

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.07.001

引用格式:丁成翔,李兴福,苏德荣,等.草地退化对土壤碳循环、微生物功能基因及代谢的影响[J].草地学报,2026,34(7):2341-2354

DING Cheng-xiang, LI Xing-fu, SU De-rong, et al. Effects of Grassland Degradation on Soil Carbon Cycle, Microbial Functional Genes and Metabolism[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(7):2341-2354

草地退化对土壤碳循环、微生物功能基因及代谢的影响

丁成翔¹, 李兴福², 苏德荣³, 刘禹^{4*}

(1. 青海大学, 青海 西宁 810016; 2. 国家林业和草原局产业发展规划院, 北京 100010;

3. 北京林业大学, 北京 100083; 4. 中国环境科学研究院, 北京 100012)

摘要:在全球气候变化背景下,草地退化对土壤碳循环的影响机制仍缺乏系统认知。本研究以青藏高原15对未退化—退化配对样地为对象,结合微宇宙培养、宏基因组与宏代谢组分析,综合评估退化对土壤碳循环关键过程、有机碳组分、微生物功能基因及代谢产物的影响。结果表明:草地退化显著降低活性碳库(颗粒有机碳、溶解性有机碳和微生物生物量碳分别下降48.21%、30.87%和20.21%),同时增强有机碳矿化(提高56.71%),降低碳积累效率(下降32.51%)。退化还导致碳循环功能基因多样性下降(−2.95%, $P<0.05$),但淀粉分解基因及碳水化合物代谢产物显著增加(分别上升9.39%和49.6%, $P<0.05$),表明微生物碳限制加剧,代谢策略由合成向分解转变。本研究从多要素耦合视角阐明了草地退化调控土壤碳循环的关键机制,表明环境因子与微生物特征协同驱动碳循环变化,其中微生物功能基因与代谢产物发挥主导作用。

关键词:土壤碳循环;高寒草地;青藏高原;草地退化;功能基因;微生物代谢

中图分类号:S812.2

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)07-2341-14

Effects of Grassland Degradation on Soil Carbon Cycle, Microbial Functional Genes and Metabolism

DING Cheng-xiang¹, LI Xing-fu², SU De-rong³, LIU Yu^{4*}

(1. Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China; 2. Institute of Industrial Development Planning, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100010, China; 3. Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 4. Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China)

Abstract: Under the context of global climate change, the influence mechanism of grassland degradation on soil carbon cycling remain poorly understood. In this study, we investigated 15 paired degraded and non-degraded grassland sites on the Qinghai-Tibet Plateau, integrated microcosm incubation, metagenomics and metabolomics to assess the impacts of degradation on key carbon cycling processes, organic carbon fractions, microbial functional genes, and metabolic intermediates. The results showed that grassland degradation significantly reduced labile carbon pools, with particulate organic carbon, dissolved organic carbon, and microbial biomass carbon decreasing by 48.21%, 30.87%, and 20.21%, respectively. Meanwhile, soil organic carbon mineralization increased by 56.71%, and carbon accumulation efficiency declined by 32.51%. Degradation also led to a decrease in the diversity of carbon cycling functional genes (−2.95%, $P<0.05$), while the abundance of starch-degrading genes and carbohydrate-related metabolites increased significantly (by 9.39% and 49.6%, respectively). These changes indicated that intensified microbial carbon limitation and a shift in metabolic strat-

收稿日期:2026-02-09;修回日期:2026-03-30

基金项目:青海省中央引导地方科技发展资金项目(2024ZY011);青海省重点研发与转化计划科技成果转化专项项目(2024-NK-138);中央级公益性科研院所基本科研业务费青年探索项目(2025YSKY-39)资助

作者简介:丁成翔(1980-),男,回族,宁夏中卫人,博士,主要从事草地生态学研究, E-mail:2011990016@qhu.edu.cn; *通信作者 Author for correspondence, E-mail:lyu@craes.org.cn

egy from synthesis to decomposition. This study elucidates the key mechanisms underlying soil carbon cycling responses to grassland degradation from a multi-factor coupling perspective, revealing that environmental factors and microbial traits jointly regulated carbon cycling, with microbial functional genes and metabolic intermediates playing a dominant role.

Key words: Soil carbon cycling; Alpine grassland; Qinghai-Xizang Plateau; Grassland degradation; Functional genes; Microbial metabolism

草地是全球陆地生态系统的重要组成部分,存储了10%~30%的土壤有机碳^[1],其碳汇功能对维持全球碳平衡与缓解气候变化具有不可替代的作用。草地土壤碳汇并非由单一过程或碳组分决定,而是受碳输入、转化和损失等多个相互耦合的过程共同调控,形成一个由生物与非生物因子协同驱动的碳循环体系,从而控制土壤碳是向大气释放还是被长期固持的方向与强度^[2]。不同形态的有机碳组分构成了土壤碳库的物质基础,并调控碳的稳定性与周转速率^[3]。可溶性有机碳、微生物生物量碳和颗粒有机碳等活性组分周转快,对环境变化响应敏感;而矿物结合态有机碳等稳定组分则主导土壤碳库的长期固存能力^[4]。土壤微生物通过其功能基因网络驱动有机碳的分解、转化与再合成,是连接碳循环过程与碳库动态的核心生物调控因子^[5]。同时,碳循环代谢中间产物可直接反映微生物代谢路径的运行状态,并通过反馈调节影响微生物代谢策略、碳循环速率及各碳组分间的转化关系^[6]。因此,碳循环过程、碳库组成、微生物功能基因及其代谢活动在多个尺度上相互耦合,共同调控草地生态系统土壤碳循环的动态与格局。

在全球气候变化与人类活动双重胁迫下,草地生态系统正面临普遍且持续的退化风险。青藏高原作为全球高寒草地分布最集中的区域之一,已普遍发生退化,是研究草地退化生态效应的关键区域^[7]。草地退化不仅表现为植被覆盖度下降、物种多样性减少和生产力衰退,还通过改变植被输入、土壤理化性质及微生物群落结构与功能,对土壤碳循环产生系统性影响^[8]。已有研究指出,退化过程中植被残体与根系输入减少、土壤扰动增加,会直接影响有机碳的矿化与积累效率^[9];土壤水分、容重及养分条件的改变,可调控碳固定、有机质分解及产甲烷微生物活性,进而影响温室气体排放通量^[10-11];不同类型碳组分对退化的响应具有显著差异,其转化失衡可能削弱碳库稳定性^[12]。同时,微生物群落结构简化与功能衰退会改变碳循环功能基因组成与潜在代谢能力,进一步调节碳代谢过程速率与方向;而碳循环代谢中间产物的积累与转

化,也可能通过反馈机制影响碳循环过程与碳组分的动态平衡^[13-14]。尽管大量研究证实草地退化会导致土壤有机碳储量显著降低,且退化程度与碳损失正相关,但目前研究仍主要集中在单一碳循环过程(如碳矿化)或单一碳组分(如土壤总有机碳)层面^[8,15-16]。相比之下,针对草地退化背景下碳循环多过程、有机碳多组分、微生物功能基因及代谢中间产物的协同响应特征,以及上述要素间内在交互关系的系统研究仍然匮乏,这在一定程度上限制了对草地退化如何重塑土壤碳循环机制这一关键科学问题的深入理解。

基于上述背景,本研究以青藏高原退化-未退化草地配对样带为对象,通过微宇宙培养实验,结合宏基因组与宏代谢组分析,系统探究草地退化对土壤碳循环多过程、有机碳库多组分、微生物碳循环功能基因及其代谢产物的影响特征,阐明碳循环各要素之间的内在交互关系,揭示草地退化驱动土壤碳循环演变的关键机制,以弥补当前多要素协同响应与交互机制认知的不足,从而为退化草地生态系统的恢复与碳汇功能提升提供理论依据与实践指导。

1 材料与方法

1.1 试验设计

在青藏高原沿着自然降水梯度,按照草地退化程度进行退化与健康草地配对采样(表1)。为减少人为干扰,所有样点距公路的垂直距离均大于500 m。以植被覆盖度作为主要参考,将覆盖度明显低于区域历史或潜在植被水平的草地归类为退化状态。选取的采样点涵盖高寒草甸、高寒草原及高寒荒漠等典型生态系统,海拔范围为2475~4674 m,年均气温-2.29~7.23℃,年降水量45~694 mm,土壤pH值6.08~9.12,有机碳含量0.91~121.45 g·kg⁻¹。这些样点可代表青藏高原典型环境梯度及其碳循环差异。在每个采样点设立1个50 m×50 m的样方,并在样方内随机布设3个50 cm×50 cm的子样方(子样方间距≥10 m),共采集90个样方样品。在子样方内调查植被盖度,按物种分开收集地上植物

并烘干称重以获取地上生物量。去除地上植被后,使用直径 7 cm 的根钻,采用五点混合取样法采集 0~10 cm 土层土壤样品,并在现场通过 2 mm 筛网除去石砾与根系。混合后的土壤样品分为两部分:

