

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.03.001

引用格式:何梦月,钟杨权威,赵发珠,等.土壤微生物性状对增温的响应及其在碳循环模型中的应用研究进展[J].草地学报,2026,34(3):745–760

HE Meng-yue, ZHONG Yang-quan-wei, ZHAO Fa-zhu, et al. Research Progress in the Response of Soil Microbial Traits to Warming and their Integration into Carbon Cycle Models[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(3):745–760

土壤微生物性状对增温的响应及其在碳循环模型中的应用研究进展

何梦月^{1,2}, 钟杨权威³, 赵发珠⁴, 刘济¹, 杨阳¹, 刘雷¹, 周嘉聪¹, 张怡恒¹,
孙思怡¹, 陈欣¹, 韩永明¹, 陈骥^{1*}

(1. 中国科学院地球环境研究所黄土科学全国重点实验室, 陕西 西安 710061; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 西北工业大学生态环境学院, 陕西 西安 710129; 4. 西北大学城市与环境学院, 陕西 西安 710127)

摘要:土壤微生物是生物地球化学元素循环过程的主要驱动者,对维持陆地生态系统结构和稳定性具有重要作用。尽管已有研究在微生物响应增温的规律与机制方面取得重要进展,但针对微生物响应机制的系统性整合及其性状参数在生态系统模型的科学应用仍显不足。因此,本文聚焦微生物群落结构、生物量、胞外酶活性、呼吸作用及碳利用效率5个核心性状,系统阐述了增温下微生物核心性状的动态变化及响应机制,明确了相关环境变量对其的调控作用。同时,本文概述了目前微生物性状整合入碳循环模型的研究进展,以提升气候变暖下生态系统功能变化的评估精度。基于现有研究进展,本文进一步建议未来研究应着重开展长期定位监测和多生态系统、大尺度的综合研究,以准确预测增温对微生物群落的影响,进而增强微生物驱动生态系统功能的模型预测能力。这将有助于深入解析土壤微生物对气候变暖的响应机制,为生态系统可持续发展提供理论支撑。

关键词:增温;土壤微生物;生态系统碳循环模型;微生物性状;驱动因素

中图分类号:S154.3

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)03-0745-16

Research Progress in the Response of Soil Microbial Traits to Warming and Their Integration into Carbon Cycle Models

HE Meng-yue^{1,2}, ZHONG Yang-quan-wei³, ZHAO Fa-zhu⁴, LIU Ji¹, YANG Yang¹, LIU Lei¹,
ZHOU Jia-cong¹, ZHANG Yi-xuan¹, SUN Si-yi¹, CHEN Xin¹, HAN Yong-ming¹, CHEN Ji^{1*}

(1. State Key Laboratory of Loess Science, Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Sciences, Xi'an, Shaanxi Province 710061, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. School of Ecology and Environment, Northwestern Polytechnical University, Xi'an, Shaanxi Province 710129, China; 4. College of Urban and Environmental Sciences, Northwest University, Xi'an, Shaanxi Province 710127, China)

Abstract: Soil microorganisms serve as key drivers of biogeochemical cycling processes and are essential for maintaining the structure and stability of terrestrial ecosystems. Although existing studies have made progress in understanding the patterns and mechanisms of microbial responses to warming, there remains insufficient integration of microbial response mechanisms and the scientific application of their trait parameters in ecosystem models. Therefore, this paper focused on five core microbial traits: microbial community structure, biomass, extracellular enzyme activity, respiration, and carbon use efficiency. We systematically expounded the response mechanisms of these core traits driven by warming, clarifying the regulatory effects of relevant environmental variables on them. Meanwhile, this paper outlined current research progress in integrating microbial traits into

收稿日期:2025-08-21;修回日期:2025-10-27

基金项目:国家自然科学基金项目(32471685,42361144886);陕西省杰出青年科学基金项目(2024JC-JCQN-32)资助

作者简介:何梦月(2002-),女,汉族,河南周口人,硕士研究生,主要从事陆地生态系统碳循环研究,E-mail: hemengyue2024@163.com;

*通信作者 Author of correspondence, E-mail: chenji@ieecas.cn

the carbon cycle models, aiming to enhance the accuracy of assessing changes in ecosystem functioning under climate warming. Based on current research progress, we advocated that future studies should focus on long-term field monitoring and multi-ecosystem, large-scale comprehensive investigation. This would enable accurate prediction of the effects of warming on microbial communities, thereby enhancing model prediction capabilities for microbial-driven ecosystem functions. This will advance mechanistic understanding of soil microbial responses to climate warming and provide theoretical support for sustainable ecosystem management.

Key words: Warming; Soil microbial community; Ecosystem carbon cycle model; Microbial traits; Driving factors

自工业革命以来,全球地表平均气温上升 1.1°C 。据估计,到本世纪末地表气温将上升 1.5°C 或 2.0°C ^[1]。气候变暖日益加剧,势必会影响陆地生态系统的结构与功能。土壤微生物作为陆地生态系统的核心组成部分,通过调控有机质分解、养分矿化及残体形成等关键生物地球化学过程,驱动着物质循环与能量流动^[2]。温度作为核心环境因子,不仅影响微生物代谢活性,还显著调控细胞膜流动性和酶促反应速率等生理过程^[3]。研究表明,增温会显著降低微生物生长速率,导致其生物量下降^[4]。此外,增温也会引起土壤微生物群落结构的变化,如网络复杂性,影响微生物种间相互作用^[5]。而土壤微生物对增温的响应可能通过碳-气候反馈效应放大或削弱温室效应,从而对气候变暖产生实质性的影响,然而关于土壤微生物对增温的响应机制尚未明确^[6-7]。

土壤微生物性状是揭示增温对微生物作用机制的关键切入点。微生物群落结构^[8]、生物量^[9]、胞外酶活性^[10]、呼吸速率^[11]及碳利用效率^[7]等核心性状共同调控微生物在生态系统中的功能表现,并系统表征其对气候变化的响应特征。一方面,上述微生物性状直接参与生态系统功能过程,为表征其动态变化提供了关键量化依据。例如土壤微生物通过合成代谢构建生物量及胞外产物,同时通过分解有机质释放 CO_2 ,驱动碳矿化过程,此机制是理解土壤有机碳动态的核心基础^[12]。另一方面,微生物性状间存在协同调控关系,构成了“结构-代谢”的整体响应网络。如土壤微生物群落组成会驱动微生物生长、呼吸及碳利用效率的连锁响应,间接调控土壤有机碳的周转路径^[12-13]。值得注意的是,现有研究多关注单一微生物性状的响应规律,对多性状协同机制的跨尺度整合仍显不足,难以揭示土壤微生物系统的整体响应规律。因此,亟需系统整合多维度微生物性状对增温的响应规律及其驱动因素,在理论突破的同时,为提升生态系统碳循环模型的预测能力提供科学依据。

此外,土壤微生物性状对增温的响应受到多维环境变量的协同调控。在时间维度上,增温时长与季节动态共同调节微生物的群落结构演变和代谢适应过程,如增温时长影响微生物呼吸速率的衰减规律^[11,14]。在空间维度上,生态系统类型与土壤深度梯度通过引发环境异质性(如资源分布格局、微生境条件等),导致微生物对增温的响应呈现空间分异特征^[15-16]。例如,Li等^[17]发现,增温会显著降低热带森林土壤中细菌丰富度与Shannon指数,但对温带森林同指标无显著影响,揭示了生境特异性调控规律。此外,非生物因子如土壤水分和底物有效性,则通过直接限制微生物生理活性与代谢策略,调控其对增温的响应方向与强度^[18-19]。例如,较低的土壤水分会抑制底物扩散,增加微生物代谢成本并限制快速生长的类群,从而降低其碳利用效率^[20]。当前研究显示,增温对土壤微生物性状的影响因环境变量组合差异而呈现正向促进、负向抑制或无显著变化等复杂模式,缺乏系统性解释框架^[21]。因此,构建多环境因子交互作用下的微生物响应机制解析框架,是预测生态系统功能响应气候变暖的关键环节。

传统环境变量的生态系统模型在预测碳动态时仍存在较大的不确定性,其关键瓶颈在于未能有效整合驱动碳周转的微生物过程^[22]。尽管已有大量研究揭示了微生物核心性状对增温的响应规律,但其在碳循环模型中的整合路径仍处于分散状态,导致微生物理论与模型应用之间的衔接不足^[23]。因此,系统梳理微生物性状在碳循环模型中的整合路径,已成为提升生态系统碳动态预测精度的迫切需求。本文基于现有研究,(1)全面综述了土壤微生物性状对增温响应的研究进展;(2)系统梳理了土壤微生物响应增温的关键驱动因子与生物过程;(3)探究了微生物性状在生态系统碳循环模型中的应用,构建实验观测-理论机制-模型模拟的完整预测框架,以提升气候变化情景下生态系统碳动态的预测精度。

1 增温对土壤微生物性状的影响

增温对土壤微生物的调控作用主要体现在5个关键维度:土壤微生物群落结构、生物量、胞外酶活性、呼吸及碳利用效率。这五个性状共同构成维持生态系统功能的内在通路,形成结构-代谢协同网络。具体而言,微生物群落结构和生物量作为系统基础,决定物种组成、多样性水平及资源规模^[19,24]。其中微生物群落结构通过多样性直接调控生态系统多功能性,并借助网络复杂性增强功能稳定性^[25]。微生物作为物质循环枢纽,其变化常伴随胞外酶活性改变,进而调控有机质分解速率与微生物呼吸强度^[26]。胞外酶活性与微生物呼吸作为生态系统功能输出的核心环节,共同决定微生物的资源获取能力与土壤碳排放通量^[27]。最终,微生物碳利用效率作为微生物碳代谢能力的关键指标,受群落结构、酶投资策略与呼吸过程的共同调控^[28-29]。增温对上述微生物指标的作用机制呈现双路径特征:直接效应通过温度敏感性改变微生物生理活性,间接效应则通过土壤水分动态、养分有效性及植被-微生物互作等生态过程实现^[30](图1)。

