样方沿 S 形样带采集土壤，去除表层凋落物后，使用直径 5 cm、长度 20 cm 的螺旋钻从土壤表层 0～20 cm 处采集 10 个土块，将其混合均匀作为一个复合样品。将土样过 2 mm 筛，去除根系、石块和凋落物后，分为两部分：一部分用于室内培养实验，另一部分自然风干后常温保存，用于土壤理化性质的测定。

1.2　室内培养与定期土壤取样

选取 15 ℃和 25 ℃代表研究区生长季平均气温和最高气温[15]进行恒温培养。每个温度处理分为两组：气体样品组和土壤样品组，每组设置三个样品重复。在每个样品重复中，将约 500 g 鲜土装入玻璃培养瓶中，用蒸馏水调整至田间持水量的 60%，定期称重调整土壤含水量以确保培养条件的稳定。

中国知网　https://www.cnki.net

对于气体样品组，在培养的前两周，每天使用 LI-8100A 碳通量自动测量仪（LI-COR，美国）测量土壤 CO_2 排放速率。两周后，每三天测量一次，直至第五个月结束。随后每两周测量一次，直至 553 d 实验结束。本实验 553 d 的长期培养设计旨在剔除湿度、凋落物输入等变量的干扰，捕捉土壤碳库不同组分，尤其是惰性碳库分解动态及其对温度变化的响应。对于土壤样品组，在培养 30、64、185、366、553 d 从培养瓶中，各取 50 g 表层土壤，每次取样后立即用无菌器械整平土壤表面。采集土壤用于分析微生物生物量碳（MBC）、土壤胞外酶活性和微生物群落组成。

1.3 土壤呼吸与三库模型

使用由 Andren 和 Paustian 开发的一阶动力学模型的修改版[16]，将 SOC 分解为活性（A_1）、缓效（A_2）和惰性（A_3）碳库，具体计算方式如下：

$$R_t = \sum_{i=1}^{3} A_i C_{\text{tot}} \left(1 - \mathrm{e}^{-k_i t}\right) \quad (1)$$

$$SR_i = A_i C_{\text{tot}} k_i \mathrm{e}^{-k_i t} \quad (2)$$

式中，R_t（C mg·g^{-1}）为培养时间 t 后的累积碳矿化量。A_i（i = 1，2，3）分别表示活性、缓效和惰性 SOC 的初始比例，满足 $A_1 + A_2 + A_3 = 1$ 的约束条件。C_{tot}（C mg·g^{-1}）为初始 SOC 含量。k_i（d^{-1}）为第 i 个库的衰减率常数。SR_i（C mg·g^{-1}·d^{-1}）表示培养时间 t 后各 SOC 库的土壤呼吸速率。

采用贝叶斯概率反演法估计参数 θ（A_i 和 k_i）：

$$p(\theta|Z) \propto p(Z|\theta)\, p(\theta) \quad (3)$$

通过式（3）可以从参数 θ 的先验概率密度函数 $p(\theta)$，以及土壤培养数据的似然函数 $p(Z|\theta)$，推导出参数 θ 的后验概率密度函数 $p(\theta|Z)$。依据实验设计和相关文献已有知识，指定 $p(\theta)$ 为特定参数范围内的均匀分布[16]。似然函数 $p(Z|\theta)$ 假设观测值和模型值之间的误差彼此独立，并服从均值为零的多元正态分布：

$$p(Z|\theta) \propto \exp\left\{-\sum_{i=1}^{3} \sum_{t \in obs(Z_i)} \frac{\left[Z_i(t) - X_i(t)\right]^2}{2\sigma_i^2(t)}\right\} \quad (4)$$

式中，$Z_i(t)$ 和 $X_i(t)$ 分别为观测和模拟的累积呼吸值，$\sigma_i(t)$ 为测量值的标准差。使用 Metropolis-Hastings（M-H）算法构建参数 θ 的后验概率密度函数 $p(\theta|Z)$。M-H 算法包括两个重复步骤：提议步骤和移动步骤[17]。在每个提议步骤中，该算法基于先前接受的参数 θ_{old} 生成一个新参数 θ_{new}，其提议分布为 $p(\theta_{\text{new}} / \theta_{\text{old}})$：

$$\theta_{\text{new}} = \theta_{\text{old}} + r\left(\theta_{\max} - \theta_{\min}\right)/D \quad (5)$$

式中，$\theta_{\max}$ 和 $\theta_{\min}$ 为给定参数 θ 在先验范围内的最大值和最小值，r 为介于–0.5 和 0.5 之间的均匀分布的随机变量，D 用于控制提议步长，本研究中设置为 10[16]。在移动步骤中，算法主要评估是否接受或拒绝 θ_{new}，若服从上述多元正态分布，则接受该参数；若否，则舍弃该参数。模型的拟合优度通过 R^2 指标评估，确保模拟值与观测值的高度一致。将上述过程多次重复（10 万次），使得本实验中的土壤呼吸值与三库模型累积值的拟合度 R^2 均达到 99%以上，采用 Gelman-Rubin 诊断对参数收敛性进行检查，确保后验分布的稳定性[18]，使参数 θ 得到有效的优化，得到模型估算关键参数 A_i 和 k_i，从而量化培养过程中各碳库动态变化。

1.4 土壤理化性质与酶活性分析

通过烘干法测定土壤含水量（SWC），pH 计测定土壤 pH（土壤与水质量比 1∶2.5），$K_2Cr_2O_7$ 加热法测定土壤总有机碳（TOC），熏蒸提取法测定土壤 MBC[19]，比色法测定多酚氧化酶（PPO）与过氧化物酶（PER）两种酶活性。通过荧光微孔板法测定参与 C、N 和 P 循环的五种酶活性：β-1，4-葡萄糖苷酶（BG）、β-1，4-木糖苷酶（BXYL）、β-D-纤维二糖酶（CBH）、β-1，4-N-乙酰基氨基葡萄糖苷酶（NAG）和碱性磷酸酶（AKP）。碳代谢相关水解酶（C-Hyd）为 BG、BXYL 和 CBH 活性的总和。碳代谢相关氧化酶（C-Oxi）为 PPO 和 PER 活性的总和。氮与碳水解酶活性比为 NAG/C-Hyd。磷与碳水解酶活性比为 AKP/C-Hyd。碳代谢氧化酶与水解酶的比值（C-Oxi/C-Hyd）用于评估碳代谢中氧化过程与水解过程的平衡[6]。