一部分于采集后低温(−20 ℃)保存并在三周内运回实验室(−80 ℃保存)用于土壤微生物测序及宏代谢组分析;另一部分风干保存,用于土壤质地等理化指标测定。

表 1 青藏高原高寒草地采样点信息

Table 1 Sample site information of alpine grassland on Qinghai-Xizang plateau

样点 Sample	分组 Group	年均降水量 Mean annual precipitation/mm	干燥指数 Aridity index	海拔 Altitude/m	经度 Longitude/°E	纬度 Latitude/°N
s1	未退化草地	351.86	0.28	4635.00	92.93	34.81
s2	退化草地	347.74	0.28	4612.00	92.95	34.83
s3	未退化草地	332.64	0.28	4674.00	93.06	35.17
s4	退化草地	301.65	0.27	4592.00	93.16	35.26
s5	退化草地	308.32	0.23	4564.00	93.89	35.48
s6	未退化草地	310.45	0.22	4499.00	93.90	35.39
s7	退化草地	337.61	0.13	4042.00	94.34	35.77
s8	未退化草地	355.56	0.23	4560.00	94.06	35.71
s9	退化草地	321.70	0.24	4408.00	94.33	35.03
s10	未退化草地	316.04	0.24	4389.00	94.44	35.01
s11	退化草地	448.51	0.39	4255.00	95.73	34.27
s12	未退化草地	451.66	0.40	4351.00	95.80	34.18
s13	退化草地	482.44	0.49	4210.00	96.40	33.26
s14	未退化草地	483.62	0.50	4211.00	96.50	33.21
s15	退化草地	510.63	0.57	4353.00	97.49	33.22
s16	未退化草地	504.23	0.50	4219.00	97.42	33.33
s17	退化草地	408.94	0.57	4479.00	97.28	33.91
s18	未退化草地	412.43	0.58	4571.00	97.45	33.99
s19	退化草地	369.41	0.36	4219.00	98.04	34.67
s20	未退化草地	373.80	0.34	4216.00	98.17	34.88
s21	退化草地	465.76	0.33	2475.00	101.31	35.97
s22	未退化草地	481.94	0.40	3097.00	101.31	35.81
s23	退化草地	530.29	0.42	3356.00	100.91	35.30
s24	未退化草地	516.16	0.42	3341.00	100.88	35.29
s25	退化草地	694.18	0.60	3937.00	100.26	34.33
s26	未退化草地	689.03	0.70	4382.00	100.24	34.23
s27	未退化草地	636.11	0.55	3950.00	99.78	33.80
s28	退化草地	645.51	0.62	4229.00	99.82	33.89
s29	退化草地	304.02	0.19	3467.00	98.35	36.16
s30	未退化草地	287.21	0.16	3467.00	98.20	36.20

1.2 植被和土壤理化性质分析

土壤 pH 值采用 1:2.5(土:水)悬液,pH 计测定;土壤电导率采用 1:5(土:水)浸提液,电导率仪测定;土壤总氮采用凯氏定氮法消解后滴定测定;土壤总磷用酸溶解后采用钼锑抗比色法测定;土壤铵态氮用 2 mol·L^{−1} KCl 溶液浸提后通过连续流动分析仪测定;土壤硝态氮用 2 mol·L^{−1} KCl 溶液浸提后采用紫外分光光度法测定;土壤速效磷采用 0.5 mol·L^{−1} NaHCO₃ 溶液浸提后钼锑抗比色法测定;土壤质地采用激光粒度仪和比重计法测定砂、粉、黏粒含量。具体分析方法参照鲍士旦^[17]《土壤农化分析》中的测定方法。

1.3 土壤碳循环过程和有机碳库分析

土壤有机碳矿化速率采用碱液吸收法测定^[18]。将折算为 20 g 干重的新鲜土样置于 250 mL 密闭培养瓶中,含水量调至田间持水量的 60%,于 25℃下预培养 7 d。随后在 25℃条件下连续培养 28 d,于培养第 3,7,15,21 和 28 d 更换 0.5 mol·L^{−1} NaOH 吸收液,并以 0.5 mol·L^{−1} HCl 滴定,依据 CO₂ 释放量计算土壤有机碳矿化速率。有机碳积累效率采用¹³C 示踪法测定^[9]。将 20 g 干重土壤置于 250 mL 培养瓶中,加入相当于土壤有机碳含量 2% 的 >99% 原子丰度均标¹³C-葡萄糖,对照组加入等体积去离子水。在 25℃培养 3 d 后,利用稳定同位素质

谱仪测定土壤 ^{13}C 丰度,有机碳积累效率定义为土壤中 ^{13}C 积累量占添加 ^{13}C 总量的比例。产甲烷和甲烷氧化速率通过气相色谱法测定^[19]。称取20 g新鲜土壤加入250 mL密封瓶中,加入去离子水调节至饱和或近饱和状态,随后使用高纯 N_2 反复抽气置换以建立严格厌氧环境,在黑暗条件下于25℃恒温培养28 d,于第1,7,14,28 d采集瓶内顶空气体,采用气相色谱测定 CH_4 浓度,根据 CH_4 浓度随时间的线性增加计算土壤潜在产甲烷速率。将20 g新鲜土壤与去离子水混匀制成土壤浆,通过抽气并充入合成空气以建立好氧条件,随后向培养瓶中注入一定浓度的2 mL高纯 CH_4 。于0,2,4和8 h采集顶空气体,测定 CH_4 浓度变化,根据气体浓度随时间的线性变化计算甲烷氧化速率。土壤胞外酶活性采用荧光底物法测定^[20]。选取 β -葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、木质素过氧化物酶和漆酶作为有机质分解相关酶。将风干过筛土样与缓冲液混匀,加入相应底物,在恒温条件下孵育后,使用酶标仪测定荧光或吸光信号,根据标准曲线计算酶活性,并以单位干土质量表示。

土壤有机碳含量采用高锰酸钾氧化法测定^[17]。有机碳密度依据有机碳含量、土壤容重(环刀法测定)及采样深度计算^[21]。可溶性有机碳采用 $0.5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ K}_2\text{SO}_4$ 提取,并通过总有机碳分析仪测定。颗粒有机碳经六偏磷酸钠分散后通过 $53\text{ }\mu\text{m}$ 筛分获得。矿物结合有机碳通过密度分级去除轻组分,并在去除碳酸盐后测定残留组分的有机碳含量^[22]。微生物量碳采用氯仿熏蒸-提取法测定^[23]。新鲜土壤样品经无乙醇氯仿熏蒸24 h后,以 $0.5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ K}_2\text{SO}_4$ 提取熏蒸与未熏蒸土样中的可溶性有机碳,利用总有机碳分析仪测定提取液碳含量,二者差值计算得到微生物量碳。

1.4 土壤微生物功能基因分析

土壤总DNA采用DNeasy Power Soil Kit (Qiagen)提取。经质检合格的DNA构建文库后,在Illumina NovaSeq 6000平台进行双端测序($2\times 150\text{ bp}$)。原始测序数据使用fastp接头序列去除及低质量序列过滤。高质量reads采用MEGAHIT进行denovo拼接组装^[24]。组装得到的contigs采用Prodigal开放阅读框(ORF)预测^[25],并通过CD-HIT去冗余(序列相似性阈值为95%),构建非冗余基因集。基因功能注释基于KEGG、eggNOG数

据库及自建碳循环功能基因数据库,综合比对蛋白质序列的功能类别^[26-27]。重点解析碳循环相关功能基因,涵盖有氧碳固定、有氧呼吸、厌氧碳固定、一氧化碳氧化、发酵、甲烷生成与甲烷氧化等过程。为定量分析基因丰度,将高质量reads重新比对至非冗余基因集,所有功能基因丰度均以RPKM(每千碱基转录本每百万映射读数)标准化表示。土壤有机质分解相关功能基因从宏基因组注释结果中筛选获得,主要包括参与芳香族化合物、纤维素、半纤维素、几丁质、木质素、果胶及淀粉降解的酶编码基因。

1.5 土壤碳循环代谢产物分析

取0.5 g新鲜土样,加入预冷甲醇:水(4:1)混合溶液进行代谢物提取,经超声处理后离心,收集上清液用于液相色谱-串联质谱(LC-MS/MS, Thermo Fisher Scientific)分析^[6]。代谢物检测分别在正、负离子模式下全扫描采集。原始质谱数据采用XCMS进行峰识别、保留时间校正及峰对齐,并基于内置算法进行数据归一化处理。代谢物注释通过精确质量数($\text{m}\cdot\text{z}^{-1}$)、保留时间及碎片离子信息,结合HMDB、KEGG、MassBank和mzCloud等数据库比对鉴定;注释结果进一步在MetaboAnalyst 5.0平台上进行统计分析和功能分类^[28]。重点筛选并分析参与土壤微生物碳代谢过程中产生或参与转化的有机碳化合物,反映碳利用、转化及生物合成过程,包括碳水化合物、有机酸、脂质、核苷及其衍生物、肽类、甾体、维生素与辅酶等。

1.6 统计分析

为系统评估草地退化对土壤碳循环关键过程及其驱动机制的影响,首先采用单因素方差分析检验土壤碳循环指标及环境因子的显著性差异。为解析土壤碳循环过程、土壤有机碳库、微生物碳循环功能基因及碳循环中间代谢产物之间的耦合关系,基于皮尔逊相关分析筛选显著相关对($|r|>0.6$, $P<0.05$)构建关联网络^[29]。利用R软件中的igraph包计算网络节点数、边数、平均度、平均路径长度、网络半径、聚类系数、网络密度、网络异质性、网络中心性及模块度等拓扑学参数,以表征碳循环各组分之间耦合关系的复杂性与紧密程度^[30]。网络结构通过Cytoscape软件进行可视化展示。为了比较环境因子与土壤微生物特征在不同尺度上对土壤