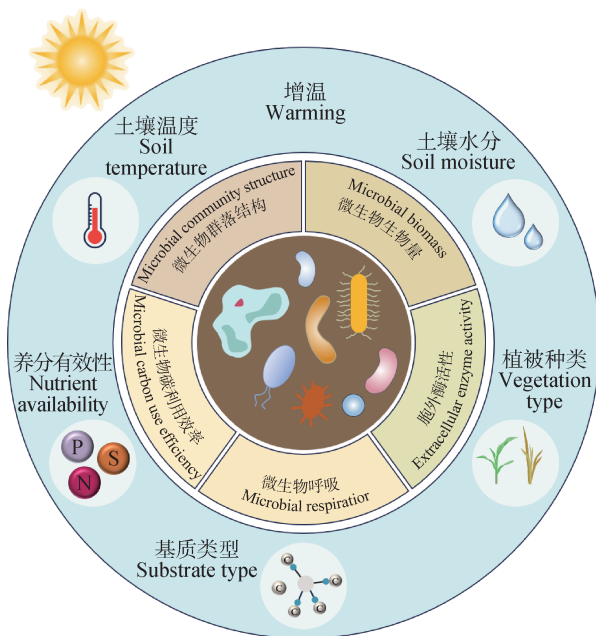


图1 增温下土壤微生物群落主要评价指标及其影响因素

Fig. 1 Main evaluation indicators and influencing factors of soil microbial community under warming

1.1 增温对土壤微生物群落结构的影响

土壤微生物群落结构作为地下生态系统功能的关键生物指标,对气候变暖表现出多维度的响应

特征^[8,16,31]。例如,增温会通过环境过滤作用驱动微生物类群的重构,显著提升耐热微生物的相对丰度^[32]。同时,增温也会改变微生物的生态位,通过调控种间竞争、共生关系等相互作用机制,从而引发群落组成重构和生物多样性演变。

增温驱动的土壤微生物群落结构改变呈现差异性响应特征,具体表现为土壤微生物群落多样性、群落组成、群落组装、网络复杂性及网络稳定性等参数的显著改变^[33-34]。细菌与真菌是土壤微生物中两个最基本的生物类群,具有高生物多样性、复杂的分类组成及对生物地球化学循环的普遍影响^[32,35]。研究表明,土壤细菌与真菌对增温的响应模式存在显著的类群特异性与指标依赖性。以Nottingham等^[32]在热带森林开展的2年原位增温实验为例, +3.0~8.0℃的土壤增温处理显著降低了细菌 α 多样性(Shannon和Inverse-Simpson指数),而真菌群落仅呈现物种丰富度下降,其多样性指数无显著变化。这种响应差异可能由于两类群落在生理适应策略上的本质区别^[33-34]:真菌通过其发达的菌丝网络系统实现资源的高效获取与转运,具有更强的环境抵抗力;而细菌因较高的代谢活性,在热胁迫条件下更易因能量快速耗竭而引发群落波动。此外,该研究与温带森林增温实验中土壤微生物多样性与温度呈正相关的结论相反^[36]。这一差异可能归因于(1)两类生态系统基础热力条件的差异:热带森林的平均气温接近微生物代谢最适温度,升温易突破物种的热耐受上限,引发微生物群落多样性的降低;(2)微生物群落结构特征的纬度分异:温带森林土壤微生物系统发育分化度较低,而热带森林土壤微生物群落高度特化、系统发育保守性强,对环境变化的敏感性较高。增温驱动的土壤微生物群落重构呈现显著的生态位分化特征,具体表现为嗜热菌与耐热菌属的相对丰度提升。在地热梯度自然实验室的长期观测中,*Syntrophothermus*和*Thermogymnomonas*等嗜热细菌及*Pisolithus* sp.等嗜热真菌的相对丰度会随温度梯度上升而显著增加^[37]。此类微生物的竞争优势源于其耐热适应体系:(1)分子层面上,通过表达热稳定酶(如具有超强结构刚性的高温DNA聚合酶)维持生化反应活性;(2)细胞膜层面上,通过膜脂修饰(增加膜脂中分支链脂肪酸和醚脂比例)调控膜流动性;(3)蛋白质稳态层面上,依赖热休克蛋白分子进行损伤修复来维持蛋白质稳态。

土壤微生物群落结构呈现显著的随机共现模式,但增温可能会驱动群落的组装过程由随机过程(生态漂变、扩散限制)转变为确定性过程(环境过滤、生物互作、功能选择)^[38]。增温通过调控土壤的资源可利用性、理化性质、微生物群落生态位及微生物-土壤的相互作用,对微生物群落施加定向环境选择压力,从而增强确定性过程在群落构建中的相对重要性。Wang等^[33]证实增温通过施加环境选择压力显著缩小了微生物群落的栖息地生态位宽度,具体表现为细菌和真菌群落组装过程中确定性过程的相对重要性增加,而随机过程作用减弱。这一现象主要源于:增温通过调控地上植被介导的养分有效性和土壤水分对土壤微生物产生了强烈的环境过滤作用,进而驱动土壤微生物群落组装的转换^[39]。

根据生态代谢理论,增温通过提升土壤微生物的代谢活性,显著增强了微生物间的生态互作强度(捕食、寄生、竞争和共生),进而促进了微生物网络复杂性的提升。例如增温会加剧微生物对有限资源的竞争,特别是细菌与真菌之间的种间竞争显著增强,最终导致微生物网络拓扑参数(如网络规模、网络连接性、平均连接度及平均聚类系数等)的复杂化^[5]。当前,土壤微生物网络的复杂性与网络稳定性间的关系仍存在争议。值得注意的是,Yuan等^[31]基于6年增温实验(+3.0℃)发现,土壤微生物网络复杂性随增温时长呈显著上升趋势,微生物合作行为是驱动这一复杂性的核心机制。与此同时,增温通过高连接度节点构建的功能冗余和模块化抗干扰能力的提升,同步提升了网络的鲁棒性、组成稳定性及节点持续性,形成稳定性效应。值得注意的是,网络稳定性与复杂性指标呈显著正相关,这种协同关系凸显了维持微生物互作网络的结构完整性,有助于缓解增温引起的生物多样性丧失对生态系统功能的不利影响。

增温对土壤微生物群落结构的作用机制受到增温时长^[40]、生态系统类型^[41]、土壤水分^[16]、植被种类^[41]等多种因素的调控。一般来说,土壤微生物群落结构的变化与增温时长呈线性关系^[40]。例如Guo等^[40]研究表明,随着增温时间延长,细菌与真菌在物种多样性及系统发育多样性方面与对照组的差异均呈线性扩大趋势,且确定性过程在群落组装中的相对作用持续增强。陆地生态系统的空间异质性导致微生物群落结构对增温的响应存在生态系统类型差异^[42]。Wang等^[16]进一步指出,该差异与

年均气温密切相关:在年均温0~10.0℃的地区,增温对真菌Shannon指数和 β 多样性的影响比在更低或更高温度的地区更显著。Zhao等^[41]基于全球尺度的Meta分析进一步揭示,湿地生态系统中土壤微生物对增温最为敏感,其次是草地,该差异可能与不同生态系统水分条件对微生物代谢活性的调控有关。研究表明,土壤含水量是调节土壤细菌与真菌群落对增温响应的重要因子^[34]。真菌因其菌丝快速周转能力及高度分化的生态位,其群落组成对土壤含水量的敏感性普遍高于细菌,这一机制揭示了水分条件在微生物群落结构响应增温的差异化驱动作用^[43]。此外,植物群落作为土壤-微生物互作的关键媒介,其种类可通过调控植物生长速率及凋落物数量与质量,影响碳和养分的输入,进而调节土壤微生物群落结构对增温的响应^[44]。例如,森林生态系统因其凋落物具有高木质素含量而驱动微生物群落以K策略(寡营养型)为主;相较之下,草地生态系统因其凋落物的低木质素特性,其微生物群落以r策略(富营养型)为主^[45]。

1.2 增温对土壤微生物生物量的影响

土壤微生物生物量(土壤中生活的全部微生物总量)不仅可以反映出土壤微生物群体大小,而且可以表征土壤肥力水平。其量化通常采用多种直接或间接指标,如微生物生物量碳、氮、磷,以及三磷酸腺苷(Adenosine triphosphate, ATP)和磷脂脂肪酸(Phospholipid fatty acids, PLFA)等。增温作为关键影响因子,可通过直接途径(改变土壤微生物代谢速率和群落热适应)或间接途径(如影响植物、土壤水分、养分有效性等)调控微生物生物量。

土壤微生物生物量碳和生物量氮对增温的响应呈现出积极^[9]、消极^[46]或无显著变化^[47]。这种差异性主要受增温时长与幅度^[48]、生态系统类型^[21]和氮有效性^[49]等因子的调控。短期增温条件下,土壤微生物生物量一般呈现出升高的趋势^[9],且这种趋势会在大幅度增温($\geq 2.0^{\circ}\text{C}$)、高降水水平($\geq 800\text{ mm}$)的环境中表现得更为显著^[47]。这种现象可能由于:(1)短期增温会有效提高植物净初级生产力,增加根系分泌物和凋落物输入,为微生物生长提供充足碳源^[50];(2)增温会增强土壤中纤维素酶和淀粉酶等分解酶活性,加速有机质矿化,提高碳源可用性及养分有效性,进而促进微生物群落的生长^[51];(3)增温会提升真菌和细菌生物量比值,其中真菌

具有较强的高温适应性及有机质分解能力,这种结构转变进一步促进了微生物生物量的积累^[47]。然而,长期增温一般会引发土壤碳耗竭与微生物活性增强的碳-代谢失衡,导致土壤微生物生物量显著降低^[52-53]。例如 Verbrugghe 等^[53]通过 10 年的增温控制实验(0~8.0℃的增温梯度)证实,长期增温显著导致土壤碳、氮库衰减 5% 及活性碳组分的有效性降低 6%,进而导致土壤微生物生物量显著衰减 7%。同时基于 12 年的土壤增温(+5.0℃)实验, Frey 等^[54]进一步证实土壤活性碳化合物的可利用性下降,导致可萃取脂质磷法测定的总微生物生物量降低 26%,表现为多种简单有机底物如碳水化合物、氨基酸和羧酸的微生物同化效率降低(降幅分别为 45%,41% 和 35%)。对于增温实验中土壤微生物生物量呈现无显著变化现象,其潜在机制包括:增温幅度低于生物量响应阈值、土壤水分亏缺制约微生物代谢活性以及长期增温诱导的微生物热适应效应^[47,55-56]。此外,增温对土壤微生物生物量的调控会因生态系统类型而异^[21]。例如 Tian 等^[57]在温带山地森林的 14 年增温实验中发现,增温显著降低了土壤微生物生物量碳和氮,而 Wang 等^[58]在高寒草甸的 10 年增温研究中未发现土壤微生物生物量碳和氮的显著变化。这种空间差异可能与植被种类相关:不同植被种类通过调节土壤理