1.5 微生物群落组成

按照 FastDNA Spin Kit（MP Biomedicals，美国）说明从 0.5 g 土壤样品中提取 DNA。使用 1%琼脂糖

中国知网 https://www.cnki.net

凝胶电泳和分光光度计（NanoDrop Technologies，美国）检测 DNA 的质量和浓度。用引物 515F（5′-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3′）和 907R（5′-CCGTCAATTCCTTTGAGTTT-3′）进行细菌 16S rRNA 基因 V4-V5 高变区的 PCR 扩增。使用引物 ITS5-1737F（5′-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3′）和 ITS2-2043R（5′-GCTGCGT TCTTCATCGA TGC-3′）扩增真菌 ITS1 区域。通过 2%（*w*/*v*）琼脂糖凝胶电泳检测扩增产物。将扩增产物按等密度比例混合后，用 Qiagen 凝胶提取试剂盒（Qiagen，德国）纯化。纯化后的扩增子在北京诺禾致源生物信息科技有限公司的 Illumina MiSeq PE300 平台（Illumina Corporation，美国）进行测序。参考 EasyAmplicon 流程[20]，使用 VSEARCH 与 usearch 软件进行下机原始数据的质量控制。允许最大错配比例为 0.1%，并仅保留最小重复数大于 10 的序列以去除冗余序列。通过去噪法生成扩增子序列变体（ASVs）后，细菌与真菌分别参照 rdp_16s_v18 与 unite 数据库去除嵌合体并生成特征表。

1.6　数据处理

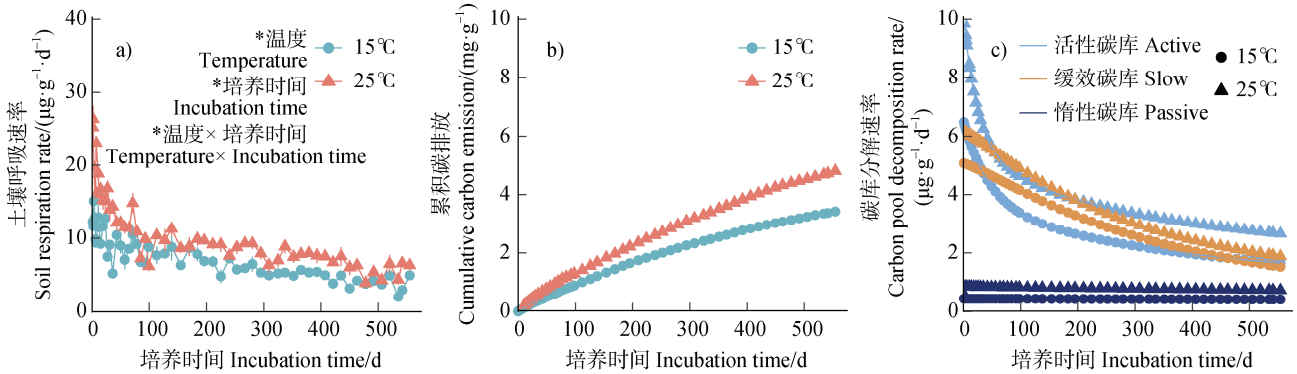
使用 MATLAB 2023a 对土壤的累积呼吸数据进行 SOC 三库建模和同化。通过重复测量方差分析（Repeated Measures ANOVA）检验培养温度和培养时间对土壤呼吸速率、胞外酶活性及微生物生物量影响的显著性。采用 LSD 多重比较法分析不同处理间土壤胞外酶活性和微生物生物量的差异。采用相关性分析、逐步线性回归、Mantel 检验及偏最小二乘路径模型（PLS-PM），探讨培养过程中 SOC 分解及其温度响应的关键调控因素。数据分析与绘图均通过 R 软件进行。

2　结　果

2.1　温度升高对土壤呼吸、累积碳排放和土壤碳库分解速率变化的影响

在为期 553 d 的土壤培养过程中，土壤呼吸速率逐渐降低（图 1a），而累积碳排放则逐渐升高（图 1b）。与 15 ℃培养相比，25 ℃培养的土壤呼吸速率下降幅度更大。在 15 ℃培养条件下，土壤呼吸速率从初始 11.63 μg·g^{-1}·d^{-1} 降至 3.86 μg·g^{-1}·d^{-1}，降幅为 66.81%。而在 25 ℃培养中，土壤呼吸速率从初始 19.36 μg·g^{-1}·d^{-1} 降至 5.70 μg·g^{-1}·d^{-1}，降幅为 70.56%。温度升高显著提高了土壤呼吸速率、累积碳排放以及碳库分解速率。25 ℃培养下的土壤呼吸速率在培养开始和结束时均显著高于 15 ℃处理。具体而言，25 ℃处理的土壤在培养开始与结束前的 10 次呼吸速率测量值的平均值分别较 15 ℃处理高出 66.39% 与 47.62%。此外，25 ℃与 15 ℃处理的土壤累积碳排放量分别为 4.80 g 和 3.42 g。

三库模型分析（图 1c）表明，与 15 ℃相比，25 ℃处理显著增强了活性、缓效和惰性碳库的分解



注：通过重复测量方差分析检验培养温度及培养时间对土壤呼吸速率的影响，*表示 0.05 水平影响显著。Note：The effects of incubation temperature and incubation time on soil respiration rate were tested using repeated measures ANOVA, with * indicating a significant effect（$P < 0.05$）.

图 1　不同温度草地土壤呼吸速率、累积碳排放、碳库分解速率的变化

Fig. 1　Temporal changes in soil respiration rate, cumulative carbon emission, and carbon pool decomposition rates in grassland soils incubated at 15 ℃ and 25 ℃

中国知网 https://www.cnki.net

速率，这种增强效应在整个培养过程中持续存在，但随培养时间的延长逐渐减小。各碳库的分解速率表现出不同的变化趋势：活性碳库的分解速率下降最快，其次是缓效碳库，惰性碳库下降最慢。

2.2 微生物生物量、胞外酶活性及其计量学在不同培养时间的差异

培养温度、时间及其交互作用对草地土壤微生物生物量碳（MBC）、碳代谢相关水解酶（C-Hyd）和氧化酶（C-Oxi）活性具有显著影响（表 1，$P < 0.05$）。在两种培养温度下，MBC 随时间推移逐渐降低，但其降幅存在显著差异。与培养 21 d 相比，培养至 553 d 时，15 ℃和 25 ℃处理的 MBC 分别下降了 24.05%和 60.63%（表 2）。C-Hyd 活性在两种温度培养中自第 21 天起逐渐增加，并在 185 d 达到峰值，15 ℃处理的峰值为 848.45 $nmol·g^{-1}·h^{-1}$，25 ℃处理的峰值为 576.44 $nmol·g^{-1}·h^{-1}$，此时两种温度处理间的差异最大，达到 272.01 $nmol·g^{-1}·h^{-1}$。随后，C-Hyd 活性在两种温度下均呈下降趋势，且两者间的差异逐渐缩小（表 2）。C-Oxi 活性在 185 d 前缓慢增加，并在 366 d 达到最大值，15 ℃处理为 3.90 $mg·g^{-1}·h^{-1}$，25 ℃处理为 2.24 $mg·g^{-1}·h^{-1}$，差异为 1.66 $mg·g^{-1}·h^{-1}$。之后，C-Oxi 活性在两种温度下逐渐趋于稳定（表 2）。总体而言，与 25 ℃相比，15 ℃培养条件下土壤的 MBC 和 C-Hyd 活性在整个培养过程中均维持较高水平，分别较 25 ℃平均高 28.01%和 21.27%（表 2）。

表 1 培养温度、时间及其交互作用对土壤微生物生物量碳、胞外酶及其化学计量学影响的重复测量方差分析

Table 1 Repeated measures ANOVA of the effects of incubation temperature, incubation time, and their interactions on soil MBC, extracellular enzyme, and their stoichiometry