碳循环关键过程的相对影响,首先将所有变量标准化至0~1的通用量纲,以消除单位和量级差异的影响。为避免多重共线性对参数估计的影响,对所有自变量计算方差膨胀因子(VIF),并在 $VIF > 10$ 时剔除相关变量。同时采用方差分解分析定量评估环境因子与土壤微生物对碳循环关键过程的独立与交互解释量,从而揭示不同驱动因子的相对重要性。为了进一步识别土壤碳循环与环境因子的相关性,对土壤碳循环过程、有机碳库、土壤碳循环微生物功能基因、土壤有机碳代谢产物与环境因子进行 mantel 分析。所有统计分析均在 R 4.0.1 (R Core Team) 中完成。

2 结果与分析

2.1 草地退化对土壤碳循环过程和有机碳库的影响

草地退化导致各类土壤有机碳库均呈下降趋势(图1)。相对于未退化草地,土壤总有机碳含量降低28.37%(图1a),土壤有机碳密度降低14.97%(图1b),矿物结合有机碳降低6.89%(图1c),颗粒有机碳降低48.21%(图1d),溶解性有机碳降低30.87%(图1e),微生物生物量碳降低20.21%(图1f)。方差分析结果表明,颗粒有机碳、溶解性有机碳以及微生物生物量碳随草地退化显著降低($P < 0.05$),其他土壤碳库的变化不显著。

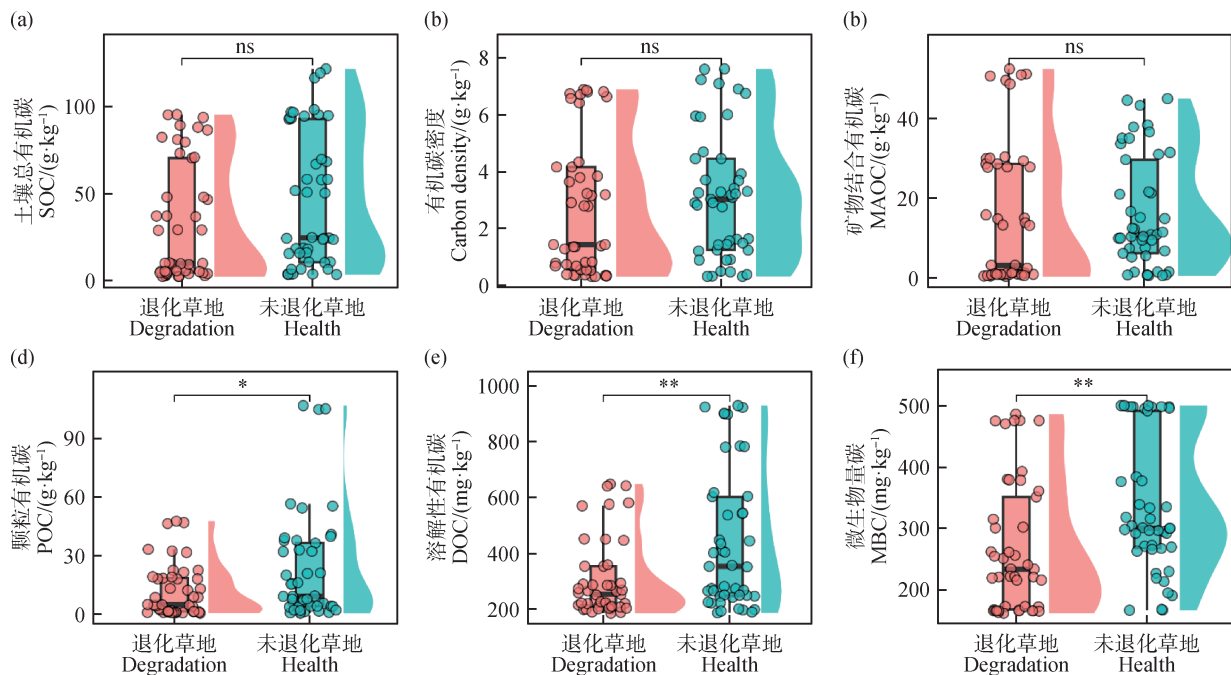


图1 草地退化对土壤有机碳库的影响

Fig. 1 Effects of grassland degradation on soil organic carbon pools

注:*表示差异显著($P < 0.05$),**表示差异极显著($P < 0.01$),ns表示差异不显著($P > 0.05$),下同

Note: * indicates significant difference at $P < 0.05$, ** indicates highly significant difference at $P < 0.01$, and ns indicates no significant difference ($P > 0.05$). The same applies below

草地退化对土壤有机碳周转及有机质分解过程产生了差异化影响(图2)。相对于未退化草地,土壤产甲烷过程增强了40.16%(图2a),甲烷厌氧氧化过程降低了35.94%(图2b),有机碳矿化速率增加56.71%(图2c),有机碳积累效率降低32.51%(图2d)。对于有机质分解相关酶, β -葡萄糖苷酶活性增加4.69%(图2e),纤维二糖水解酶活性降低17.78%(图2f),漆酶(图2g)和木质素过氧化物酶(图2h)活性分别增加0.73%和1.69%。有机碳矿

化速率、有机碳积累效率以及 β -葡萄糖苷酶活性对草地退化表现出显著响应($P < 0.05$),其余碳循环过程和相关酶活性变化均不显著。

2.2 草地退化对土壤微生物功能基因

除需氧碳固定过程相关基因外,其余有机碳周转过程模块基因丰度均随草地退化呈下降趋势(图3a)。与未退化草地相比,需氧碳固定模块(Aerobic C fixation)基因丰度增加11.51%,而需氧呼吸(Aerobic

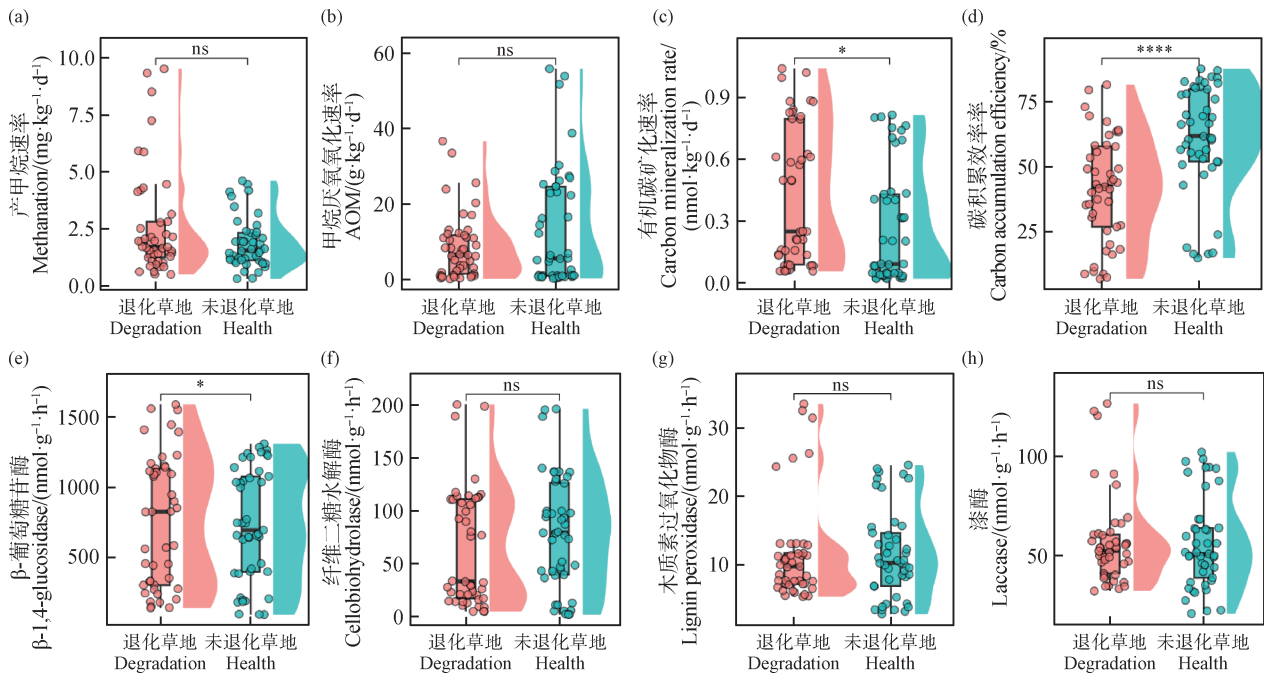


图2 草地退化对土壤碳循环关键过程的影响

Fig. 2 Effects of grassland degradation on soil carbon cycle process

respiration)、厌氧碳固定(Anaerobic C fixation)、一氧化碳氧化(CO oxidation)、发酵(Fermentation)、甲烷氧化(Methane oxidation)和产甲烷模块(Methanogenesis)基因丰度分别降低2.93%,1.51%,2.46%,6.49%,10.74%和12.22%。其中,仅产甲烷过程模块基因丰度的下降达到显著水平($P < 0.05$),其余碳循环过程模块基因丰度变化均不显著。