化性质、根系分泌物组成和凋落物产量,间接影响微生物群落组成与资源供应^[59-60]。值得注意的是,土壤氮有效性一般会影响植物生产力,改变植物-微生物的相互作用和微生物群落组成,进而调控土壤微生物生物量对增温的响应^[61]。一项基于全球的 Meta 分析进一步证实土壤氮有效性是土壤微生物生物量对增温响应的关键驱动因子,且微生物总生物量、细菌及真菌生物量与氮有效性呈显著正相关^[47]。综上,微生物生物量对增温的响应受生态系统类型、增温模式及养分状况等多因子协同调控。未来研究必须系统整合这些交互效应,并将其核心机理参数化,才能精准预测全球变暖背景下陆地生态系统的碳循环反馈。

1.3 增温对土壤胞外酶活性的影响

土壤胞外酶是由微生物分泌的具有生物催化能力的高分子活性物质^[62],其活性常作为表征土壤有机质分解速率的关键指标,并直接反映微生物驱动的碳、氮和磷循环强度^[63-64]。温度是影响土壤胞外酶活性的重要因子,一方面可以直接促进胞外酶与基质的结合效率,改变酶促反应动力学特征;另一方面通过间接驱动土壤有机质的矿化和微生物群落结构的调整,形成对胞外酶活性的级联调控^[65-66](图 2)。相关研究表明增温会促进土壤胞外

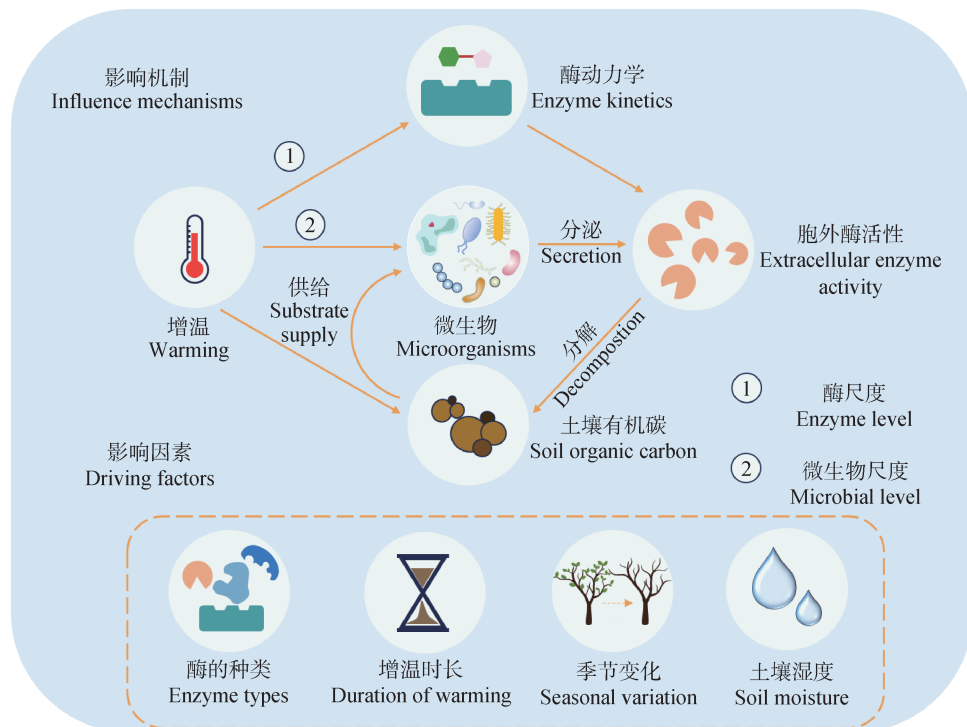


图 2 增温对土壤胞外酶活性的影响机制与主要因素示意图

Fig. 2 Schematic diagram of the effect mechanism and main factors of warming on soil extracellular enzyme activity

酶的活性,如Liu等^[10]发现长达14年的土壤增温实验(+4.0℃)会显著提升N-乙酰氨基葡萄糖苷酶和亮氨酸氨基肽酶等胞外酶活性。然而Li等^[67]基于21年的增温(1~2℃)研究未观察到土壤水解酶活性的显著变化。这些不一致的结果表明,土壤胞外酶活性对增温的响应可能受到多种生物与非生物因子的调控^[68]。

不同种类的土壤胞外酶对增温的响应会有所差异。一般氧化酶(如木质素过氧化物酶)活性对增温的响应强度高于水解酶(如纤维素酶、蛋白酶)^[69]。Chen等^[70]证实,增温会显著提高土壤木质素酶活性22%,但对纤维素酶活性无显著影响。上述两类酶的响应差异主要源于(1)底物可用性的驱动^[71]:增温导致易分解碳库的耗竭,限制了水解酶对增温的响应;同时顽固碳库的积累则促使微生物通过提升氧化酶的活性实现资源获取策略的转型;(2)土壤养分化学计量失衡和微生物群落组成变化的调控^[69-70]:例如土壤碳氮比升高导致氮限制时,真菌(作为木质素酶的主要生产者)驱动的木质素酶活性增强,进而裂解芳香族共价键,选择性释放被木质素包裹的有机氮库^[70,72]。

土壤胞外酶活性对增温的响应涉及增温时长、土壤水分、季节变化和土壤深度等多重非生物因子的调控。增温对土壤胞外酶活性的影响呈现显著的时间梯度效应,如全球尺度的Meta分析揭示氧化酶活性与增温持续时间呈正相关^[70]。主要原因是长期增温通过降低易分解碳可利用性驱动氧化酶分解顽固碳^[70],同时改变植物组成和多样性增加凋落物木质素含量,诱导氧化酶的分泌^[73]。水分调控方面,土壤水分通过影响底物与酶的扩散速率调控胞外酶活性对增温的响应^[71,74]。通常干旱地区因基质与胞外酶的扩散受限,胞外酶活性对增温的响应强度弱于湿润地区^[68]。Li等^[18]进一步揭示,增温在自然降水条件下显著抑制 β -葡萄糖苷酶和N-乙酰氨基葡萄糖苷酶等水解酶活性,而在增加降水条件下此类酶活性显著增加。季节变化则通过调控土壤水分、植物碳输入和微生物群落等因子,驱动胞外酶活性呈现周期性波动^[64,75]。具体表现为冬季水分充足,增温显著提升水解酶活性;而夏季水分匮乏,增温对水解酶活性无显著影响^[76]。此外,秋季凋落物含量的激增为微生物提供丰富基质,促使其代谢活性增强,进而驱动酸性磷酸酶与脲酶等水解酶活性同步上升^[77]。在垂直空间上,土壤酶活性对

增温的响应沿剖面呈现显著异质性。此异质性由土壤含水量、可萃取有机碳、根系生物量及微生物生物量等关键资源的剖面衰减所驱动,并最终通过资源梯度效应削弱了深层土壤胞外酶活性对增温的响应敏感性^[64]。综上所述,土壤胞外酶活性对增温响应的不确定性来源于多种因素,理解这些影响因素有助于更好地预测胞外酶活性对变暖的响应及改进土壤酶模型。

1.4 增温对土壤微生物呼吸的影响

土壤微生物呼吸是指土壤微生物在代谢有机物的过程中获取能量,同时向大气释放CO₂的过程,可以有效地表征土壤有机碳库的矿化速率^[78]。一般认为增温会加速微生物的代谢速率与土壤有机质的分解,进而提升微生物呼吸强度^[79]。Chen等^[80]基于全剖面土壤增温实验发现,持续4年的增温实验显著促进土壤微生物呼吸,驱动土壤有机碳源CO₂排放通量显著提升37%,且未观测到显著的时间衰减效应。然而其他研究发现,土壤微生物呼吸对增温的响应会由于底物耗竭和微生物热适应性而逐渐减弱^[11]。因此,土壤微生物呼吸对增温的响应存在不一致性,有待探究其具体响应机制与驱动因素。

土壤微生物呼吸对增温的响应受多种因素的调控,包括增温时长^[81]、微生物属性^[82]、底物可用性^[83]、土壤水分^[84]和季节性变化^[14]等(图3)。其中增温时长呈现显著的时效性特征——短期增温实验结果表明土壤微生物呼吸随温度的升高呈指数级增长^[85],而中长期增温则普遍观测到响应强度出现减弱或抑制现象^[11,86]。这种土壤微生物呼吸速率随增温时间延长而下降的现象称为土壤微生物呼吸的热补偿响应,在一定程度上削弱陆地生态系统碳循环与气候变暖之间的正反馈^[87]。微生物呼吸的热补偿响应受到微生物属性和底物可用性的双重调控维度^[87-88]。在微生物属性方面,微生物热适应性机制发挥关键调控作用,具体表现在2个层面:(1)长期增温会降低酶催化速率、减少酶构象灵活性与细胞膜通透性,从而抑制单个微生物的代谢活性^[89];(2)长期增温驱动微生物群落逐渐向K策略为主导的结构转变^[90-91],该类微生物群落通常较r策略群落表现出更强的微生物呼吸热适应能力^[82]。底物可用性则通过资源限制效应直接调控微生物呼吸对增温的响应强度。长期增温会引起底物可