指标 Index	温度 Temperature		培养时间 Incubation time		温度 × 培养时间 Temperature × Incubation time	
	F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
MBC	51.71	0.002	127.74	< 0.001	13.00	< 0.001
BG	12.24	0.025	6.77	0.002	1.77	0.184
BXYL	26.30	0.007	33.93	< 0.001	17.55	< 0.001
CBH	15.22	0.018	27.65	< 0.001	0.38	0.821
PER	5.17	0.085	145.36	< 0.001	2.12	0.126
PPO	5.75	0.074	61.15	< 0.001	3.49	0.031
C-Hyd	16.87	0.015	11.36	< 0.001	3.56	0.029
C-Oxi	1.24	0.329	227.85	< 0.001	4.95	0.009
NAG	1.28	0.322	6.17	0.003	0.75	0.571
AKP	6.15	0.068	60.40	< 0.001	6.64	0.002
C-Oxi∶Hyd	26.47	0.007	51.23	< 0.001	8.11	< 0.001
N∶C-Hyd	0.85	0.410	19.05	< 0.001	0.48	0.754
P∶C-Hyd	11.18	0.029	49.96	< 0.001	0.36	0.833

注：*F* 值和 *P* 值分别表示重复测量方差分析的统计量和显著性水平。$P < 0.05$ 表示差异显著。MBC：微生物生物量碳；BG：β-葡萄糖苷酶；BXYL：β-木糖苷酶；CBH：纤维二糖水解酶；PER：过氧化物酶；PPO：多酚氧化酶；C-Hyd：BG、BXYL 与 CBH 的总和；C-Oxi∶PPO 与 PER 的总和；NAG：β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶；AKP：碱性磷酸酶；C-Oxi∶Hyd：碳代谢氧化酶与水解酶的比值；N∶C-Hyd：氮与碳代谢水解酶的比值；P∶C-Hyd：磷与碳代谢水解酶的比值。下同。Note: *F* values and *P* values represent the test statistic and significance level of repeated measures ANOVA, respectively. $P < 0.05$ indicates significant differences. MBC: microbial biomass carbon; BG: β-glucosidase; BXYL: β-xylosidase; CBH: cellobiose hydrolase; PER: peroxidase; PPO: polyphenol oxidase; C-Hyd: the sum of BG, BXYL, and CBH; C-Oxi: the sum of PPO and PER; NAG: β-N-acetylglucosaminidase; AKP: alkaline phosphatase; C-Oxi∶Hyd: the ratio of C-Oxi to C-Hyd; N∶C-Hyd: the ratio of NAG to C-Hyd; P∶C-Hyd: the ratio of AKP to C-Hyd. The same below.

中国知网 https://www.cnki.net

表 2　不同温度不同培养阶段草地土壤微生物生物量碳和胞外酶活性

Table 2　MBC and extracellular enzyme activities in grassland soils at different incubation stages under 15 ℃ and 25 ℃

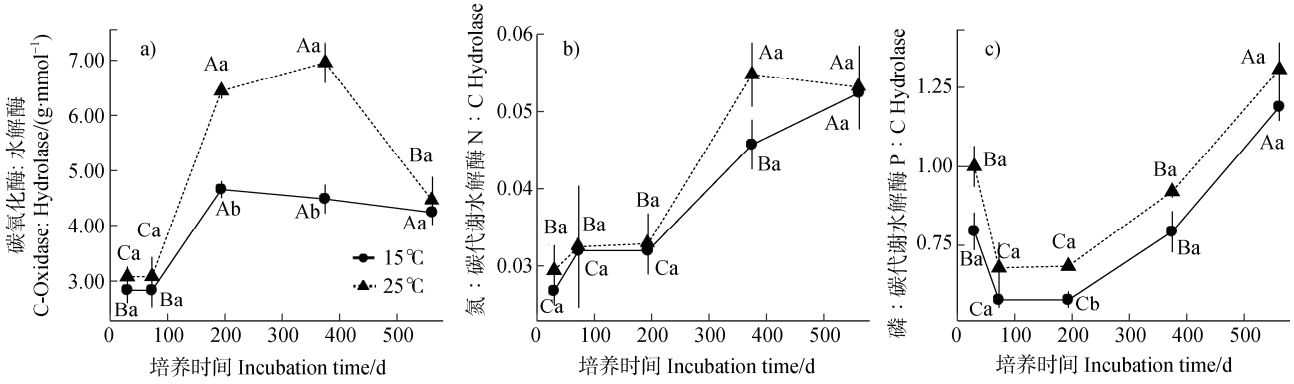
培养时间 Incubation time/d	温度 Temperature/℃	MBC/（mg·kg^{-1}）	BG/（nmol·g^{-1}·h^{-1}）	BXYL/（nmol·g^{-1}·h^{-1}）	CBH/（nmol·g^{-1}·h^{-1}）	PER/（mg·g^{-1}·h^{-1}）
21	15	737.2 ± 3.4Aa	252.4 ± 36.0Ba	93.7 ± 5.5Ca	81.2 ± 12.0Ba	0.77 ± 0.03Ca
	25	675.2 ± 12.0Ab	218.4 ± 12.8ABa	77.5 ± 3.1Ba	69.5 ± 8.8Ba	0.79 ± 0.04Ea
64	15	456.6 ± 8.1Ca	273.6 ± 15.4Ba	135.4 ± 9.1Ba	135.4 ± 9.1Aa	1.17 ± 0.11Ba
	25	303.5 ± 20.1Cb	259.4 ± 22.3Aa	117.9 ± 11.4Aa	117.9 ± 11.4Aa	1.00 ± 0.00Da
185	15	729.9 ± 11.1Aa	340.1 ± 19.1Aa	168.3 ± 10.8Aa	67.9 ± 6.0Ba	2.16 ± 0.05Aa
	25	641.8 ± 3.8Ab	252.6 ± 3.0Ab	71.1 ± 4.9Bb	44.7 ± 1.7Cb	2.05 ± 0.03Aa
366	15	579.1 ± 23.2Ba	255.3 ± 12.8Ba	80.9 ± 7.2Ca	73.5 ± 7.8Ba	1.36 ± 0.07Ba
	25	504.7 ± 14.7Ba	193.8 ± 8.7Bb	59.2 ± 3.4Ba	51.4 ± 8.0BCa	1.50 ± 0.06Ba
553	15	559.9 ± 53.6Ba	222.3 ± 3.6Ba	85.1 ± 4.8Ca	56.9 ± 3.8Ba	1.28 ± 0.04Ba
	25	265.8 ± 13.9Cb	214.7 ± 19.4ABa	74.6 ± 4.8Ba	50.3 ± 1.0BCa	1.26 ± 0.03Ca