不同于碳循环周转过程模块基因,除芳香族化合物和几丁质分解模块外,其余有机质分解模块基因随草地退化丰度增加(图3b)。其中,淀粉(Starch)、半纤维素(Hemicellulose)、纤维素(Cellulose)、果胶(Pectin)和木质素(Lignin)分解模块基因丰度分别增加9.39%,0.86%,6.64%,12.35%和2.07%,而几丁质(Chitin)和芳香族化合物(Aromatics)分解模块基因丰度分别降低78.00%和3.09%。除淀粉分解模块基因丰度显著增加外($P < 0.05$),其余有机质分解模块基因丰度变化均未达到显著水平。

土壤碳循环基因多样性分析结果表明,草地退化导致碳周转过程基因(C process gene)多样性和有机质分解基因(C degradation gene)多样性分别降低3.62%和2.66%,整体碳循环功能基因(C cycle gene)多样性下降2.95%(图3c)。其中,仅碳循环功能基因多样性的下降达到显著水平($P < 0.05$),其余多样性指标变化均不显著。

2.3 草地退化对土壤微生物代谢的影响

草地退化对不同碳代谢中间产物类别的丰度产生了差异化影响(图4)。与未退化草地相比,碳水化合物(Carbohydrates)和维生素及辅因子类代谢物(Vitamins and Cofactors)丰度在退化草地中分别增加49.60%和52.80%,有机酸类代谢物(Organic acids)丰度增加11.70%。相反,激素与信号传递物质(Hormones and transmitters)、脂类(Lipids)、核酸(Nucleic acids)、肽类(Peptides)以及类固醇类代谢物(Steroids)丰度均呈下降趋势,其降幅分别为34.30%,20.20%,22.00%,44.20%和35.50%。其中碳水化合物、核酸、肽类出现显著变化($P < 0.05$),其余代谢产物变化均不显著。采用酶化学计量比方法分析土壤微生物对碳、氮和磷的代谢限制状况(图5)。结果表明,与未退化草地相比,退化草地土壤微生物受到显著更强的碳限制(图5d),而磷限制显著减弱(图5e)。

2.4 草地退化对植被和土壤理化性质的影响

草地退化显著改变了植被特征及土壤理化性质(表2)。与未退化草地相比,退化草地的植被地上生物量、植被覆盖度和植物物种丰富度分别降低44.56%,43.56%和23.08%,且差异均达到显著水平($P < 0.01$)。在土壤养分方面,退化草地土壤总氮、速效磷、铵态氮和硝态氮含量均呈下降趋势,降幅分别为25.40%,12.92%,12.76%和39.63%,但上述

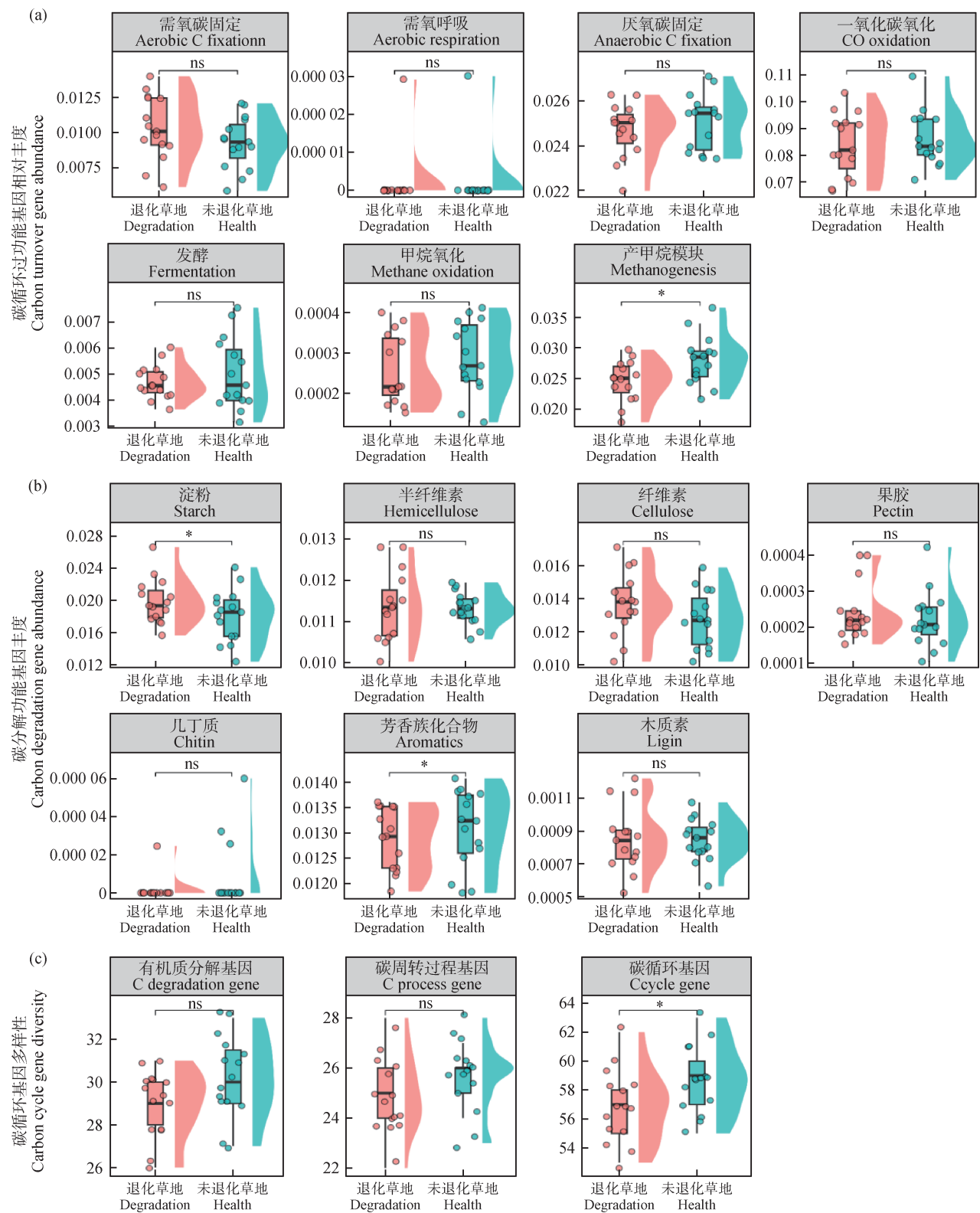


图 3 草地退化对土壤碳循环功能基因的影响

Fig. 3 Effects of grassland degradation on soil microbial carbon cycle functional gene

注:(a)为有机碳周转过程模块基因丰度,(b)为有机质分解模块基因丰度,(c)为不同碳循环模块基因多样性

Note: (a) is gene abundance of organic carbon turnover process modules, (b) is gene abundance of organic matter decomposition modules, (c) is gene diversity of different carbon cycling modules

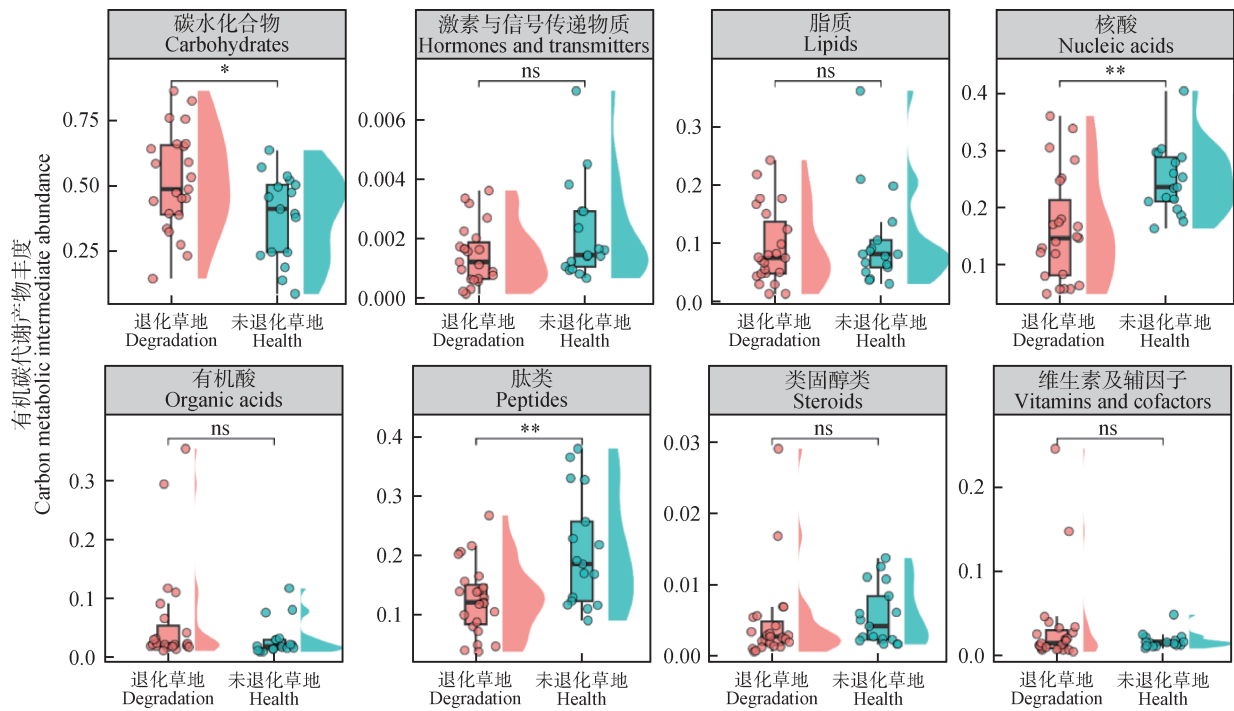


图 4 草地退化对土壤有机碳代谢中间产物的影响

Fig. 4 Effects of grassland degradation on soil organic carbon metabolic intermediates