利用性下降,直接限制微生物生理活性,并削弱土壤微生物呼吸对增温的响应^[19]。例如,He等^[92]通过灭菌-接种试验发现,增温灭菌土壤接种原住微生物后其微生物呼吸(Soil heterotrophic respiration, Rh)显著低于对照处理;而增温加氮处理因植物碳输入的增加,其Rh显著高于增温处理,证实了底物可用性对Rh的关键调控作用。同时Guo等^[93]基于结构方程模型(Structural equation modeling, SEM)解析表明,溶解性有机碳、溶解性有机氮和铵态氮等土壤有效基质对微生物呼吸温度敏感性的调控作用要强于微生物群落组成,证实了底物可用性是调控土壤微生物呼吸热补偿响应的主导因素。除前述调控因子外,实验性增温通常伴随土壤含水量

的下降,这一环境因子的改变对微生物呼吸的热补偿响应具有显著影响。例如,Li等^[94]发现低土壤含水量会抑制底物扩散,限制微生物用于维持热补偿的代谢能量,降低碳氮获取酶活性,从而削弱热补偿响应。具体而言,当土壤持水量从60%降至20%时,平均微生物补偿响应量级值从0.04降至-0.91。最后,鉴于生态系统生物因子和非生物因子普遍存在季节性动态,研究应考虑土壤微生物呼吸热响应的季节模式。Lei等^[14]发现,增温在凉爽季节显著影响整体微生物功能性状,表现为碳分解功能基因富集、核糖体RNA拷贝数增加及微生物代谢熵升高,进而导致土壤微生物呼吸的温度敏感性高于温暖季节。

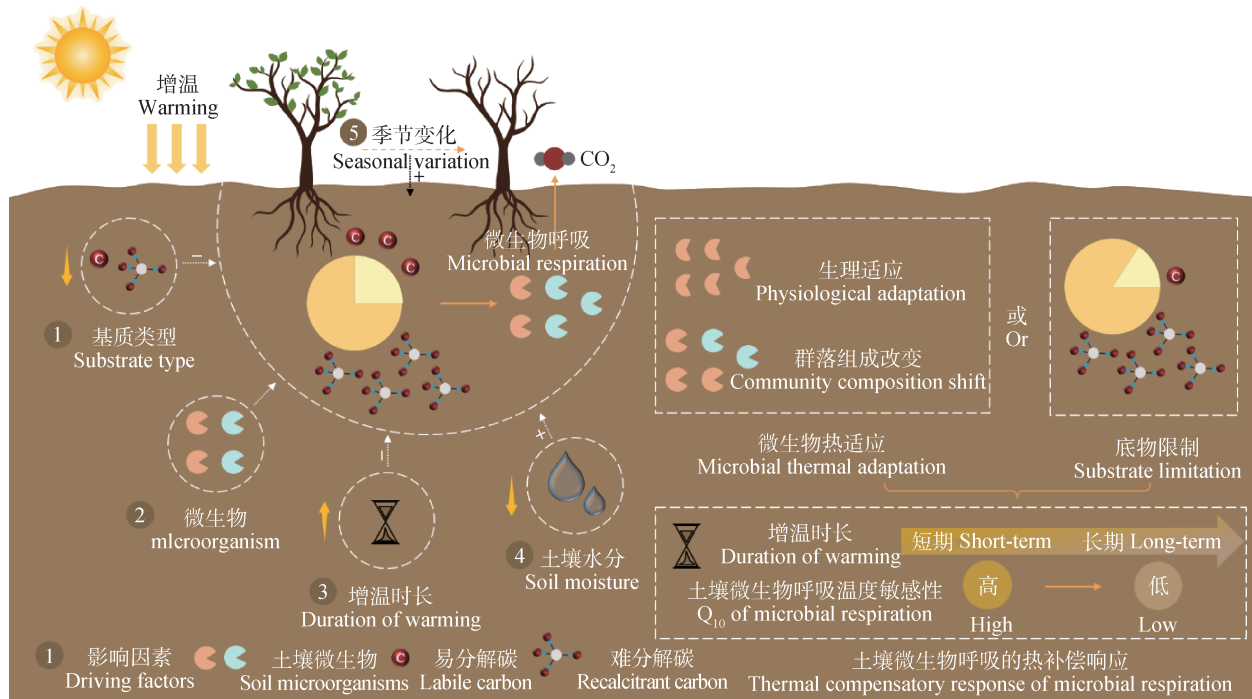


图3 增温对土壤微生物呼吸的影响概念图

Fig. 3 Conceptual diagram of the effect of warming on soil microbial respiration

注: Q_{10} 代表微生物呼吸温度敏感性系数, 温度每升高 10°C , 土壤呼吸速率的相对变化对数

Note: Q_{10} represents the temperature sensitivity of soil microbial respiration, defined as the factor by which the soil respiration rate changes with a 10°C increase in temperature

1.5 增温对土壤微生物碳利用效率的影响

土壤微生物碳利用效率(Soil microbial carbon use efficiency, CUE), 作为土壤碳模型中的关键参数, 是指微生物生长与碳吸收的比率, 用于量化土壤碳在微生物生长和呼吸之间的分配^[95](图4)。研究表明, 温度是调控土壤微生物CUE的关键因子^[7,96], 其效应取决于微生物生长和呼吸速率的动态平衡^[97]。现有研究中增温对土壤微生物CUE表现出

不同的影响, 包括促进^[98]、抑制^[7]或无影响^[99]。关于增温对土壤微生物CUE的积极效应, 可能由于升温促进微生物生长速率的增幅超过微生物呼吸速率。Tian等^[98]发现增温条件下, 保护性农业通过改善基质条件和水分有效性提升了真菌多样性, 促使微生物生长速率的增长幅度超过微生物呼吸速率, 驱动微生物CUE线性上升。相比之下, Qin等^[7]发现6年的增温处理会显著降低土壤微生物CUE, 即增温处

理加快了微生物呼吸速率,而生长速率保持不变。造成这种负面效应的主要原因是增温会增加土壤微生物的维持成本,进而限制微生物生长。Zhang 等^[99]基于 3.3 年的土壤全剖面增温(+4.0℃)试验,发现增温对表层和深层土壤微生物 CUE 均无显著影响。这种情况可能由于短期增温不会造成土壤碳有效性

和土壤微生物群落组成的变化,或者增温幅度较低没有达到土壤微生物代谢变化的阈值。此外,增温对土壤微生物 CUE 无显著影响的原因也可能是增温导致微生物生长速率和呼吸速率同比例变化^[56]。综上,目前土壤微生物对增温的响应机制仍存在不确定性,有待系统地解析多因子的驱动作用。

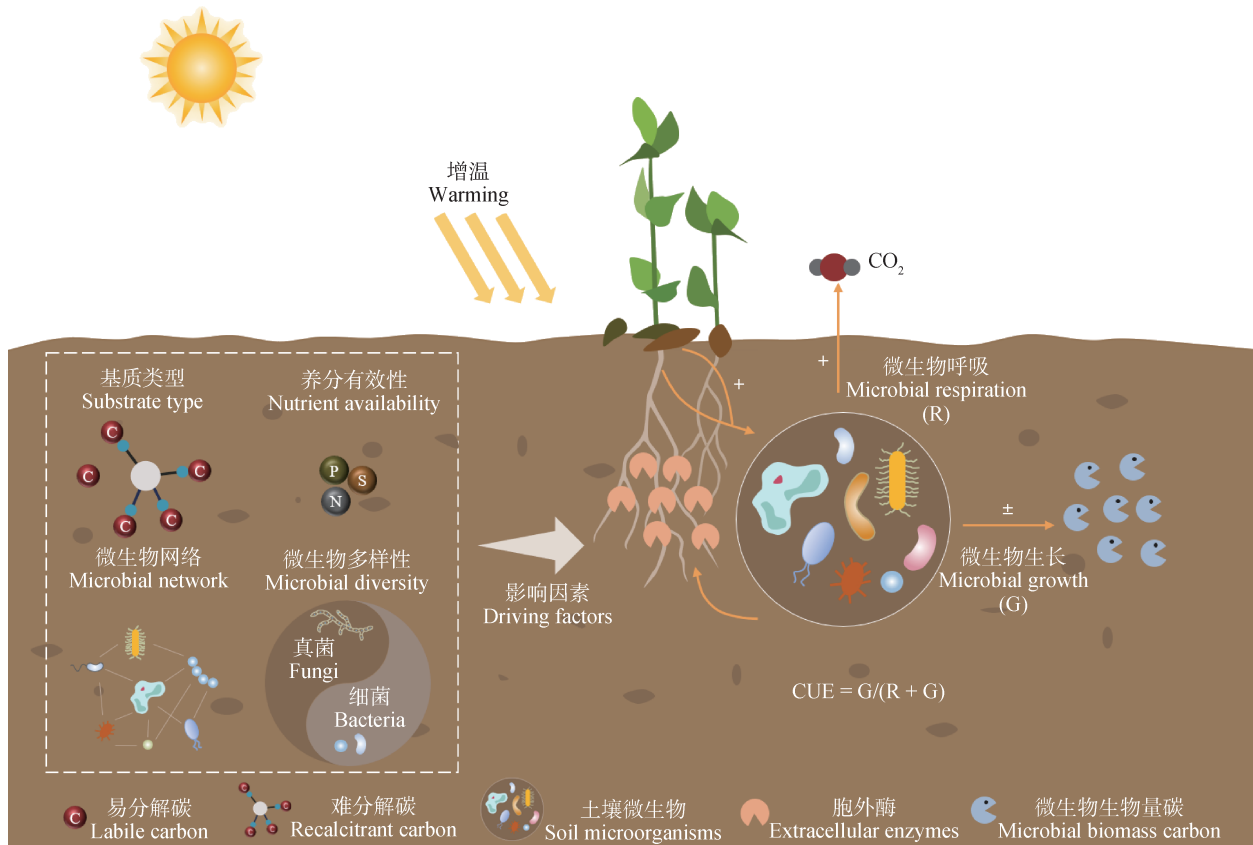


图 4 增温对土壤微生物碳素利用效率(CUE)的影响概念图

Fig. 4 Conceptual diagram of the effect of warming on soil microbial carbon use efficiency (CUE)