培养时间 Incubation time/d	温度 Temperature/℃	PPO/（mg·g^{-1}·h^{-1}）	C-Hyd/（nmol·g^{-1}·h^{-1}）	C-Oxi/（mg·g^{-1}·h^{-1}）	NAG/（nmol·g^{-1}·h^{-1}）	AKP/（nmol·g^{-1}·h^{-1}）
21	15	0.90 ± 0.11Ca	598.5 ± 73.3BCa	1.67 ± 0.10Da	16.10 ± 2.59Ba	466.9 ± 26.7Ba
	25	0.79 ± 0.03Ba	514.4 ± 28.2BCa	1.58 ± 0.04Ea	15.03 ± 1.26Ba	511.3 ± 14.4Ba
64	15	0.75 ± 0.07Ca	682.5 ± 29.2Ba	1.92 ± 0.15Da	21.78 ± 0.48ABa	393.4 ± 5.6Ca
	25	0.93 ± 0.06Ba	636.8 ± 55.8Aa	1.93 ± 0.06Da	21.55 ± 7.14ABa	424.8 ± 20.5Ca
185	15	1.79 ± 0.08Aa	848.5 ± 35.3Aa	3.94 ± 0.07Aa	27.08 ± 0.62Aa	489.1 ± 8.4Ba
	25	1.67 ± 0.09Aa	576.4 ± 4.2ABb	3.72 ± 0.10Aa	18.97 ± 2.33ABb	394.3 ± 4.6Cb
366	15	1.28 ± 0.06Bb	591.4 ± 32.8BCa	2.64 ± 0.02Bb	27.21 ± 3.13Aa	465.0 ± 21.1Ba
	25	1.60 ± 0.07Aa	446.7 ± 21.0Cb	3.09 ± 0.04Ba	24.39 ± 1.65ABa	410.4 ± 11.5Ca
553	15	0.97 ± 0.02Ca	529.8 ± 10.8Ca	2.24 ± 0.02 Ca	27.82 ± 1.88Aa	628.8 ± 11.4Aa
	25	0.95 ± 0.02Ba	503.9 ± 43.3BCa	2.21 ± 0.05Ca	26.34 ± 0.72Aa	651.2 ± 12. 8Aa

注：表中数据为平均值 ± 标准误差。不同大写字母表示同一培养温度下不同培养时间之间差异显著，不同小写字母表示同一培养时间下不同培养温度之间差异显著（$P < 0.05$）。Note: Data are expressed as mean ± standard error. Different uppercase letters indicate significant differences between different incubation times at the same incubation temperature, while different lowercase letters indicate significant differences between different incubation temperatures at the same incubation time（$P < 0.05$）.

草地土壤的胞外酶化学计量比在不同培养温度和时间下表现出显著差异（表 1，$P < 0.05$）。土壤氧化酶与水解酶比（C-Oxi：Hyd）、氮与碳代谢水解酶比（N：C-Hyd）、磷与碳代谢水解酶比（P：C-Hyd）在两种温度培养下总体呈现上升趋势（图 2）。在 25 ℃培养条件下，C-Oxi：Hyd 在 366 d 时达到最大值（6.96 g·mmol^{-1}），随后略有下降，并在 553 d 时趋于稳定（4.45 g·mmol^{-1}）；而在 15 ℃培养条件下，这一比值在 185 d 前逐渐增加，并在第 185 天达到最大值（4.66 g·mmol^{-1}），随后略有下降，但差异不显著。与 21 d 相比，15 ℃与 25 ℃培养下的土壤 N：C-Hyd 在 553 d 时分别提高了 95.43%与 80.38%，P：C-Hyd 分别增加了 49.71%与 30.64%。与 15 ℃培养相比，25 ℃培养条件下的 C-Oxi：Hyd、N：C-Hyd、P：C-Hyd 在整个培养过程中均表现出较高的值，平均分别较 15 ℃培养高 26.02%、7.31%和 16.76%。

中国知网 https://www.cnki.net



注：不同大写字母表示同一培养温度下不同培养时间之间差异显著，不同小写字母表示同一培养时间下不同培养温度之间差异显著（$P < 0.05$）。Note：Different uppercase letters indicate significant differences between different incubation times at the same incubation temperature, while different lowercase letters indicate significant differences between different incubation temperatures at the same incubation time（$P < 0.05$）.

图 2 不同温度不同培养阶段草地土壤胞外酶化学计量

Fig. 2 Extracellular enzyme stoichiometry of grassland soils at different incubation stages under 15 ℃ and 25 ℃

2.3 微生物群落组成在不同培养时间的差异

培养温度和培养时间显著影响微生物多样性和群落结构（图 3）。具体而言，增温显著降低了微生物群落多样性（图 3a 和图 3b），细菌和真菌的丰富度均随增温而下降。然而，细菌和真菌多样性对培养时间的响应不同，细菌多样性随着培养时间的延长逐渐下降，而真菌多样性则逐渐升高。此外，25 ℃培养条件下细菌多样性下降的速度显著快于 15 ℃培养。PCoA 分析结果表明，不同温度和培养时间对土壤细菌和真菌群落组成均产生了显著影响（图 3c 和图 3d）。25 ℃培养条件下的细菌群落在不同培养时间点的分布较 15 ℃条件下更为分散，表明在 25 ℃处理下，微生物群落组成的变化更为剧烈。

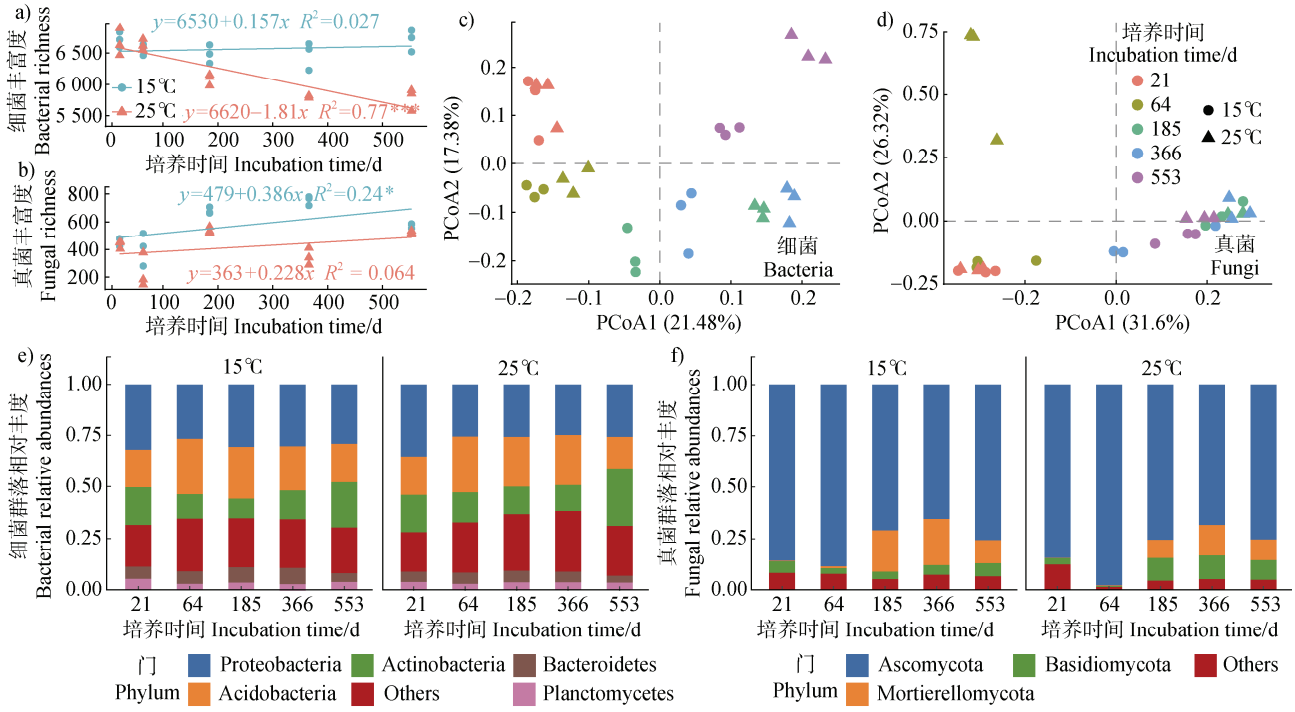
以相对丰度大于 5%为优势微生物群标准，培养过程中土壤优势细菌菌群包括变形菌门（Proteobacteria）、酸杆菌门（Acidobacteria）、放线菌门（Actinobacteria）、拟杆菌门（Bacteroidetes）和浮游菌门（Planctomycetes）（图 3e）；优势真菌菌群包括子囊菌门（Ascomycota）、担子菌门（Basidiomycota）和被孢霉门（Mortierellomycota）（图 3f）。不同微生物菌群在培养过程中表现出不同的动态变化。在细菌中，变形菌门的相对丰度在两温度培养中均逐渐下降，其中 25 ℃培养的降幅为 27.28%，而 15 ℃培养仅下降 9.17%；整个培养过程中，15 ℃处理的平均值较 25 ℃高 7.76%。放线菌门的相对丰度在两种温度条件下均逐渐上升，25 ℃培养中相对丰度上升了 54.83%，而在 15 ℃培养中上升了 19.96%；在整个培养过程中，25 ℃处理的平均值较 15 ℃处理高 12.74%。真菌群落组成变化趋势在两种温度条件下表现出相似性，子囊菌门的相对丰度在两种温度条件下均有所下降，而被孢霉门的相对丰度均呈上升趋势。此外，担子菌门的相对丰度在 25 ℃条件下显著增加，而在 15 ℃条件下则保持相对稳定。