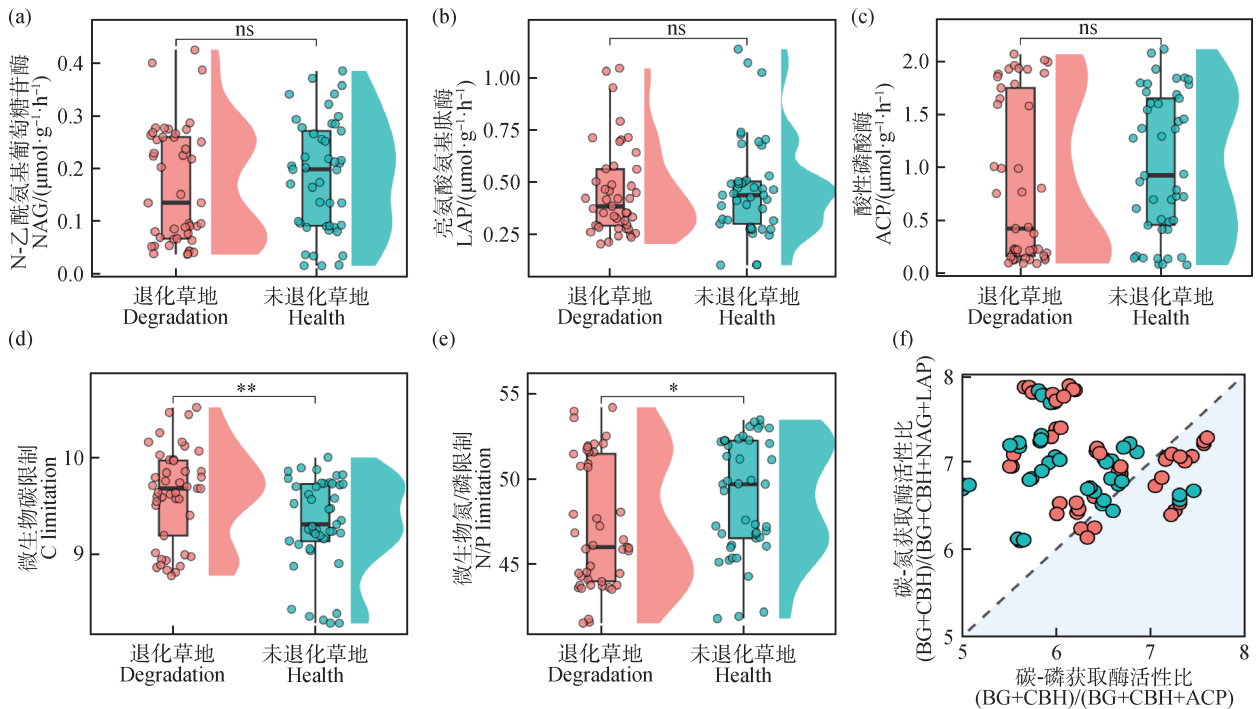


图 5 草地退化对土壤微生物碳、氮、磷限制的影响

Fig. 5 Effects of grassland degradation on soil microbial limitation of carbon, nitrogen and phosphorus

指标差异均未达到显著水平。土壤总磷和pH值在退化草地中略有升高,增幅分别为3.88%和2.21%,差异同样不显著。土壤质地草地退化前后整体变化较小,退化草地中黏粒和粉粒含量分别降低18.34%和4.62%,砂粒含量增加1.78%,但三者差异均未达到显著水平。退化草地中土壤电导率和土壤含水量

分别显著降低了54.81%和47.74% ($P < 0.01$),而土壤容重显著增加19.32% ($P < 0.05$)。

2.5 土壤碳循环的驱动因子

基于土壤有机碳库、碳循环过程以及碳循环功能基因与代谢指标构建的相关性网络表明,草地退

表 2 草地退化对植被和土壤理化性质的影响

Table 2 The effects of grassland degradation on plant feature and soil physicochemistry

环境变量 Environmental indicator	未退化草地 Health	退化草地 Degradation	相对变化 Relative change rate/%	F 统计量 F value	显著性 P value
植被地上生物量 AGB/(g·m ⁻²)	153.8±63.25	85.27±49.88	-44.56	32.572	<0.01
植被覆盖度 Cover/%	78.16±15.53	44.11±24.30	-43.56	62.711	<0.01
植物丰富度 Richness	12.13±4.03	9.33±3.21	-23.08	13.3223	<0.01
土壤总氮 TN/(g·kg ⁻¹)	3.66±2.64	2.73±2.23	-25.40	3.2467	0.08
土壤总磷 TP/(g·kg ⁻¹)	0.51±0.19	0.53±0.22	3.88	0.2103	0.65
电导率 EC/(μS·cm ⁻¹)	486.28±442.08	219.74±168.16	-54.81	14.291	<0.01
土壤速效磷 AP/(mg·kg ⁻¹)	8.10±5.67	7.05±6.75	-12.92	0.6338	0.43
土壤铵态氮 NH ₄ ⁺ -N/(mg·kg ⁻¹)	5.62±2.13	4.90±1.91	-12.76	2.8254	0.10
土壤硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/(mg·kg ⁻¹)	19.85±26.64	11.98±10.24	-39.63	3.4196	0.07
土壤酸碱度 pH	7.90±0.80	8.07±0.92	2.21	0.926	0.34
土壤黏粒 Clay/%	1.84±1.16	1.51±1.07	-18.34	2.0693	0.15
土壤粉粒 Silt/%	21.99±7.64	20.97±10.13	-4.62	0.2891	0.59
土壤砂粒 Sand/%	76.17±8.63	77.53±11.13	1.78	0.4165	0.52
土壤含水量 SWC/%	45.26±30.12	23.65±21.05	-47.74	15.5601	<0.01
土壤容重 BD/(g·cm ⁻³)	0.89±0.33	1.06±0.32	19.32	6.2595	0.01

化显著增强了土壤碳循环各组分之间的耦合程度(图 6)。与未退化草地相比,退化草地碳循环网络表现出更高的网络边数、平均度、网络密度和节点中心性,同时平均路径长度和模块数量明显降低。

基于欧氏距离的 Mantel 分析结果表明,土壤有机碳库、土壤碳循环过程以及碳循环功能基因与代谢在整体结构上均存在显著相关关系($P<0.01$)(图 7a)。其中,土壤有机碳库与碳循环过程之间的相关性最强(Mantels' $r=0.57$),表明碳库格局与碳循环过程变化具有高度一致性;其次为碳循环功能基因与土壤有机碳库之间的相关性(Mantels' $r=0.38$);而碳循环功能基因与碳循环过程之间的相关性相对较弱(Mantels' $r=0.29$)。

对土壤碳循环指标与环境因子的 Mantel 相关性分析结果表明,不同类型的土壤碳循环指标对环境因子的响应存在显著差异(图 7b)。有机碳库与土壤养分和水分条件的相关性最为突出,其中全氮和土壤含水量表现出最高的相关系数。相比之下,碳循环过程与环境因子的整体相关性较弱,但仍与土壤 pH 值、TN 和 SWC 呈显著相关关系。碳循环功能基因主要受无机氮形态的驱动,其中硝态氮和电导率与其变化关系最为密切。土壤碳代谢产物与土壤结构性因子的关联更为显著,表现为与黏粒含量和土壤容重的较高相关性。

方差分解分析进一步揭示了不同因子对碳循环过程和土壤有机碳库变异的相对贡献(图 7c)。对于碳循环过程,有机碳库、碳循环功能基因与代

谢以及环境因子共同解释了其 90% 的变异,其中三者的共同解释部分占 28%,而碳循环功能基因与代谢的独立解释比例最高(25%)。对于土壤有机碳库,碳循环过程、碳循环功能基因与代谢以及环境因子共解释了 99% 的变异,其中三者的共同作用占 59%,碳循环功能基因与代谢的独立解释比例最高(12%),其次为环境因子(10%),而有机碳库自身的独立解释比例相对较低(1%)。

3 讨论

3.1 草地退化对土壤碳循环过程的影响及其机制解析

本研究通过分析土壤碳循环的多个关键过程,揭示草地退化显著改变了高寒草地土壤碳循环过程,具体表现为有机碳矿化速率显著升高、有机碳积累效率显著降低,同时产甲烷过程增强而甲烷厌氧氧化过程受到抑制(图 1)。这些结果与已有研究结论一致。Hu 等^[31]在青藏高原 4 个典型区域的退化样线研究中证实,草地退化不仅直接导致土壤有机碳储量下降,还可通过激活有机碳矿化过程加速原有碳库分解,从而显著增加土壤碳向大气的释放通量。吴佳芯等^[32]研究表明,高强度放牧驱动的草地退化会显著降低土壤微生物碳利用效率,进而削弱土壤有机碳的固持能力。综上,草地退化通过同时增强土壤呼吸与抑制碳固持能力,推动高寒草地土壤碳循环由碳积累向碳释放转变。