土壤微生物 CUE 存在显著的底物特异性,即当微生物以易分解碳源(如葡萄糖和草酸等)为代谢基质时,其 CUE 显著高于以难分解碳源(如木质素和苯酚等)为底物的体系^[95,100]。这主要归因于不同底物代谢过程中的能量损耗差异:土壤微生物对难分解基质中有效碳的利用需经多步酶促分解反应,增加了微生物在资源获取上的代谢投入,从而降低微生物 CUE^[101]。例如 Zhang 等^[99]发现,土壤微生物 CUE 与碳有效性具有显著相关性。具体表现为随着土层加深,碳有效性显著降低,微生物则倾向于将碳代谢通量分配至难降解碳源分解和基础呼吸维持,而非微生物生长,进而导致微生物 CUE 的降低^[99]。

土壤养分有效性是土壤微生物 CUE 的关键驱

动因子。较高的土壤养分有效性会通过增强微生物生物量合成代谢通量,直接提升微生物 CUE;而土壤养分限制则会下调微生物生物量合成代谢途径,重新分配碳通量以优先维持胞内化学计量稳态,进而抑制土壤微生物生长及 CUE^[102]。例如 Cui 等^[103]全球模式研究发现,低纬度生态系统(热带和温带区)的表层土壤因养分供应不足,导致微生物生长受限,从而降低土壤微生物 CUE。

增温及其引发的环境变量一般可以直接影响微生物代谢过程或间接驱动微生物多样性和群落结构的变化进而影响微生物 CUE^[100-101]。例如土壤含水量的降低一般会通过两种机制抑制土壤微生物 CUE^[104]:一方面由于渗透调节机制,生活在干旱的土壤微生物群落具有更高的代谢成本;另一方面

水分限制会降低底物扩散速率,导致更多的碳源被分配至维持代谢而非生长代谢。对于间接驱动途径,温度和水分可以通过调控微生物群落结构间接影响土壤微生物 CUE,且细菌多样性被证实与土壤微生物 CUE 呈正相关^[105]。具体而言,高水分条件下细菌多样性增加会引发微生物互补效应,即高多样性的土壤微生物群落通过共享资源和协同代谢后有效利用不同碳源,进而提高土壤微生物生长效率和 CUE。此外,土壤微生物群落的生态策略也会影响土壤微生物 CUE,表现为以 K 策略为主的微生物群落通常比以 r 策略为主的微生物群落具有更高的土壤微生物 CUE^[13]。

对于增温时长,短期增温一般对土壤微生物 CUE 无显著影响^[99],而长期增温会诱导土壤养分限制、微生物群落结构变化、土壤微生物热适应等途径对土壤微生物 CUE 产生消极影响^[57,106]。值得注意的是,陆地生态系统普遍存在冬季增温幅度高于夏季的非对称季节性增温现象,这种增温模式会通过改变植物物候加剧生长季资源限制,进而减少根系碳输入并抑制微生物生长。Li 等^[106]进一步揭示相较于对称的季节性增温模式,长期非对称的季节性增温通过放大土壤碳限制效应对土壤微生物生长速率及 CUE 产生更显著的抑制作用。综上,增温对土壤微生物 CUE 的影响取决于基质类型、养分有效性、土壤水分、土壤微生物、增温时长、季节变化等因素,探究这些因素的影响机制有助于提高土壤碳模型的精确性。

2 微生物性状在土壤碳循环模型中的整合:应用与进展

在土壤微生物性状对气候变暖的响应机制研究取得显著进展的背景下,碳循环模型预测的不确定性问题愈发凸显。这一不确定性主要源于模型对微生物过程的表征不足及参数化缺失^[22]。例如,洛桑碳模型(Rothamsted carbon model, RothC)和陆地生态系统生物地球化学循环模型(CENTURY 模型)虽采用经验性碳库划分和一级动力学方程实现了长期大规模碳趋势的预测,但因未显示表征土壤微生物动态或酶活性过程,导致对短期环境变化的动态响应敏感性不足^[107-110]。随着微生物生态学理论的突破,研究范式逐步从“底物驱动”向“微生物调控”的范式转变,以微生物-矿物碳稳定模型(Microbial-mineral carbon stabilization model, MIMICS)和微生物-酶分解模型(Microbial-enzyme decomposition model, MEND)为代表的微生物显式模型应运而生^[22,111]。这类模型通过整合微生物介导的分解作用、矿物质相互作用、微生物残体循环及微生物活跃态-休眠态转换等核心过程,实现了对微生物生物量动态、酶动力学及矿物-有机质相互作用机制的显式表征,进而在模拟精度上显著优于传统模型(表 1)^[112-113]。因此将第一部分所述的微生物性状对增温响应机制的理论突破,系统性整合至碳循环模型框架中,构建“实验观测-理论机制-模型模拟”的预测体

表 1 不同研究目标下传统模型与微生物模型的对比

Table1 Comparison of traditional models and microbial models under different research objectives

研究目标 Research objective	传统模型 Traditional model	微生物模型 Microbial model	对比 Comparison	参考文献 Reference
土壤碳储量预测 Soil carbon storage prediction	CENTURY 模型	MIMICS 模型	Zhang 等发现 MIMICS 模型在解析 SOC 空间分异及其对土壤温度、粘土含量和凋落物输入的敏感性方面显著优于 CENTURY 模型(MIMICS 模型对 SOC 空间分异解释度达 48%,而 CENTURY 模型仅 10%)。	[114-116]
	(1)将新鲜凋落物划分为结构库和代谢库,经分解作用生成活性、慢性和惰性碳库; (2)各碳库的最大分解速率为常数。	(1)在传统模型凋落物分库的基础上,将土壤微生物划分为 r 策略者和 K 策略者 2 类功能群; (2)土壤有机碳划分为物理/物理化学保护碳库、化学难分解碳库和可分解碳库; (3)采用具有温度敏感性的米氏动力学方程表征碳分解过程。		
土壤呼吸预测 Soil respiration prediction	传统一级动力学模型不能表征土壤干湿交替所引发的土壤呼吸脉冲。	Millennial V2 模型	基于多项模型性能指标评估如决定系数、均方根误差和赤池信息量准则等,Millennial V2 模型在模拟土壤碳储量空间异质性方面显著优于 CENTURY 模型。	[114,117]
		MESDM 模型	Zhang 等通过将 MESDM 模型耦合到陆面模型 Noah-MP LSM 中,能有效模拟土壤呼吸脉冲的时空变化,并显著提高了净生态系统交换的模拟。	[118]
		(1)包括聚合物态有机碳、溶解性有机碳、微生物生物量碳和胞外酶库 4 个碳库; (2)将土壤体积分划为干区和湿区,并考虑环境变化下微生物休眠和激活过程。		

注: SOC, 土壤有机碳; MESDM, 微生物显式土壤有机碳分解模型; Millennial V2, 千禧年模型的第二版; Noah-MP LSM, 多参数化 Noah 陆面模型

Note: SOC, Soil organic carbon; MESDM, Microbial-Explicit soil organic carbon decomposition model; Millennial V2, Millennial version 2; Noah-MP LSM, Noah land surface model with multi-parameterizations

系,已成为突破当前模型预测瓶颈、提升生态系统碳动态预测能力的关键路径。本部分将系统梳理微生物性状在碳循环模型中的整合路径与应用进展,为完善气候变暖背景下的碳循环预测模型提供理论支撑。

在微生物模型中整合土壤微生物生物量、胞外酶活性及微生物 CUE 等微生物性状可以提高模型的模拟精度。传统碳循环模型通常假设微生物生物量化学组成恒定,然而研究发现其化学组成会随生长速率动态变化。这一相关性的发现为量化微生物总生物量及优化生物量特异性生理参数(如微生物 CUE 及周转率)提供关键依据,进而提高模型模拟精度^[119-120]。例如 Čapek 等^[121]发现 sub-Microbial 模型通过显示表征与生长速率相关的微生物量组成变化,在模拟性能上显著优于 Monod 和 Pirt 模型(土壤微生物生物量视为化学成分不变的单一库)。此外,在微生物模型中通过区分活性与休眠态生物量来显示表征活跃态和休眠态微生物的动态转化过程,可以有效实现微生物生物量的深度整合^[122]。对于土壤胞外酶,Wang 等^[22]开发的 MEND 模型首次将土壤酶动力学作为微生物代谢功能的核心表征指标,实现了对胞外酶的系统整合。该模型引入底物驱动的动态酶分配机制,通过关联微生物酶合成速率与底物可利用性动态,实现了多酶系统依据底物饱和度进行资源竞争,并随时间动态调整其分配比例。基于上述机制的协同作用,MEND 模型成功整合多种酶系统,实现了对土壤 CO₂ 通量及土壤碳氮比变化等关键生态过程的精准模拟。鉴于土壤微生物代谢途径的复杂性,全面纳入所有的代谢途径将显著增加模型复杂度,因此多数模型通过将微生物呼吸与生物合成等关键过程整合至土壤微生物 CUE 这一单一指标^[123]。在早期生态系统碳循环模型中,土壤微生物 CUE 常被假设为 0.15~0.60 之间的固定值或与温度呈线性负相关,然而这一假设因无法反映微生物代谢动态复杂性而受到质疑^[104,124]。一方面由于固定的 CUE 值未能体现微生物群落组成及外部环境因子对代谢过程的动态调控;另一方面,土壤微生物 CUE 的静态假设难以捕捉微生物群落功能随生态系统演替或干扰事件的适应性变化^[125]。基于此,下一代碳循环模型应该将土壤微生物 CUE 重新构建为预测变量而非微生物生理学的简化替代指标^[125]。例如 Saifuddin 等^[126]通过基因组规模约束性代谢模型,实现了不同类群微生物 CUE 的精准预测,并构建了基于基因组特征的微生物 CUE 预测框