2.4 微生物生物量、胞外酶、微生物群落组成对 SOC 三库分解的影响

利用逐步线性回归，分析 15 ℃和 25 ℃培养条件下 MBC、碳氮磷水解酶和氧化酶对三库分解的影响（表 3）。结果显示，在 15 ℃培养下，MBC 和 AKP 是活性碳库分解的正向调控关键因子（$P < 0.05$），C-Oxi 是缓效碳库分解的正向调控因子（$P < 0.05$），NAG 和 AKP 则是惰性碳库分解的正向调控因子（$P < 0.05$）。在 25 ℃培养下，MBC 是活性碳库分解的正向调控关键因子（$P < 0.05$），而 C-Oxi、NAG 和 AKP 则是惰性碳库分解的正向调控因子（$P < 0.05$）。

两种温度培养下的相关性分析结果显示，惰性碳库分解与酶化学计量比 C-Oxi：Hyd、N：C-Hyd、P：C-Hyd 显著正相关（图 4a，$P < 0.05$）。细菌群落组成与三碳库分解、C-Hyd、C-Oxi、NAG 和 AKP 显著相关，而真菌群落组成则与活性、惰性碳库分

中国知网 https://www.cnki.net



注：*，*** 表示线性关系的显著性（*，$P < 0.05$；***，$P < 0.001$）。Note: *，*** denotes significance of the linear relationship（*，$P < 0.05$；***，$P < 0.001$）.

图 3　不同温度不同培养阶段土壤细菌和真菌的丰富度、主坐标分析、门水平群落组成

Fig. 3　Bacterial and fungal richness，principal coordinate analysis，and community composition at the phylum level in soils at different incubation stages under 15 ℃ and 25 ℃

表 3　微生物生物量碳和胞外酶活性对 SOC 三库分解的逐步回归方程

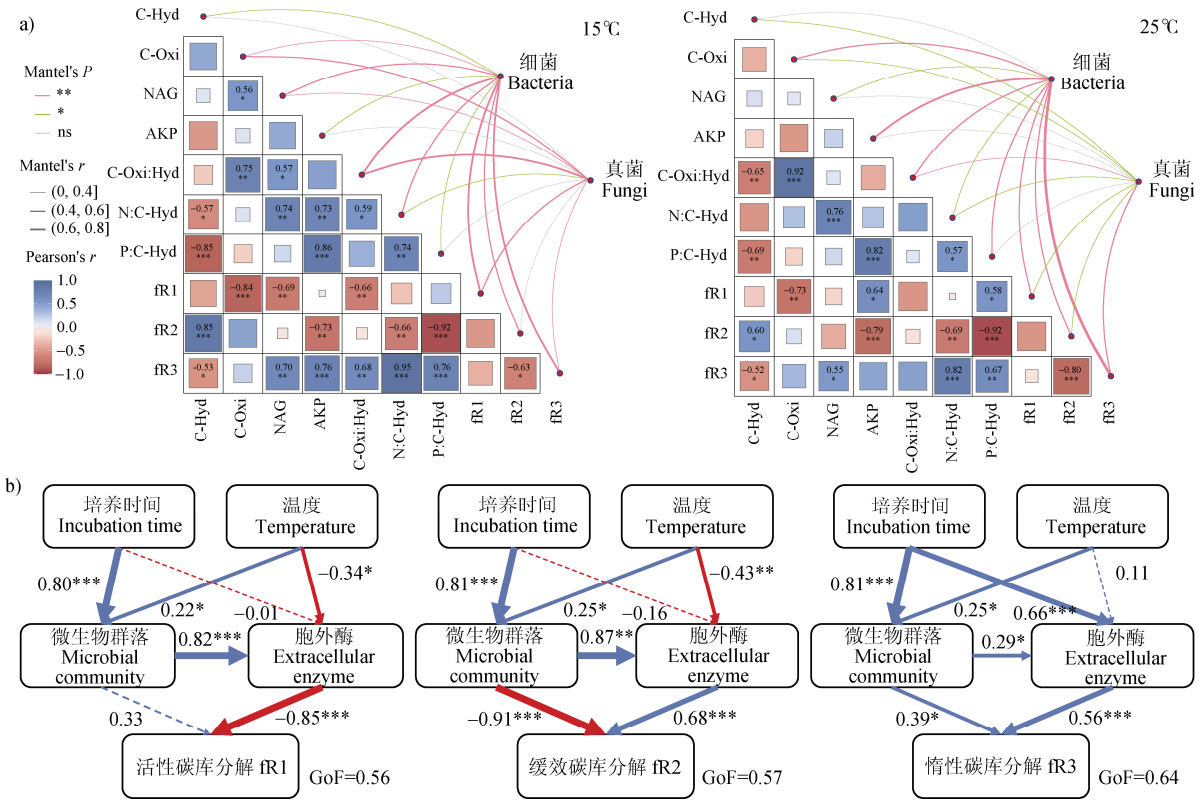
Table 3　Stepwise regression equations of MBC and extracellular enzyme activities on the decomposition of SOC three pools