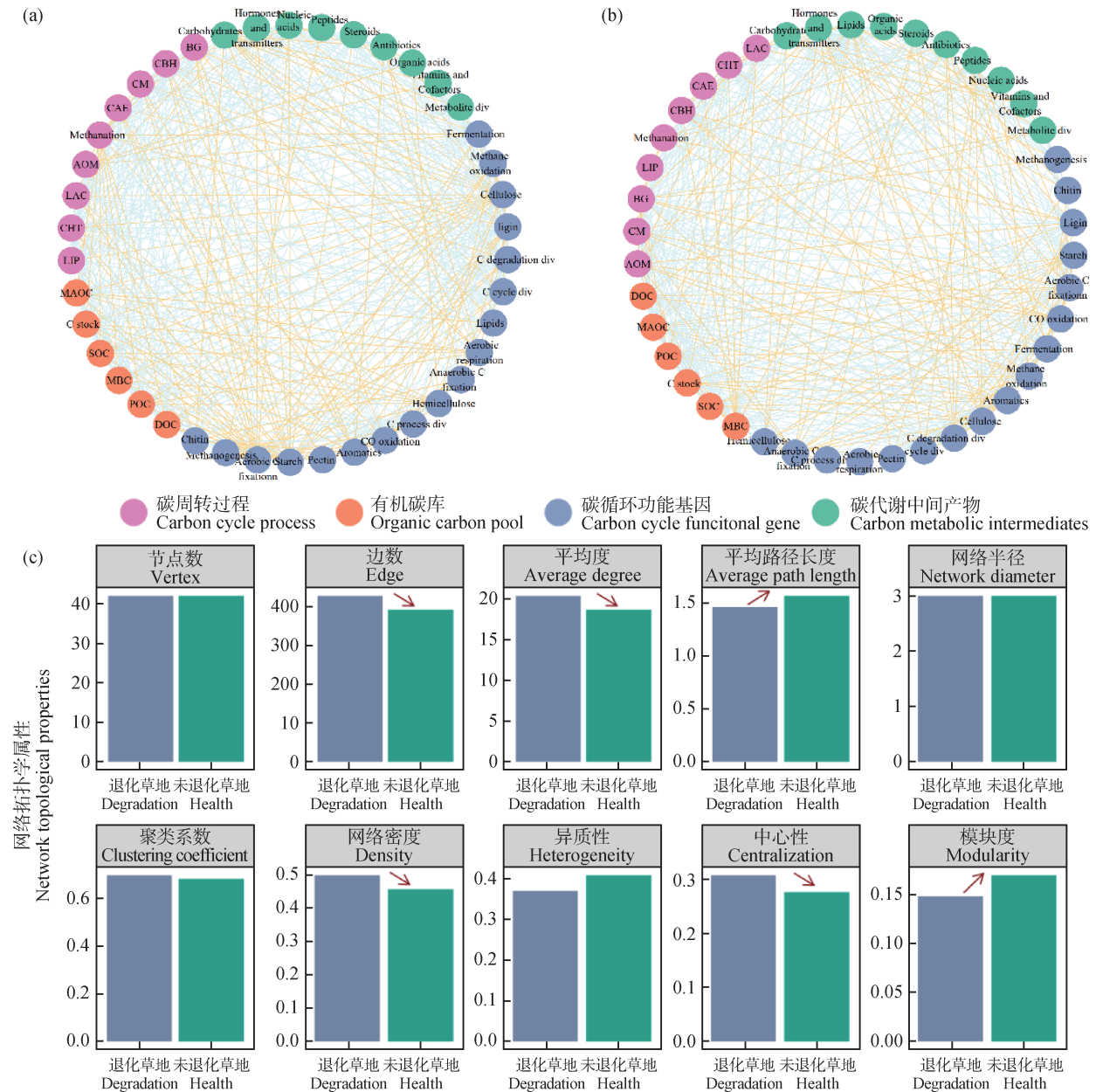


图 6 草地退化对土壤碳循环各指标耦合关系的影响

Fig. 6 The effects of grassland degradation on soil carbon cycle network

注: (a) 为未退化草地碳循环相关性网络图 (b) 为退化草地碳循环相关性网络图, (c) 为退化草地与未退化草地碳循环网络特征比较

Note: (a) represents the carbon cycling correlation network of non-degraded grassland; (b) represents the carbon cycling correlation network of degraded grassland; (c) shows the comparison of carbon cycling network characteristics between degraded and non-degraded grasslands

有机碳矿化速率的显著升高可能与草地退化过程中植被覆盖度和地上生物量大幅下降密切相关。植被退化不仅减少了新鲜有机质输入, 还通过增加土壤裸露面积、降低土壤含水量及提高土壤容重等方式改变土壤微环境, 从而促进微生物对易分解有机碳的快速利用^[8]。同时, 植被覆盖度下降加剧了土壤干湿交替频率, 导致土壤团聚体破裂, 使受物理保护的有机碳暴露并加速矿化^[33]。有机碳积累效率显著降低, 反映微生物将吸收的碳更多地分

配至呼吸代谢而非生物量合成, 削弱了土壤的碳固存能力。值得注意的是, 本研究发现退化草地土壤产甲烷过程显著增强, 而甲烷厌氧氧化过程呈减弱趋势。该结果与部分青藏高原高寒草地甲烷通量的原位观测结果存在差异^[34]。这种差异主要源于实验条件的本质不同: 原位观测反映的是自然状态下的净排放效应, 而本研究通过室内微宇宙培养试验, 将土壤水分调节至接近微生物代谢最适水平, 从而激发了退化草地土壤中潜藏的产甲烷功能, 更

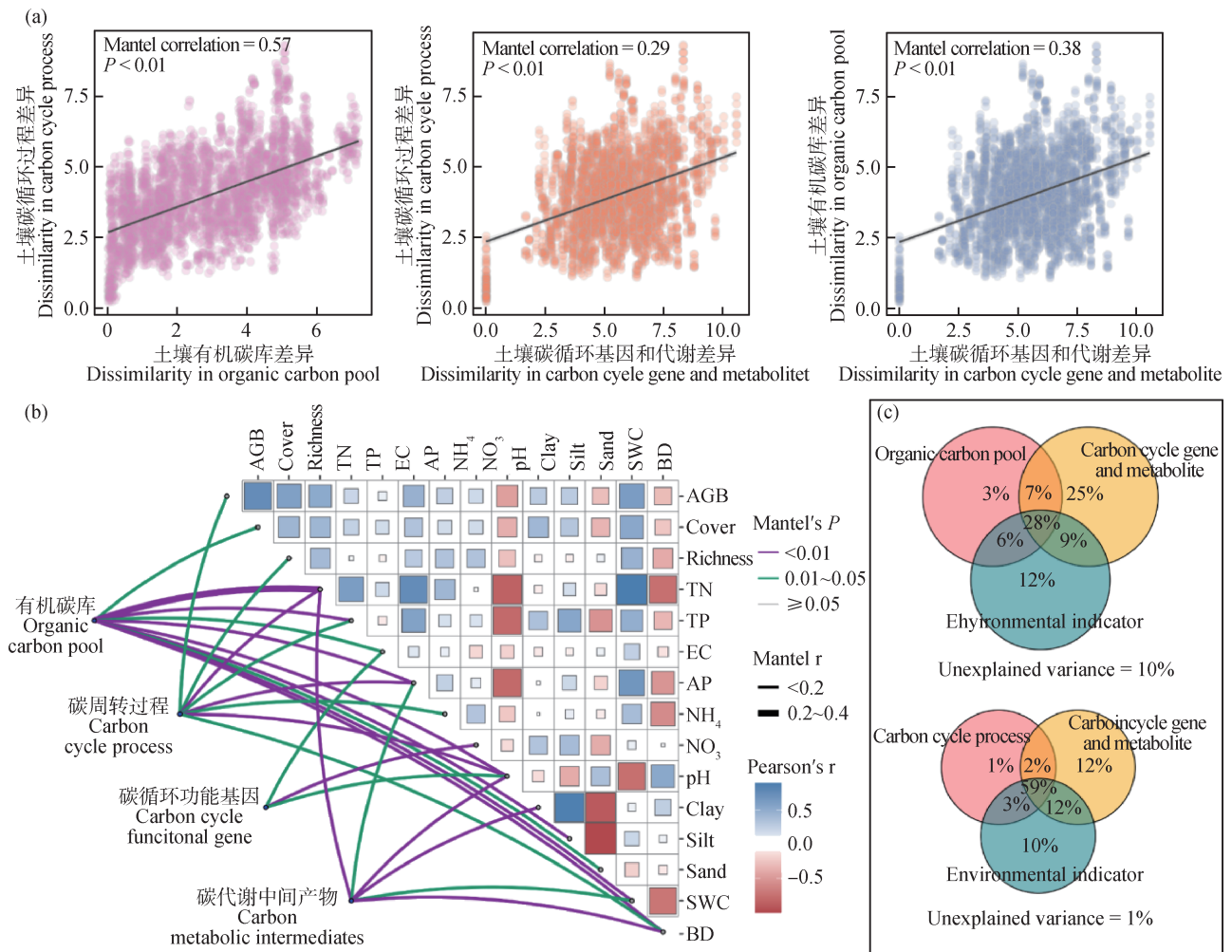


图 7 草地土壤碳循环的主要驱动因子

Fig. 7 The drivers of soil carbon cycle

注:(a)为碳循环指标之间的 mantel 相关性,(b)为碳循环指标与环境因子的 mantel 相关性分析,(c)上图为土壤碳循环过程的方差分解,下图为土壤有机碳库的方差分解