架。随着微生物基因组测序数据的增长和基因组代谢模型技术的突破,未来研究可考虑将基因组数据与土壤微生物过程整合至生态系统模型,推动多尺度建模框架的发展,为模型校准和验证提供新路径^[125-126]。值得注意的是,基于基因组推断的微生物性状能够更精准地表征复杂生态系统中微生物的生态生理特征,为模型参数化提供更可靠的约束条件^[28]。如 Li 等^[127]提出的基因组-生态系统(Genome-to-ecosystem, G2E)框架验证了这一思路:该框架首先基于样地基因组,利用 microTrait 工作流程预测微生物性状;随后借助 DEBmicroTrait 模型将微生物性状转变为生态系统模型参数,该模型遵循动态能量收支理论与异速生长定律,并纳入生物物理约束;最终通过模型输出的甲烷排放量与实地观测数据的高吻合度,证实了性状参数的有效性。

相较于传统模型,生态系统模型中微生物性状的整合虽能提升土壤有机质周转动态的模拟精度,但增加了模型的复杂度,导致模型复杂性与观测数据约束能力之间的不匹配问题^[112]。当模型的复杂度远超现有观测数据的约束能力,关键参数的量化不确定性将加剧^[128]。针对此类问题,可通过以下策略进行优化:首先制定有针对性、精确的数据收集策略,例如在典型生态系统开展长期定位观测实验,获取土壤微生物 CUE 等关键参数的时间序列数据。此类数据纳入模型后,可显著提升微生物 CUE 百年尺度动态的模拟能力^[125]。采用数据同化技术(包括贝叶斯数据同化、机器学习等),即通过数学方法将观测数据和模型参数动态耦合,降低参数的不确定性。Tao 等^[129]提出的过程驱动和数据驱动融合的深度学习建模(Process-guided and data-driven deep learning approach, PRODA)方法在此领域取得突破:即采用传统贝叶斯数据同化技术获取站点的最优参数估计,继而运用深度学习算法实现参数空间向全球尺度的智能拓展,最终构建出与观测数据高度匹配的参数体系。最后是模型复杂度降低技术,即在保证关键生态过程的前提下最大限度降低计算和参数化负担,包括模型分解^[130]、流形边界近似法(Manifold boundary approximation method, MBAM)^[131]等。

3 总结与展望

随着全球气候变暖形势加剧,陆地生态系统功

能面临着严重的威胁,如土壤碳和养分循环失衡,土壤温室气体排放增加等问题。作为陆地生态系统的关键组成部分,土壤微生物广泛参与生态系统过程,是土壤碳和养分循环的关键驱动力^[2]。本文综述了土壤微生物对增温响应的研究进展,主要从微生物群落结构、生物量、胞外酶活性、微生物呼吸作用及碳利用效率5个方面来阐述,并揭示其响应过程受土壤生物(微生物群落组成)和非生物因素(植被种类、土壤水分和底物可用性等)的调控。本文进一步概述了土壤微生物生物量、胞外酶和微生物碳利用效率等微生物性状在碳循环模型中的整合研究进展,有助于提高模型的模拟精度。

明确气候变暖对土壤微生物的调控机理和驱动因素,对陆地生态系统的可持续发展有重要意义。目前土壤微生物对增温的响应研究还在初步探索阶段,尚未明确其具体响应机制。未来的研究应关注以下几个方面:(1)开展长期定位、多生态系统、大尺度的研究实验。土壤微生物对增温的响应会受到增温时长、生态系统类型、植被种类和土壤理化性质等因素的影响。当前增温控制实验主要开展在单个生态系统,对于区域及更大尺度的系统研究较少^[132]。同时土壤微生物对增温时长的响应机制仍存在争议,尤其高产-资源获取-胁迫耐受生态对策在增温条件下的动态平衡与转换阈值仍未明确^[133]。因此,未来有必要构建跨生态系统的长期联网观测平台,以解析土壤微生物响应增温的时空异质性机制。(2)构建微生物功能基因、生态策略与表型性状之间的级联调控网络。微生物功能基因通过代谢路径调控资源获取策略(r和K策略),其生态策略进一步通过代谢能效分配塑造微生物性状,进而调控碳氮循环等生态系统功能^[127,134]。未来可基于宏基因组测序等技术,由微生物基因组数据推断出微生物功能性状,并整合到生态系统模型中,预测生态系统功能。(3)提高微生物性状纳入生态系统模型的模拟精度和实用性。目前生态系统模型在整合土壤微生物过程方面仍然面临挑战,具有微生物参数的不确定性、模拟精度不高和模型适用性不强等局限。未来可通过整合基因组数据、利用数据同化技术优化微生物参数、改进模型构建方法等途径来提高模型的模拟精度和实用性。(4)探究增温和其他气候变化因子对土壤微生物的交互作用。气候变化具有复杂性,包括气温上升、降水改变和大气CO₂浓度上升等因子。目前气候变化加

剧,往往多个气候变化因子同时发生,因此有必要探究多个气候变化因子对土壤微生物的交互作用。

参考文献

- [1] MASSON-DELMOTTE V P, ZHAI A, PIRANI S L, et al. IPCC, 2021: summary for policymakers [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2021: 3-32
- [2] ZHU E X, CAO Z J, JIA J, et al. Inactive and inefficient: warming and drought effect on microbial carbon processing in alpine grassland at depth [J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(10): 2241-2253
- [3] ZHOU J Z, DENG Y, SHEN L N, et al. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils [J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 12083
- [4] HAGERTY S B, VAN GROENIGEN K J, ALLISON S D, et al. Accelerated microbial turnover but constant growth efficiency with warming in soil [J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4(10): 903-906
- [5] HU Y L, GANJURJAV H, HU G Z, et al. Seasonal patterns of soil microbial community response to warming and increased precipitation in a semiarid steppe [J]. *Applied Soil Ecology*, 2023, 182: 104712
- [6] BARDGETT R D, FREEMAN C, OSTLE N J. Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks [J]. *The ISME Journal*, 2008, 2(8): 805-814
- [7] 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
- [8] GUO X, ZHOU X S, HALE L, et al. Climate warming accelerates temporal scaling of grassland soil microbial biodiversity [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(4): 612-619
- [9] LUO L, GUO M, WANG E T, et al. Effects of mycorrhiza and hyphae on the response of soil microbial community to warming in eastern Tibetan Plateau [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 837: 155498
- [10] LIU X F, TIAN Y, HEINZLE J, et al. Long-term soil warming decreases soil microbial necromass carbon by adversely affecting its production and decomposition [J]. *Global Change Biology*, 2024, 30(6): e17379
- [11] GUO X, GAO Q, YUAN M T, et al. Gene-informed decomposition model predicts lower soil carbon loss due to persistent microbial adaptation to warming [J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 4897
- [12] WASNER D, SCHNECKER J, HAN X G, et al. Environment and microbiome drive different microbial traits and functions in the macroscale soil organic carbon cycle [J]. *Global Change Biology*, 2024, 30(8): e17465
- [13] HU J X, HUANG C D, ZHOU S X, et al. Nitrogen addition to soil affects microbial carbon use efficiency: meta-analysis of similarities and differences in ¹³C and ¹⁸O approaches [J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(16): 4977-4988

- [14] LEI J S, SU Y L, JIAN S Y, et al. Warming effects on grassland soil microbial communities are amplified in cool months [J]. *The ISME Journal*, 2024, 18(1): wrae088
- [15] PEI J M, LI J Q, LUO Y Q, et al. Patterns and drivers of soil microbial carbon use efficiency across soil depths in forest ecosystems [J]. *Nature Communications*, 2025, 16: 5218
- [16] WANG X D, WU W A, AO G, et al. Minor effects of warming on soil microbial diversity, richness and community structure [J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(3): e70104
- [17] LI T, LU L L, KANG Z Q, et al. Warming enhances soil microbial respiration through divergent mechanisms in a tropical forest and a temperate forest [J]. *Geoderma*, 2025, 459: 117380
- [18] LI G L, KIM S, HAN S H, et al. Precipitation affects soil microbial and extracellular enzymatic responses to warming [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 120: 212-221
- [19] DELGADO-BAQUERIZO M, MAESTRE F T, REICH P B, et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems [J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 10541
- [20] 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
- [21] XU W F, YUAN W P. Responses of microbial biomass carbon and nitrogen to experimental warming: a meta-analysis [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 265-274
- [22] WANG G S, GAO Q, YANG Y F, et al. Soil enzymes as indicators of soil function: a step toward greater realism in microbial ecological modeling [J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(5): 1935-1950
- [23] ROCCI K S, PIERSON D, JEVON F V, et al. Integrating microbial community data into an ecosystem-scale model to predict litter decomposition in the face of climate change [J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(7): e70352
- [24] LI K J, WANG J Y, ZHOU Z H, et al. Nitrogen enrichment reverses microbial biomass-function relationships over time in a global meta-analysis [J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(9): e70514
- [25] WAGG C, SCHLAEPI K, BANERJEE S, et al. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning [J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 4841
- [26] BRUNI E, YUSTE J C, MENICHETTI L, et al. Microbial biomass – not diversity – drives soil carbon and nitrogen mineralization in Spanish holm oak ecosystems [J]. *Geoderma*, 2025, 460: 117408
- [27] BERTOLET B L, RODRIGUEZ L C, MURÚA J M, et al. The impact of microbial interactions on ecosystem function intensifies under stress [J]. *Ecology Letters*, 2024, 27(10): e14528
- [28] CHEN J, SINSABAUGH R L. Linking microbial functional gene abundance and soil extracellular enzyme activity: Implications for soil carbon dynamics [J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(7): 1322-1325
- [29] SUN X D, ZHANG C Y, LIU K L, et al. Long-term manure application enhances carbon use efficiency in soil aggregates by regulating microbial communities in cropland [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2025, 210: 109945
- [30] 赵雯钰, 苗润, 程诚, 等. 实验增温对土壤微生物的影响: 基于Meta分析 [J]. *土壤学报*, 2025, 62(3): 870-880
- [31] ZHAO W Y, MIAO R, CHENG C, et al. Effects of experimental warming on soil microorganisms: a meta-analysis [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2025, 62(3): 870-880
- [32] YUAN M M, GUO X, WU L W, et al. Climate warming enhances microbial network complexity and stability [J]. *Nature Climate Change*, 2021, 11(4): 343-348
- [33] NOTTINGHAM A T, SCOTT J J, SALTONSTALL K, et al. Microbial diversity declines in warmed tropical soil and respiration rise exceed predictions as communities adapt [J]. *Nature Microbiology*, 2022, 7(10): 1650-1660
- [34] WANG X, WANG Z C, CHEN F, et al. Deterministic assembly of grassland soil microbial communities driven by climate warming amplifies soil carbon loss [J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 923: 171418
- [35] ZHOU S Y D, LIE Z Y, LIU X J, et al. Distinct patterns of soil bacterial and fungal community assemblages in subtropical forest ecosystems under warming [J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(6): 1501-1513
- [36] ROUSK J, DEMOLING L A, BAHR A, et al. Examining the fungal and bacterial niche overlap using selective inhibitors in soil [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 63(3): 350-358
- [37] DEANGELIS K M, POLD G, TOPÇUOĞLU B D, et al. Long-term forest soil warming alters microbial communities in temperate forest soils [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 104
- [38] MOINET G Y K, DHAMI M K, HUNT J E, et al. Soil microbial sensitivity to temperature remains unchanged despite community compositional shifts along geothermal gradients [J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(23): 6217-6231
- [39] CARUSO T, CHAN Y K, LACAP D C, et al. Stochastic and deterministic processes interact in the assembly of desert microbial communities on a global scale [J]. *The ISME Journal*, 2011, 5(9): 1406-1413
- [40] SCHLATTER D C, BAKKER M G, BRADEEN J M, et al. Plant community richness and microbial interactions structure bacterial communities in soil [J]. *Ecology*, 2015, 96(1): 134-142
- [41] GUO X, FENG J J, SHI Z, et al. Climate warming leads to divergent succession of grassland microbial communities [J]. *Nature Climate Change*, 2018, 8(9): 813-818
- [42] ZHAO J Y, XIE X, JIANG Y Y, et al. Effects of simulated warming on soil microbial community diversity and composition across diverse ecosystems [J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 911: 168793
- [43] TIEDJE J M, BRUNS M A, CASADEVALL A, et al. Microbes and climate change: a research prospectus for the future [J]. *mBio*, 2022, 13(3): e0080022