温度 Temperature/℃	回归方程 Regression equation	R^2	P
15	$fR1 = -3.1\times10^{-2}C\text{–}Hyd - 1.5\times10^{-3}NAG + 1.0\times10^{-4}AKP + 9.4\times10^{-5}MBC + 0.43$	0.96	< 0.001
	$fR2 = 1.4\times10^{-4}C\text{–}Hyd + 2.1\times10^{-2}C\text{–}Oxi - 1.2\times10^{-3}NAG - 2.1\times10^{-4}AKP + 0.50$	0.96	< 0.001
	$fR3 = -1.8\times10^{-4}C\text{–}Hyd + 2.7\times10^{-3}NAG + 1.1\times10^{-4}AKP - 7.0\times10^{-5}MBC + 6.2\times10^{-2}$	0.92	< 0.001
25	$fR1 = -1.0\times10^{-4}C\text{–}Hyd - 2.3\times10^{-2}C\text{–}Oxi + 7.7\times10^{-5}AKP + 6.1\times10^{-5}MBC + 0.5$	0.94	< 0.001
	$fR2 = 2.8\times10^{-4}C\text{–}Hyd - 1.5\times10^{-3}NAG - 2.1\times10^{-4}AKP + 4.4$	0.91	< 0.001
	$fR3 = -2.0\times10^{-4}C\text{–}Hyd + 1.9\times10^{-2}C\text{–}Oxi + 1.4\times10^{-3}NAG + 1.1\times10^{-4}AKP - 9.2\times10^{-5}MBC + 9.2\times10^{-2}$	0.95	< 0.001

注：fR1：活性碳库分解占总呼吸的比例；fR2：缓效碳库分解占总呼吸的比例；fR3：惰性碳库分解占总呼吸的比例。下同。Note：fR1：Proportion of active carbon pool decomposition to total respiration. fR2：Proportion of slow carbon pool decomposition to total respiration. fR3：Proportion of passive carbon pool decomposition to total respiration. The same below.

解、C-Hyd、C-Oxi 和 NAG 显著相关。构建偏最小二乘路径模型进一步研究微生物群落组成与胞外酶对三库分解的直接和间接效应（图 4b）。模型对活性、缓效及惰性碳库分解的解释度分别为 42%、50%、84%，其模型拟合度（GoF）分别为 0.56、0.57、0.64。结果显示，培养温度及时间对微生物群落组成表现出显著的正调控。微生物群落组成对胞外酶、惰性碳库分解表现出显著正调控，对缓效碳库分解则呈负调控。胞外酶正调控缓效和惰性碳库分解，负调控活性碳库分解。总体而言，培养温度和时间

中国知网 https://www.cnki.net



注：a）各碳库分解速率与胞外酶的相关性分析及微生物群落 Mantel 分析。线条颜色代表 Mantel 检验的显著性；线条宽度表征 Mantel 检验 r 值的绝对值；颜色梯度代表 Spearman 相关系数，*表示相关性显著（$P < 0.05$）；颜色梯度代表 Pearson 相关系数；*，$P < 0.05$; **，$P < 0.01$; ***，$P < 0.001$。b）PLS-PM 模拟不同因子对 SOC 三碳库分解速率的影响。其中，微生物群落由细菌和真菌群落主坐标分析第一轴表征；GoF 为模型拟合优度；蓝色和红色箭头分别表示正向和负向关系，箭头的粗细和数字代表标准化系数的大小；* $P < 0.05$，** $P < 0.01$，*** $P < 0.001$。Note：a）Correlation analysis of decomposition rates of carbon pools with extracellular enzymes and Mantel analysis with microbial communities. Line color represents the significance of the Mantel test, while line width represents the absolute value of the Mantel test r. The color gradient represents the Spearman correlation coefficient, and * indicats a significant correlation($P < 0.05$); The color gradient represents the Pearson correlation coefficient. *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$. b）PLS-PM simulates the impact of various factors on the decomposition rates of SOC three carbon pools. Microbial communities are represented by the first principal coordinate axes of bacterial community and fungal community. GoF: the goodness of fit of the model. Blue and red arrows indicate positive and negative relationships, with line thickness and numbers representing the magnitude of standardized coefficients. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

图 4 胞外酶与微生物群落对各碳库分解速率的影响

Fig. 4 Effects of extracellular enzymes and microbial communities on carbon pool decomposition rates

通过调控微生物群落组成和相应胞外酶活性进而影响碳库分解，但具体作用机制在三库间存在一定的差异。

3 讨 论

3.1 温度升高影响草地土壤碳库分解、微生物生物量、胞外酶及其计量学动态

本研究发现，土壤培养过程中，活性碳库的分解速率下降趋势较缓效和惰性碳库更为迅速，且后者在总呼吸中的占比逐渐增加，这与多数基于三库模型模拟的研究结果一致[13, 16]。但相较传统短期实验（如 30～180 d），本研究的长期培养结合贝叶斯反演方法优化了模型参数，更稳健地模拟了惰性碳库的长期分解动态，弥补了以往研究中因实验时间不足导致的高估活性碳库贡献的偏差[12]。同时，与 15 ℃培养相比，25 ℃培养显著增强了土壤呼吸速率，但促进效应随着培养时间延长逐渐减弱。三库分解速率在温度和时间上的变化趋势与土壤总呼吸类似，这一现象支持热适应性假设，并与大多野外和室内研究结果一致[6, 21]。长期增温未进一步促进

中国知网 https://www.cnki.net

土壤呼吸的原因可能有两方面：一方面，长期增温可能直接影响土壤微生物群落，降低其生理活性或改变其基因型；另一方面，增温通过改变土壤有机质、水分和营养元素的供应，间接抑制了土壤微生物群落呼吸[22]。然而，也有研究发现，9 年的 4 ℃增温并未导致土壤微生物呼吸表现出热适应性[10]，可能与该地区土壤中有机质含量较高有关，这使得微生物在较高温度下的能量需求能够得到满足。

胞外酶活性和微生物生物量可以解释不同碳组分分解的变化。研究发现，C-Oxi∶Hyd 随培养时间逐渐升高，表明微生物对惰性碳组分的分解能力逐渐增强。25 ℃处理下，C-Oxi∶Hyd 在整个培养过程中均高于 15 ℃。这可能是由于较高温度下，土壤微生物较快消耗了环境中的活性碳组分，从而增强了对木质素等惰性碳组分的利用[14]。逐步回归分析表明，在 25 ℃条件下，C-Oxi 活性与惰性碳库分解显著正相关，而在 15 ℃，C-Oxi 活性未被纳入解释惰性碳库分解变化的逐步回归模型（表 3），这进一步表明较高温增强了氧化酶对惰性碳组分的利用[9]。此外，有研究表明，木质素类等顽固底物的降解比纤维素类活性底物降解的碳释放量更大[23]，这是由于纤维素的碳利用效率远高于木质素，因此木质素的降解需要更多的能量投入。本研究也发现，在较高温度下，土壤始终保持更高的呼吸速率。在长期培养过程中，土壤总呼吸，尤其是活性碳库分解速率逐渐降低，主要与 MBC 的降低有关（表 3），这和 Wang 等[13]的研究结果一致。此外，本研究还发现，NAG 和 AKP 与惰性碳库分解显著正相关（表 3）。这可能是由于微生物增加了对胞外酶（尤其是氧化酶）的投入，从而增强了对氮的需求[24]。同时，培养中土壤基质里与氮和磷相关的有机结构比例可能逐渐增加，土壤微生物为获取必要的养分和能量，增加了对氮和磷相关结构分解酶的生产和释放[25]。这种增温导致的微生物对惰性碳组分的增强利用，可能改变草地土壤的养分供应模式，影响草地生态系统的植物-土壤相互作用[21]，从而使草地生态系统适应未来的环境变化。这一发现展示了增温对土壤微生物代谢功能的复杂影响，为理解增温背景下养分循环与碳循环的相互作用提供了新的理论支持。