Note: (a) is the Mantel correlation among carbon cycling indices, (b) is the Mantel correlation analysis between carbon cycling indices and environmental factors, (c) is the variance partitioning analysis of soil carbon cycling processes and soil organic carbon pools

真实地揭示了土壤本身的产甲烷能力^[11]。除实验条件差异外,这一结果还与退化草地土壤理化性质变化密切相关。首先,草地退化通常伴随着土壤容重增加和孔隙结构退化,导致土壤气体扩散能力降低,在局部微环境中更易形成厌氧微域,从而为产甲烷微生物提供适宜的生境^[35]。其次,退化过程中土壤含水量整体下降但空间异质性增强,在降水或短期积水条件下,更易在致密土壤中形成还原环境,促进产甲烷通路的快速激活。此外,团聚体破裂释放的溶解性有机碳及低分子有机底物增加,也为产甲烷过程提供了充足的底物来源,进一步提升潜在产甲烷能力^[36]。相比之下,甲烷厌氧氧化过程对电子受体(如硝酸盐、硫酸盐等)及稳定厌氧环境具有更高依赖性^[37],退化草地中养分流失及水分波动增强可能抑制

相关功能微生物活性,从而导致其过程减弱。上述结果表明,在未来青藏高原降水总量增加及极端降水事件频发的背景下,退化草地可能从当前的甲烷汇转变为甲烷排放源,从而对区域温室气体平衡及全球气候变化产生重要的反馈作用。

3.2 草地退化对土壤碳库结构及稳定性的影响

本研究分析表明,草地退化导致土壤各有机碳组分含量普遍降低,且不同碳组分对草地退化的响应存在差异。其中,颗粒有机碳(POC)、溶解性有机碳(DOC)与微生物生物量碳(MBC)显著下降,而矿物结合有机碳(MAOC)及土壤总有机碳的变化相对缓和。这表明草地退化优先损耗活性较高的碳库,对稳定性碳库的影响存在一定滞后性;然

而,长期重度退化仍可能引致这部分稳定碳库的损失^[38]。POC和DOC对草地退化表现出高度敏感性,主要源于二者对植被输入与根系分泌物的强烈依赖。POC主要由未与矿物结合的新鲜植物残体与微生物残体构成,具有周转快、活性高的特点,其大幅下降与地上植被输入减少及可能的物理侵蚀加剧密切相关^[39]。DOC作为微生物可直接利用的碳源,其含量降低可能与植物根系分泌物及凋落物淋溶减少有关,同时也受到土壤含水量下降对其产生与迁移的限制^[40]。草地退化过程中植被生物量和覆盖度显著降低,直接减少了新鲜有机质向土壤的输入,导致周转速率快、更新快的活性碳组分率先衰减。MBC的下降直接反映了土壤微生物总量的缩减,这与退化后碳源和养分等资源匮乏导致微生物生存压力增大相一致^[41]。微生物生物量碳的显著降低不仅削弱了土壤碳储量,还限制了微生物对碳的暂存能力,使得碳更易以呼吸形式释放。相比之下,MAOC主要受矿物吸附与物理包埋机制保护,其形成与稳定性更多依赖于土壤矿物组成及长期转化过程,因而对短期或中等强度退化干扰表现出更强的抵抗能力^[33]。综上,土壤活性碳库与微生物碳库共同驱动了退化草地土壤碳组分结构的变化,降低了土壤碳库的整体稳定性,从而加剧了高寒草地生态系统对外界扰动的敏感性。

3.3 草地退化对土壤微生物功能基因与代谢特征的影响

基于宏基因组与宏代谢组联合分析,本研究发现草地退化显著重塑了土壤微生物碳循环功能基因结构及其代谢策略(图3-4)。宏基因组分析表明,草地退化导致碳循环相关功能基因的整体多样性显著降低,表明土壤微生物群落应对环境波动和分解复杂基质的冗余能力下降,这可能削弱微生物碳循环功能的稳定性^[42]。在有机质分解功能基因层面,退化草地土壤中与淀粉、纤维素、半纤维素及果胶等易分解底物相关基因丰度整体上升,而与几丁质、芳香族化合物等复杂结构底物分解相关的基因丰度则显著下降。这表明微生物的分解策略由利用结构复杂碳源,转向优先利用易于获取的活性碳源^[43]。这一转变与前述退化草地土壤活性碳库减少及微生物碳限制增强的结果相一致,反映了微生物在资源受限条件下的适应性代谢调整。

宏代谢组土壤有机碳代谢产物的变化进一步

证实了上述过程(图4)。退化草地土壤中碳水化合物与有机酸类代谢物显著积累,而与微生物生长及生物合成密切相关的肽类、核酸和脂类等代谢物的含量则显著下降。这一代谢谱特征表明,微生物的整体代谢平衡由生物合成向分解代谢倾斜^[14]。结合酶化学计量分析结果,退化草地土壤微生物受到更强的碳限制,而磷限制相对减弱,表明碳的可利用性已成为制约退化草地土壤微生物代谢活性及碳循环功能发挥的主导因子^[44]。微生物代谢限制的改变直接影响微生物碳利用效率和能量分配策略,进而调控微生物生物量(影响碳固存)及微生物呼吸(影响碳排放)。

3.4 环境因子、土壤微生物功能基因及代谢对土壤碳循环过程和有机碳库的调控效应

多元统计分析表明,环境因子与微生物功能特征在不同尺度上共同驱动了土壤碳循环过程与碳库格局的变化,但二者的作用方式存在差异。Mantel分析显示,土壤有机碳库与碳循环过程之间的相关性最强,且碳库主要受土壤水分与氮素条件驱动(图7a-b),说明草地退化可通过调控土壤水、氮条件影响碳周转过程,进而调控土壤碳库动态^[31]。方差分解结果显示,碳循环功能基因与代谢特征对碳循环过程具有更强的独立解释能力(图7c),表明微生物功能结构与代谢策略调控土壤碳的利用方式与周转路径^[45]。环境因子、碳循环过程及微生物功能特征对土壤有机碳库共同解释率较高(59%),进一步印证了土壤有机碳库的形成与维持是环境约束与生物调控共同作用的结果^[19]。综上,草地退化通过改变植被与土壤环境,塑造了特定微生物群落(如功能基因多样性下降、代谢谱改变),进而通过这些微生物群落的变化直接驱动了碳矿化、积累等关键过程的速率,最终决定了不同碳组分的积累与损耗。

此外,相关性网络分析表明,草地退化显著增强了土壤碳循环系统内部各组分之间的耦合程度(表现为网络密度与中心性增加、平均路径长度缩短),但降低了系统的模块化水平。这表明在退化压力下,碳循环过程、有机碳库、功能基因及代谢产物等环节的相互依赖与协同变化更为紧密。该结果与已有研究一致,即环境压力的增大会强化系统内部的耦合关系^[41]。虽然这种高度耦合的结构可能在短期内提升碳周转效率,但也导致系统对关键因子的敏感性升高,从而削弱其整体稳定性与抗干

扰能力^[46]。综上所述,草地退化通过改变环境条件并重塑微生物功能结构,协同驱动了高寒草地土壤碳循环过程的失衡与碳库稳定性的下降。

4 结论

本研究从碳循环过程-碳库-微生物功能与代谢多要素耦合视角,系统揭示了青藏高原草地退化调控土壤碳循环的关键机制。结果表明,草地退化通过强化有机碳矿化、抑制碳积累,推动土壤由碳汇向碳源转变,其核心在于微生物碳限制加剧及代谢策略由合成向分解转变。该过程主要消耗颗粒有机碳、溶解性有机碳等活性碳库,而对稳定碳库影响相对有限。机制上,土壤水分与氮素通过调控微生物功能基因与代谢过程协同驱动碳循环变化,其中微生物功能发挥主导作用。未来可通过优化水分与养分调控、强化活性碳库补充、施用微生物菌剂等修复措施引导微生物代谢策略向合成代谢倾斜,增强土壤碳固持能力,促进退化草地恢复。