- [43] KAISERMANN A, MARON P A, BEAUMELLE L, et al. Fungal communities are more sensitive indicators to non-extreme soil moisture variations than bacterial communities[J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, 86: 158-164
- [44] MIAO S J, QIAO Y F, JIN J, et al. Greater variation of bacterial community structure in soybean- than maize-grown Molli-sol soils in responses to seven-year elevated CO₂ and temperature[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 764: 142836
- [45] DANG N, WU H, LIU H Y, et al. Ecological strategies of soil microbes along climatic gradients: contrasting patterns in grass-land and forest ecosystems [J]. *Plant and Soil*, 2024, 505(1): 645-665
- [46] METZE D, SCHNECKER J, LE NOIR DE CARLAN C, et al. Soil warming increases the number of growing bacterial taxa but not their growth rates[J]. *Science Advances*, 2024, 10(8): eadk6295
- [47] LI S C, TANG S M, CHEN H Y, et al. Soil nitrogen availability drives the response of soil microbial biomass to warming[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 917: 170505
- [48] RINNAN R, MICHELSEN A, BÅÅTH E, et al. Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communi-ties in a subarctic heath ecosystem[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 28-39
- [49] STARK S, YLÄNNE H, TOLVANEN A. Long-term warm-ing alters soil and enzymatic N: P stoichiometry in subarctic tundra[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 184-188
- [50] GU F X, ZHANG Y D, HUANG M, et al. Effects of climate warming on net primary productivity in China during 1961—2010[J]. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(17): 6736-6746
- [51] WANG Y H, ZHANG G L, WANG H L, et al. Effects of dif-ferent dissolved organic matter on microbial communities and arsenic mobilization in aquifers[J]. *Journal of Hazardous Mate-rials*, 2021, 411: 125146
- [52] VERBRIGGHE N, LEBLANS N I W, SIGURDSSON B D, et al. Soil carbon loss in warmed subarctic grasslands is rapid and restricted to topsoil[J]. *Biogeosciences*, 2022, 19 (14): 3381-3393
- [53] VERBRIGGHE N, MEERAN K, BAHN M, et al. Long-term warming reduced microbial biomass but increased recent plant-derived C in microbes of a subarctic grassland[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 167: 108590
- [54] FREY S D, DRIJBER R, SMITH H, et al. Microbial biomass, func-tional capacity, and community structure after 12 years of soil warm-ing[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(11): 2904-2907
- [55] FU G, SHEN Z X, ZHANG X Z, et al. Response of soil micro-bial biomass to short-term experimental warming in alpine meadow on the Tibetan Plateau [J]. *Applied Soil Ecology*, 2012, 61: 158-160
- [56] WALKER T W N, KAISER C, STRASSER F, et al. Micro-bial temperature sensitivity and biomass change explain soil carbon loss with warming[J]. *Nature Climate Change*, 2018, 8 (10): 885-889
- [57] TIAN Y, SCHINDLBACHER A, MALO C U, et al. Long-term warming of a forest soil reduces microbial biomass and its carbon and nitrogen use efficiencies[J]. *Soil Biology and Bio-chemistry*, 2023, 184: 109109
- [58] WANG X X, DONG S K, GAO Q Z, et al. Effects of short-term and long-term warming on soil nutrients, microbial bio-mass and enzyme activities in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau of China [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76: 140-142
- [59] JOSHI R K, GARKOTI S C. Influence of vegetation types on soil physical and chemical properties, microbial biomass and stoichiometry in the central Himalaya [J]. *Catena*, 2023, 222: 106835
- [60] BEUGNON R, BU W S, BRUELHEIDE H, et al. Abiotic and biotic drivers of tree trait effects on soil microbial biomass and soil carbon concentration[J]. *Ecological Monographs*, 2023, 93 (2): e1563
- [61] CHEN D M, LAN Z C, HU S J, et al. Effects of nitrogen enrichment on belowground communities in grassland: relative role of soil nitrogen availability *vs.* soil acidification [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89: 99-108
- [62] 王理德, 王方琳, 郭春秀, 等. 土壤酶学研究进展 [J]. *土壤*, 2016, 48(1): 12-21
- WANG L D, WANG F L, GUO C X, et al. Review: progress of soil enzymology [J]. *Soils*, 2016, 48(1): 12-21
- [63] SOUZA R C, SOLLY E F, DAWES M A, et al. Responses of soil extracellular enzyme activities to experimental warming and CO₂ enrichment at the alpine treeline[J]. *Plant and Soil*, 2017, 416(1): 527-537
- [64] CHEN Y, HAN M G, YUAN X, et al. Seasonal changes in soil properties, microbial biomass and enzyme activities across the soil profile in two alpine ecosystems[J]. *Soil Ecology Let-ters*, 2021, 3(4): 383-394
- [65] XIANG X M, DE K J, LIN W S, et al. Indirect influence of soil enzymes and their stoichiometry on soil organic carbon response to warming and nitrogen deposition in the Tibetan Plateau alpine meadow[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1381891
- [66] MORRISON E W, PRINGLE A, VAN DIEPEN L T A, et al. Warming alters fungal communities and litter chemistry with implications for soil carbon stocks[J]. *Soil Biology and Bio-chemistry*, 2019, 132: 120-130
- [67] LI Y Z, ZHOU H K, CHEN W J, et al. Long-term warming does not affect soil ecoenzyme activity and original microbial nutrient limitation on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Soil Ecol-ogy Letters*, 2022, 4(4): 383-398
- [68] ZUCCARINI P, SARDANS J, ASENSIO L, et al. Altered activities of extracellular soil enzymes by the interacting global environmental changes [J]. *Global Change Biology*, 2023, 29 (8): 2067-2091
- [69] XIAO W, CHEN X, JING X, et al. A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 123: 21-32