3.2　草地土壤碳库分解响应温度变化的微生物学机制

微生物多样性对两种温度培养表现出不同的适应性。与 15 ℃相比，25 ℃培养下土壤细菌多样性下降速度更快。25 ℃条件下，细菌群落在 21～553 d 的变化幅度明显大于 15 ℃培养（图 3），表明较高温度加速了微生物群落的演替。这可能是由于高温促进了微生物的代谢和生长，导致资源快速消耗，竞争力较弱的细菌被更具优势的种群所取代，从而加速了多样性下降[26]。此外，高温对细菌群落施加了更强的选择压力，淘汰了不适应高温的细菌种群，仅留下适应性强的耐热菌[27]，进一步降低了多样性。相较于细菌，真菌对培养条件的反应则呈现相反趋势，这可能是由于真菌更能适应低营养和高压力的环境，尤其是在碳源缺乏时。研究表明，真菌在底物有限时仍能保持活跃，尤其是通过分解木质素等复杂的有机物，而这些物质通常难以被细菌利用[28]。此外，真菌的复杂生活史和多样的生存策略（如孢子形成和休眠）使其能在资源匮乏时存活并保持多样性[29]。

微生物群落组成在驱动土壤过程及其功能中发挥着关键作用。本研究发现，微生物群落组成与胞外酶活性及其计量学密切相关（图 4）。Yang 等[30]也发现，在植被演替过程中，土壤优势菌门与胞外酶活性及其计量学显著相关。不同生态策略的微生物在不同功能酶的生产上贡献不同。例如，真菌（尤其是白腐菌）利用过氧化物酶等酶分解复杂且耐降解的木质素[31]。这种微生物群体的分工有助于土壤生态系统中养分的有效循环。但也有研究发现，微生物群落组成与胞外酶活性之间未必存在明确关联[32]。这可能与微生物功能冗余性有关，即不同微生物具有相似的代谢功能和酶生产能力。Ochoa-Hueso 等[33]发现，干旱环境下尽管真菌和细菌的丰富度降低，但酶活性保持稳定，这种功能冗余性增强了土壤系统在环境变化下的稳定性。尽管本研究发现胞外酶活性与微生物群落组成显著相关，但仍无法评估功能冗余性在其中的贡献。未来研究应结合微生物互作、功能基因组学和代谢途径分析，进一步揭示不同微生物群体在不同碳组分分解过程中的具体作用。

微生物通过群落组成的变化调控胞外酶的分泌，从而实现对 SOC 的分解。本研究发现，变形菌门在高温下的相对丰度较低，且随培养时间下降更快，而放线菌门在高温下的相对丰度较高，且随时间快速增加。这表明微生物群落生态策略的转变可能是温度和培养时间影响三库动态的关键。根据微

中国知网　https://www.cnki.net

生物的碳矿化潜力和生长速率，微生物可分为富营养型（r-策略者）和寡营养型（K-策略者）[34]。富营养型微生物偏好富含易分解碳的环境，而寡营养型微生物则能更有效地利用惰性碳。变形菌门等富营养型微生物在培养初期通过调控水解酶（如 β-葡萄糖苷酶、木糖苷酶）分泌，快速矿化活性碳库，这与其对易降解底物的偏好一致。然而，随着培养时间延长和活性碳库的耗竭，放线菌门等寡营养型微生物逐渐占据群落主导地位，其通过分泌更多氧化酶（如多酚氧化酶、过氧化物酶），增强了对缓效和惰性碳库中木质素和芳香化合物等复杂底物的分解[21]。温度升高加速了微生物代谢，从而提高呼吸速率和碳排放。高温条件下，富营养型微生物的代谢速率加快[6]，快速分解易利用的活性碳库，显著提高了呼吸速率和累积碳排放。此外，较高温度条件下，寡营养型微生物的相对丰度增加，这与胞外酶计量比（C-Oxi∶Hyd、N∶C-Hyd 和 P∶C-Hyd）的显著升高一致，反映了微生物群落对温度变化的适应性调整。在真菌中，担子菌门（寡营养型）和子囊菌门（富营养型）[35]对温度和培养的响应与细菌中相应的生态策略微生物变化类似。温度升高通过改变微生物群落结构，加速碳库中稳定组分的矿化，这种机制可能会削弱土壤碳储存能力，增加大气 CO_2 浓度，进而加剧气候变化的正反馈效应[9]。本研究揭示了微生物群落生态策略转换驱动碳代谢路径重构的机制，为土壤碳-气候反馈模型参数化提供了生物学依据。未来的研究应结合长期观测，关注气候变暖下不同生态系统，尤其是脆弱生态系统及生态管理措施（如植被恢复、土地利用变化）对土壤碳库稳定性的影响机制。

4 结 论

培养温度升高显著提高了草地土壤呼吸速率、累积碳排放和碳库组分分解速率，但这种增强效应随着培养时间的延长而逐渐减弱。在 25 ℃培养下，MBC 与细菌丰富度下降的速度快于 15 ℃培养，且微生物群落组成变化更加剧烈。富营养型微生物（如变形菌门和子囊菌门）的相对丰度随培养时间的推移而下降，但寡营养型微生物（如放线菌门和子囊菌门）的相对丰度则随培养时间增加，并且在 25 ℃条件下变化更为显著。同时，C-Oxi：Hyd、N：C-Hyd、P：C-Hyd 随培养时间逐渐升高，且 25 ℃培养整体高于 15 ℃培养。在 15 ℃培养下，MBC 和 C-Oxi 分别是活性和缓效碳库分解的正向调控关键因子；而在 25 ℃条件下，MBC 是活性碳库分解的关键因子，C-Oxi、NAG 和 AKP 则是惰性碳库分解的正向调控关键因子。相关性分析及偏最小二乘路径模型显示微生物群落组成对胞外酶活性及其计量学的调控是土壤碳库分解动态响应温度变化的关键因素。

参考文献（References）

[1] Xiang D F, Wang G S, Tian J, et al. Global patterns and edaphic-climatic controls of soil carbon decomposition kinetics predicted from incubation experiments[J]. Nature Communications, 2023, 14(1): 2171.

[2] Scurlock J M O, Johnson K, Olson R J. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements[J]. Global Change Biology, 2002, 8(8): 736—753.

[3] Melillo J M, Frey S D, DeAngelis K M, et al. Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world[J]. Science, 2017, 358(6359): 101—105.