参考文献

- [1] 彭云峰,常锦峰,赵霞,等. 中国草地生态系统固碳能力及其提升途径[J]. 中国科学基金,2023,37(4):587-602
PENG Y F, CHANG J F, ZHAO X, et al. Grassland carbon sink in China and its promotion strategies [J]. Bulletin of National Natural Science Foundation of China, 2023, 37(4): 587-602
- [2] BAI Y F, COTRUFO M F. Grassland soil carbon sequestration: current understanding, challenges, and solutions[J]. Science, 2022, 377(6606):603-608
- [3] SCHARLEMANN J P, TANNER E V, HIEDERER R, et al. Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool [J]. Carbon Management, 2014, 5(1): 81-91
- [4] LIU L L, SAYER E J, DENG M F, et al. The grassland carbon cycle: mechanisms, responses to global changes, and potential contribution to carbon neutrality [J]. Fundamental Research, 2023, 3(2):209-218
- [5] WU M C, XIE S Y, ZANG J X, et al. Multiple anthropogenic environmental stressors structure soil bacterial diversity and community network[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 198:109560
- [6] BROWN R W, CHADWICK D R, ZANG H D, et al. Use of metabolomics to quantify changes in soil microbial function in response to fertiliser nitrogen supply and extreme drought[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 160:108351
- [7] CAO J J, ADAMOWSKI J F, DEO R C, et al. Grassland degradation on the Qinghai-Tibetan Plateau: reevaluation of causative factors[J]. Rangeland Ecology & Management, 2019, 72(6):988-995
- [8] LIU S B, ZAMANIAN K, SCHLEUSS P M, et al. Degradation of Tibetan grasslands: consequences for carbon and nutrient cycles[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2018, 252:93-104
- [9] HU W J, CAI Y, LI X Q, et al. Microbial carbon accumulation efficiency in global soils resolved *via* ¹³C-glucose amendment experiments[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2025, 39(6): e2025GB008553
- [10] ABDALLA K, MUTEA M, CHIVENGE P, et al. Grassland degradation significantly enhances soil CO₂ emission[J]. Catena, 2018, 167:284-292
- [11] WANG P Y, WANG J S, WANG S, et al. Soil moisture threshold of methane uptake in Alpine grassland ecosystems [J]. Global Change Biology, 2025, 31(2):e70062
- [12] ZHOU J C, LIU S, JAN VAN GROENIGEN K, et al. Contrasting responses of particulate and mineral-associated organic carbon stocks to grazing exclusion in an Alpine meadow [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2026, 400:110227
- [13] HUANG Q, WANG B R, SHEN J K, et al. Shifts in C-degradation genes and microbial metabolic activity with vegetation types affected the surface soil organic carbon pool[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 192:109371
- [14] WANG N N, LI K X, YUAN F H, et al. Faster cycling but lower efficiency: A microbial metabolic perspective on carbon loss after wetland conversion to cropland[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 189:109260
- [15] 郝爱华,薛炯,彭飞,等. 青藏高原典型草地植被退化与土壤退化研究[J]. 生态学报, 2020, 40(3):964-975
HAO A H, XUE X, PENG F, et al. Different vegetation and soil degradation characteristics of a typical grassland in the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 964-975
- [16] 张胜男,李富翠,李金波,等. 不同退化程度对坡地草地土壤可溶性有机碳及其特征的影响[J]. 草地学报, 2025, 33(9): 2941-2949
ZHANG S N, LI F C, LI J B, et al. The influence of different degrees of degradation on soil dissolved organic carbon and its characteristics in sloping grassland [J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(9):2941-2949
- [17] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京:中国农业出版社, 2000:42-80
BAO S D. Soil and agricultural chemistry analysis [M]. 3rd Edition. Beijing: China Agriculture Press, 2000:42-80
- [18] BRIDGHAM S D, YE R. Organic matter mineralization and decomposition [J]. Methods in biogeochemistry of wetlands. 2013, 10: 385-406
- [19] MA L, JIANG X L, LIU G H, et al. Environmental factors and microbial diversity and abundance jointly regulate soil nitrogen and carbon biogeochemical processes in Tibetan wetlands [J]. Environmental Science & Technology, 2020, 54(6):3267-3277

- [20] TAŞ N, PRESTAT E, MCFARLAND J W, et al. Impact of fire on active layer and permafrost microbial communities and metagenomes in an upland Alaskan boreal forest [J]. The ISME Journal, 2014, 8(9):1904-1919
- [21] WU H B, GUO Z T, PENG C H. Distribution and storage of soil organic carbon in China[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2003, 17(2):2001GB001844
- [22] WITZGALL K, VIDAL A, SCHUBERT D I, et al. Particulate organic matter as a functional soil component for persistent soil organic carbon[J]. Nature Communications, 2021, 12:4115
- [23] BROOKES P C, LANDMAN A, PRUDEN G, et al. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1985, 17(6):837-842
- [24] LI D H, LIU C M, LUO R B, et al. MEGAHIT: an ultra-fast single-node solution for large and complex metagenomics assembly *via* succinct *de Bruijn* graph [J]. Bioinformatics, 2015, 31(10):1674-1676
- [25] SEEMANN T. Prokka: rapid prokaryotic genome annotation[J]. Bioinformatics, 2014, 30(14):2068-2069
- [26] HUERTA-CEPAS J, SZKLARCZYK D, HELLER D, et al. eggNOG 5.0: a hierarchical, functionally and phylogenetically annotated orthology resource based on 5090 organisms and 2502 viruses [J]. Nucleic Acids Research, 2019, 47 (D1): D309-D314
- [27] KANEHISA M, GOTO S. KEGG Kyoto encyclopedia of genes and genomes[J]. Nucleic Acids Research, 2000, 28(1): 27-30
- [28] PANG Z Q, ZHOU G Y, EWALD J, et al. Using MetaboAnalyst 5.0 for LC - HRMS spectra processing, multi-omics integration and covariate adjustment of global metabolomics data [J]. Nature Protocols, 2022, 17(8):1735-1761
- [29] BOUCHEZ T, BLIEUX A L, DEQUIEDT S, et al. Molecular microbiology methods for environmental diagnosis[J]. Environmental Chemistry Letters, 2016, 14(4):423-441
- [30] CSARDI G, NEPUSZ T. The igraph software [J]. Complex syst, 2006, 1695: 1-9
- [31] HU P L, LIU S J, YE Y Y, et al. Effects of environmental factors on soil organic carbon under natural or managed vegetation restoration [J]. Land Degradation & Development, 2018, 29 (3):387-397
- [32] 吴佳芯, 李邵宇, 韩国栋. 不同放牧强度下荒漠草原土壤化学计量失衡与微生物碳利用效率的联系[J]. 应用生态学报, 2024, 35(8):2108-2118
- WU J X, LI S Y, HAN G D. Linkage between soil stoichiometric imbalance and microbial carbon use efficiency in desert steppe under different grazing intensities[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(8):2108-2118
- [33] LI J Y, CHEN P, LI Z G, et al. Soil aggregate-associated organic carbon mineralization and its driving factors in rhizosphere soil [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 186:109182
- [34] 郭小伟, 戴黎聪, 李以康, 等. 不同退化程度下的高寒草甸主要温室气体通量[J]. 水土保持研究, 2019, 26(5): 188-194, 209
- GUO X W, DAI L C, LI Y K, et al. Major greenhouse gas fluxes in different degradation levels of Alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2019, 26(5):188-194, 209
- [35] PAN T, HOU S, WU S H, et al. Variation of soil hydraulic properties with Alpine grassland degradation in the eastern Tibetan Plateau [J]. Hydrology and Earth System Sciences, 2017, 21(4):2249-2261
- [36] GUO M Z, TANG W, ZHAO G Y, et al. Methane concentration dynamics and association with dissolved carbon in different small artificial waterbodies: implications for origin and emission [J]. Water Research, 2026, 288:124659
- [37] YANG Y, NIU B, et al. Effects of electron acceptors on CH₄ emission in Alpine wetlands[J]. Mires and Peat, 2023, 29:15
- [38] ZHANG H, LIU G H, WU J J. The effect of land degradation and restoration on particulate and mineral-associated organic carbon[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 196:105322
- [39] HU Y, SUN X Y, ZHANG H L, et al. Linking soil organic carbon mineralization to microbial interactions during Alpine grassland degradation [J]. Journal of Environmental Management, 2025, 394:127432
- [40] LIU C, LI L, ZHI Y, et al. Molecular insight into the vertical migration and degradation of dissolved organic matter in riparian soil profiles[J]. Environmental Research, 2024, 245:118013
- [41] ZHANG R, BAI Y F, ZHANG T, et al. Driving factors that reduce soil carbon, sugar, and microbial biomass in degraded Alpine grasslands [J]. Rangeland Ecology & Management, 2019, 72(2):396-404
- [42] LOUCA S, POLZ M F, MAZEL F, et al. Function and functional redundancy in microbial systems[J]. Nature Ecology & Evolution, 2018, 2(6):936-943
- [43] HU Y L, FU L C, AO G, et al. Climate, plant and microorganisms jointly influence soil organic matter fractions in temperate grasslands [J]. Science of the Total Environment, 2025, 958: 178133
- [44] SU N, RONG X M, LIU Y, et al. Achieving sustainable rice production with reduced nitrogen fertilization through unlocking soil organic nitrogen mineralization by alleviating microbial carbon limitation[J]. Field Crops Research, 2026, 340:110382
- [45] WU H W, CUI H L, FU C X, et al. Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: A review[J]. Science of the Total Environment, 2024, 909:168627
- [46] HERNANDEZ D J, DAVID A S, MENGES E S, et al. Environmental stress destabilizes microbial networks [J]. The ISME Journal, 2021, 15(6):1722-1734

(责任编辑 刘婷婷)