- [70] CHEN J, LUO Y Q, GARCÍA-PALACIOS P, et al. Differential responses of carbon-degrading enzyme activities to warming: implications for soil respiration[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(10):4816-4826
- [71] SINSABAUGH R L, LAUBER C L, WEINTRAUB M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(11):1252-1264
- [72] DE GONZALO G, COLPA D I, HABIB M H M, et al. Bacterial enzymes involved in lignin degradation[J]. *Journal of Biotechnology*, 2016, 236:110-119
- [73] ALLISON S D, TRESEDER K K. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(12):2898-2909
- [74] DE OLIVEIRA T B, DE LUCAS R C, DE ALMEIDA SCARCELLA A S, et al. Fungal communities differentially respond to warming and drought in tropical grassland soil[J]. *Molecular Ecology*, 2020, 29(8):1550-1559
- [75] ABAY P, GONG L, LUO Y, et al. Soil extracellular enzyme stoichiometry reveals the nutrient limitations in soil microbial metabolism under different carbon input manipulations[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 913:169793
- [76] ZUCCARINI P, ASENSIO D, OGAYA R, et al. Effects of seasonal and decadal warming on soil enzymatic activity in a P-deficient Mediterranean shrubland[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(6):3698-3714
- [77] WANG N, ZHANG M M, ZHAO N, et al. Season-dependence of soil extracellular enzyme activities in a *Pinus koraiensis* forest on Changbai Mountain[J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(4):1713-1722
- [78] ALSTER C J, VAN DE LAAR A, GOODRICH J P, et al. Quantifying thermal adaptation of soil microbial respiration[J]. *Nature Communications*, 2023, 14:5459
- [79] ZHOU L Y, ZHOU X H, SHAO J J, et al. Interactive effects of global change factors on soil respiration and its components: a meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(9):3157-3169
- [80] CHEN Y, QIN W K, ZHANG Q F, et al. Whole-soil warming leads to substantial soil carbon emission in an alpine grassland[J]. *Nature Communications*, 2024, 15:4489
- [81] YANG L, PAN J X, WANG J S, et al. Soil microbial respiration adapts to higher and longer warming experiments at the global scale[J]. *Environmental Research Letters*, 2023, 18(3):034044
- [82] CHEN H Y, JING Q F, LIU X, et al. Microbial respiratory thermal adaptation is regulated by r-/K-strategy dominance[J]. *Ecology Letters*, 2022, 25(11):2489-2499
- [83] DOMEIGNOZ-HORTA L A, POLD G, ERB H, et al. Substrate availability and not thermal acclimation controls microbial temperature sensitivity response to long-term warming[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(6):1574-1590
- [84] LIANG G P, STEFANSKI A, EDDY W C, et al. Soil respiration response to decade-long warming modulated by soil moisture in a boreal forest[J]. *Nature Geoscience*, 2024, 17(9):905-911
- [85] WANG Q, HE N P, YU G R, et al. Soil microbial respiration rate and temperature sensitivity along a north-south forest transect in Eastern China: patterns and influencing factors[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2016, 121(2):399-410
- [86] 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
- [87] BRADFORD M A, MCCULLEY R L, CROWTHER T W, et al. Cross-biome patterns in soil microbial respiration predictable from evolutionary theory on thermal adaptation[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(2):223-231
- [88] POLD G, GRANDY A S, MELILLO J M, et al. Changes in substrate availability drive carbon cycle response to chronic warming[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 110:68-78
- [89] QU L R, WANG C, MANZONI S, et al. Stronger compensatory thermal adaptation of soil microbial respiration with higher substrate availability[J]. *The ISME Journal*, 2024, 18(1):wrae025
- [90] GOLDFARB K C, KARAOZ U, HANSON C A, et al. Differential growth responses of soil bacterial taxa to carbon substrates of varying chemical recalcitrance[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2011, 2:94
- [91] LI H, YANG S, SEMENOV M V, et al. Temperature sensitivity of SOM decomposition is linked with a K-selected microbial community[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(12):2763-2779
- [92] HE Y H, ZHOU X H, JIA Z, et al. Apparent thermal acclimation of soil heterotrophic respiration mainly mediated by substrate availability[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(4):1178-1187
- [93] GUO Z B, LIU C G, HUA K K, et al. Changing soil available substrate primarily caused by fertilization management contributed more to soil respiration temperature sensitivity than microbial community thermal adaptation[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 912:169059
- [94] LIANG C, LEHMANN J. Multifactorial effects matter: moving thermal adaptation into a real-world setting[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(3):566-568
- [95] QIAO Y, WANG J, LIANG G P, et al. Global variation of soil microbial carbon-use efficiency in relation to growth temperature and substrate supply[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9:5621
- [96] REN C J, ZHOU Z H, DELGADO-BAQUERIZO M, et al. Thermal sensitivity of soil microbial carbon use efficiency across forest biomes[J]. *Nature Communications*, 2024, 15:6269
- [97] YANG J Y, WANG Z T, CHANG Q, et al. Temperature effects on microbial carbon use efficiency and priming effects in soils under vegetation restoration[J]. *Catena*, 2025, 249:108632
- [98] TIAN J, DUNGAIT J A J, HOU R X, et al. Microbially medi-

- ated mechanisms underlie soil carbon accrual by conservation agriculture under decade-long warming[J]. *Nature Communications*, 2024, 15:377
- [99] ZHANG Q F, QIN W K, FENG J G, et al. Whole-soil-profile warming does not change microbial carbon use efficiency in surface and deep soils[J]. *PNAS* 2023, 120(32):e2302190120
- [100] 席颖青. 温度变化下不同类型碳添加对亚热带天然林土壤微生物碳利用效率的影响[D]. 福州:福建师范大学, 2023:3-4
- XI Y Q. Effects of different types of carbon additions on soil microbial carbon use efficiency in subtropical natural forest under temperature grade [D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2023:3-4
- [101] ULLAH M R, CARRILLO Y, DIJKSTRA F A. Drought-induced and seasonal variation in carbon use efficiency is associated with fungi: bacteria ratio and enzyme production in a grassland ecosystem[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 155: 108159
- [102] 朱万泽, 马胜兰, 王文武, 等. 土壤微生物碳利用效率研究进展[J]. *山地学报*, 2023, 41(1):1-18
- ZHU W Z, MA S L, WANG W W, et al. Research advances in soil microbial carbon use efficiency [J]. *Mountain Research*, 2023, 41(1):1-18
- [103] CUI Y X, HU J X, PENG S S, et al. Limiting resources define the global pattern of soil microbial carbon use efficiency [J]. *Advanced Science*, 2024, 11(35):2308176
- [104] MANZONI S, TAYLOR P, RICHTER A, et al. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1):79-91
- [105] DOMEIGNOZ-HORTA L A, POLD G, LIU X A, et al. Microbial diversity drives carbon use efficiency in a model soil [J]. *Nature Communications*, 2020, 11:3684
- [106] LI L, XU Q C, JIANG S J, et al. Asymmetric winter warming reduces microbial carbon use efficiency and growth more than symmetric year-round warming in alpine soils[J]. *PNAS* 2024, 121(43):e2401523121
- [107] JENKINSON D S, RAYNER J H. The turnover of soil organic matter in some of the rothamsted classical experiments[J]. *Soil Science*, 1977, 123(5):298-305
- [108] PARTON W J, RASMUSSEN P E. Long-term effects of crop management in wheat-fallow: II. CENTURY model simulations[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1994, 58(2):530-536
- [109] SCHIMEL J. Modeling ecosystem-scale carbon dynamics in soil: the microbial dimension[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 178:108948
- [110] WIEDER W R, ALLISON S D, DAVIDSON E A, et al. Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2015, 29 (10) : 1782-1800
- [111] AAS E R, DE WIT H A, BERNTSEN T K. Modeling boreal forest soil dynamics with the microbially explicit soil model MIMICS+ (v1.0) [J]. *Geoscientific Model Development*, 2024, 17(7):2929-2959
- [112] CHANDEL A K, JIANG L F, LUO Y Q. Microbial models for simulating soil carbon dynamics: a review [J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2023, 128 (8) : e2023JG007436
- [113] WIEDER W R, BONAN G B, ALLISON S D. Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes[J]. *Nature Climate Change*, 2013, 3(10):909-912
- [114] 高鲁鹏, 梁文举, 姜勇, 等. 土壤有机质模型的综合分析[J]. *应用生态学报*, 2003, 14(10):1804-1808
- GAO L P, LIANG W J, JIANG Y, et al. Comparison of soil organic matter models [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(10):1804-1808
- [115] 张秀, 谢恩泽, 陈剑, 等. 参数优化方法对微生物模型预测土壤有机碳时空演变的影响[J]. *土壤学报*, 2024, 61(1):39-51
- ZHANG X, XIE E Z, CHEN J, et al. Effects of microbial model parameter optimization on the spatiotemporal dynamics modelling of soil organic carbon[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024, 61(1):39-51
- [116] ZHANG H C, GOLL D S, WANG Y P, et al. Microbial dynamics and soil physicochemical properties explain large-scale variations in soil organic carbon[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(4):2668-2685
- [117] ABRAMOFF R Z, GUENET B, ZHANG H C, et al. Improved global-scale predictions of soil carbon stocks with Millennial Version 2[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 164:108466
- [118] ZHANG X, XIE Z H, MA Z G, et al. A microbial-explicit soil organic carbon decomposition model (MESDM): development and testing at a semiarid grassland site[J]. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 2022, 14(1):e2021MS002485
- [119] CHEN J, SEVEN J, ZILLA T, et al. Microbial C:N:P stoichiometry and turnover depend on nutrients availability in soil: a ^{14}C , ^{15}N and ^{33}P triple labelling study[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131:206-216
- [120] HAGERTY S B, ALLISON S D, SCHIMEL J P. Testing microbial models with data from a ^{14}C glucose tracer experiment [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 172:108781
- [121] ČAPEK P, CHOMA M, KAŠTOVSKÁ E, et al. Revisiting soil microbial biomass: considering changes in composition with growth rate [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 184: 109103
- [122] WANG G S, MAYES M A, GU L H, et al. Representation of dormant and active microbial dynamics for ecosystem modeling [J]. *PLoS One*, 2014, 9(2):e89252
- [123] TRESEDER K K, BALSER T C, BRADFORD M A, et al. Integrating microbial ecology into ecosystem models: challenges and priorities[J]. *Biogeochemistry*, 2012, 109(1):7-18
- [124] ALLISON S D, WALLENSTEIN M D, BRADFORD M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology[J]. *Nature Geoscience*, 2010, 3(5):336-340
- [125] HE X J, ABS E, ALLISON S D, et al. Emerging multiscale

- insights on microbial carbon use efficiency in the land carbon cycle[J]. *Nature Communications*, 2024, 15:8010
- [126] SAIFUDDIN M, BHATNAGAR J M, SEGRÈ D, et al. Microbial carbon use efficiency predicted from genome-scale metabolic models[J]. *Nature Communications*, 2019, 10:3568
- [127] LI Z, RILEY W J, MARSCHMANN G L, et al. A framework for integrating genomics, microbial traits, and ecosystem biogeochemistry[J]. *Nature Communications*, 2025, 16:2186
- [128] GUO X W, VISCARRA ROSSEL R A, WANG G C, et al. Particulate and mineral-associated organic carbon turnover revealed by modelling their long-term dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 173:108780
- [129] TAO F, HUANG Y Y, HUNGATE B A, et al. Microbial carbon use efficiency promotes global soil carbon storage[J]. *Nature*, 2023, 618(7967):981-985
- [130] SNOWDEN T J, VAN DER GRAAF P H, TINDALL M J. Methods of model reduction for large-scale biological systems: a survey of current methods and trends[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2017, 79(7):1449-1486
- [131] TRANSTRUM M K, QIU P. Model reduction by manifold boundaries[J]. *Physical Review Letters*, 2014, 113(9):098701
- [132] ZHANG Q F, QIN W K, FENG J G, et al. Responses of soil microbial carbon use efficiency to warming: review and prospects [J]. *Soil Ecology Letters*, 2022, 4(4):307-318
- [133] ZHOU T, DELGADO-BAQUERIZO M, REN C J, et al. Soil microbial life history strategies covary with ecosystem multifunctionality across aridity gradients [J]. *PNAS* 2025, 122(41):e2511071122
- [134] LIAO J J, DOU Y X, YANG X, et al. Soil microbial community and their functional genes during grassland restoration[J]. *Journal of Environmental Management*, 2023, 325:116488

(责任编辑 刘婷婷)