[4] Chen S T, Hu Z H, Zhang Y, et al. Review of the factors influencing the temporal and spatial variability of soil respiration in terrestrial ecosystem[J]. Environmental Science, 2011, 32(8): 2184—2192. [陈书涛, 胡正华, 张勇, 等. 陆地生态系统土壤呼吸时空变异的影响因素研究进展[J]. 环境科学, 2011, 32(8): 2184—2192.]

[5] Fang C M, Smith P, Moncrieff J B, et al. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature[J]. Nature, 2005, 433(7021): 57—59.

[6] Li J Q, Pei J M, Fang C M, et al. Thermal adaptation of microbial respiration persists throughout long-term soil carbon decomposition[J]. Ecology Letters, 2023, 26(10): 1803—1814.

[7] Qiu Y P, Zhang K C, Zhao Y F, et al. Climate warming suppresses abundant soil fungal taxa and reduces soil carbon efflux in a semi-arid grassland[J]. mLife, 2023, 2(4): 389—400.

[8] Schindlbacher A, Rodler A, Kuffner M, et al. Experimental warming effects on the microbial community of a temperate mountain forest soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2011, 43(7): 1417—1425.

[9] Chen J, Elsgaard L, van Groenigen K J, et al. Soil carbon loss with warming: New evidence from carbon-degrading enzymes[J]. Global Change Biology, 2020, 26(4): 1944—1952.

[10] Schindlbacher A, Schnecker J, Takriti M, et al. Microbial physiology and soil CO_2 efflux after 9 years of soil warming in a temperate forest - no indications for thermal

中国知网 https://www.cnki.net

adaptations[J]. Global Change Biology，2015，21（11）：4265—4277.

[11] Hu H Q，Lu X，Sun L. Research review on soil active organic carbon fractionation and analytical methods[J]. Forest Engineering，2012，28（5）：18—22. [胡海清，陆昕，孙龙. 土壤活性有机碳分组及测定方法[J]. 森林工程，2012，28（5）：18—22.]

[12] Schädel C，Schuur E A G，Bracho R，et al. Circumpolar assessment of permafrost C quality and its vulnerability over time using long-term incubation data[J]. Global Change Biology，2014，20（2）：641—652.

[13] Wang J Y，Ren C J，Feng X X，et al. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition due to shifts in soil extracellular enzymes after afforestation[J]. Geoderma，2020，374：114426.

[14] Wang F H，Zhou L Y，Hu H，et al. Changes of soil aggregate carbon pool and temperature sensitivity in different vegetation zones of Taibai Mountain in Qinling Mountains[J]. Acta Ecologica Sinica，2022，42（8）：3300—3314. [王福慧，周林燕，胡汗，等. 秦岭太白山不同植被带土壤团聚体碳库变化及温度敏感性[J]. 生态学报，2022，42（8）：3300—3314.]

[15] Guo L，Cheng J M，Luedeling E，et al. Critical climate periods for grassland productivity on China's Loess Plateau[J]. Agricultural and Forest Meteorology，2017，233：101—109.

[16] Liang J Y，Li D J，Shi Z，et al. Methods for estimating temperature sensitivity of soil organic matter based on incubation data：A comparative evaluation[J]. Soil Biology & Biochemistry，2015，80：127—135.

[17] Xu T，White L，Hui D F，et al. Probabilistic inversion of a terrestrial ecosystem model：Analysis of uncertainty in parameter estimation and model prediction[J]. Global Biogeochemical Cycles，2006，20（2）：2005GB002468.

[18] Gelman A，Rubin D B. Inference from iterative simulation using multiple sequences[J]. Statistical Science，1992，7（4）：457–472.

[19] Vance E D，Brookes P C，Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C[J]. Soil Biology & Biochemistry，1987，19（6）：703—707.

[20] Liu Y X，Chen L，Ma T F，et al. EasyAmplicon：An easy-to-use，open-source，reproducible，and community-based pipeline for amplicon data analysis in microbiome research[J]. iMeta，2023，2（1）：e83.

[21] Fierer N，Bradford M A，Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria[J]. Ecology，2007，88（6）：1354—1364.

[22] Shen R C，Xu M，Fang C M，et al. Thermal adaptation of soil microbial respiration under global warming：Evidence，mechanisms and controversies[J]. Acta Ecologica Sinica，2018，38（1）：11—19. [沈瑞昌，徐明，方长明，等. 全球变暖背景下土壤微生物呼吸的热适应性：证据、机理和争议[J]. 生态学报，2018，38（1）：11—19.]

[23] Lehmann J，Kleber M. The contentious nature of soil organic matter[J]. Nature，2015，528（7580）：60—68.

[24] Allison S D，Vitousek P M. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs[J]. Soil Biology & Biochemistry，2005，37（5）：937—944.

[25] Mori T. Does ecoenzymatic stoichiometry really determine microbial nutrient limitations?[J]. Soil Biology & Biochemistry，2020，146：107816.

[26] Lin Y T，Jia Z J，Wang D M，et al. Effects of temperature on the composition and diversity of bacterial communities in bamboo soils at different elevations[J]. Biogeosciences，2017，14（21）：4879—4889.

[27] Weiser M D，Ning D L，Buzzard V，et al. Thermal disruption of soil bacterial assemblages decreases diversity and assemblage similarity[J]. Ecosphere，2019，10（2）：e02598.

[28] Poll C，Brune T，Begerow D，et al. Small-scale diversity and succession of fungi in the detritusphere of rye residues[J]. Microbial Ecology，2010，59（1）：130—140.

[29] Bridge P，Spooner B. Soil fungi：Diversity and detection[J]. Plant and Soil，2001，232：147–154.

[30] Yang Y，Li T，Wang Y Q，et al. Linkage between soil ectoenzyme stoichiometry ratios and microbial diversity following the conversion of cropland into grassland[J]. Agriculture，Ecosystems & Environment，2021，314：107418.

[31] Zhang X X. Study on biotransformation of phenolic and non-phenolic compounds by lignin-degrading enzyme from a white rot fungus SQ01[D]. Taiyuan：Shanxi University，2016. [张新宪. 白腐菌 SQ01 木质素降解酶对酚类和非酚类物质的转化研究[D]. 太原：山西大学，2016.]

[32] Liu Y Y，Dong L Z，Zhang H J，et al. Distinct roles of bacteria and fungi in mediating soil extracellular enzymes under long-term nitrogen deposition in temperate plantations[J]. Forest Ecology and Management，2023，529：120658.

[33] Ochoa-Hueso R，Collins S L，Delgado-Baquerizo M，et al. Drought consistently alters the composition of soil fungal and bacterial communities in grasslands from two continents[J]. Global Change Biology，2018，24（7）：2818—2827.

[34] Yang Y，Dou Y X，Wang B R，et al. Deciphering factors driving soil microbial life-history strategies in restored grasslands[J]. iMeta，2022，2（1）：e66.

[35] Bastian F，Bouziri L，Nicolardot B，et al. Impact of wheat straw decomposition on successional patterns of soil microbial community structure[J]. Soil Biology & Biochemistry，2009，41（2）：262—275.

（责任编辑：卢　萍）

中国知网 https://www.cnki.net