

DOI: 10.5846/stxb202108162255

张君红,王健宇,孟泽昕,何佳,董政宏,刘凯茜,陈文青.土壤微生物多样性通过共现网络复杂性表征高寒草甸生态系统多功能性.生态学报, 2022,42(7):2542-2558.

Zhang J H, Wang J Y, Meng Z X, He J, Dong Z H, Liu K Q, Chen W Q. Soil microbial richness predicts ecosystem multifunctionality through co-occurrence network complexity in alpine meadow. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2542-2558.

土壤微生物多样性通过共现网络复杂性表征高寒草甸生态系统多功能性

张君红¹, 王健宇¹, 孟泽昕², 何佳¹, 董政宏¹, 刘凯茜³, 陈文青^{1,*}

1 西北农林科技大学草业与草原学院, 杨凌 712100

2 西安交通大学人居环境与建筑工程学院, 西安 710049

3 中华环境保护基金会, 北京 100062

摘要:土壤微生物多样性在生态系统功能的维持方面发挥着至关重要的作用,但是土壤生物多样性与生态系统功能(Biodiversity-ecosystem function, BEF)关系仍存在争议。以往的研究多基于简单多样性指标(如物种数、香浓多样性指数等)对BEF关系进行探究,忽略了物种间复杂的相互作用在BEF关系中的重要性。以青藏高原米拉山高寒草甸为研究对象,使用Illumina MiSeq高通量测序技术测定了6个海拔高度(3755 m、3994 m、4225 m、4534 m、4900 m、5120 m)土壤细菌和真菌群落特征,分析了简单微生物多样性指标(物种数)和共现网络复杂性与生态系统多功能性(Ecosystem multifunctionality, EMF)的关系,以期进一步揭示微生物多样性与EMF的关系。共现网络分析表明,表征土壤细菌和真菌网络复杂性的节点(Node)和边(Link)沿海拔高度的升高显著下降($P<0.05$)。土壤细菌和真菌的多样性和网络复杂性均沿海拔的升高显著下降($P<0.05$),而且网络复杂性比相应的多样性下降明显。在未控制环境因素时,真菌和细菌的多样性和网络复杂性均与EMF显著正相关($P<0.05$);其中真菌和细菌网络复杂性对EMF的解释度高于相应多样性对EMF的解释度。通过偏回归分析(Partial least squares regression, PLSR)控制年降水、年均温、黏粒含量、盐基离子和酸性离子等气候及土壤环境因子影响后,土壤细菌和真菌物种多样性与EMF的显著正相关关系变为不相关($P>0.05$),而网络复杂性与EMF的显著正相关关系($P<0.05$)仍然存在。利用方差分解分析(Variance partition analysis, VPA)将环境因子纳入对EMF的影响后发现,土壤微生物网络复杂性和环境因子对EMF变化的解释度可达80%,高于土壤微生物多样性与环境因子对EMF变化的解释度。结构方程模型(Structural equation model, SEM)分析进一步显示,土壤细菌多样性和真菌多样性通过促进对应共现网络的复杂性,间接对EMF产生正向影响。综上所述,相较于简单的多样性指标,土壤微生物网络复杂性对EMF具有更好的解释度和预测性,微生物多样性主要通过促进网络复杂性间接正向影响EMF。研究结果扩展了BEF关系的研究,证明微生物物种多样性主要通过促进对应的网络复杂性维持EMF。

关键词:环境因子;海拔;微生物多样性;微生物共现网络;网络复杂性;生态系统多功能性

Soil microbial richness predicts ecosystem multifunctionality through co-occurrence network complexity in alpine meadow

ZHANG Junhong¹, WANG Jianyu¹, MENG Zexin², HE Jia¹, DONG Zhenghong¹, LIU Kaiqian³, CHEN Wenqing^{1,*}

1 College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

2 School of Human Settlements and Civil Engineering, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710049, China

基金项目:西北农林科技大学“青年英才培育计划”(2452020005);国家林业和草原局科技创新青年拔尖人才专项(2020132614);国家自然科学基金青年项目(31802127)

收稿日期:2021-08-16; 采用日期:2022-02-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chen_wq@nwsuaf.edu.cn

3 China Environmental Protection Foundation, Beijing 100062, China

Abstract: Soil microbial diversity plays an indispensable role in maintaining ecosystem functions. However, the relationship of soil biodiversity-ecosystem function (BEF) remains debated. Existing studies of soil BEF relationship typically focus on the diversity metric (richness, Shannon's diversity index), neglecting the importance of complex interactions among microbiome members in the BEF relationship. This study was based on the alpine meadows in Mount Mila of the Tibetan Autonomous Region. We used Illumina MiSeq high-throughput sequencing technology to measure the soil bacterial and fungal community characteristics in six elevations (3755 m, 3994 m, 4225 m, 4534 m, 4900 m, 5120 m) and analyzed the links between simple soil microbial diversity indicators (richness) and co-occurrence network complexity and ecosystem multifunctionality (EMF), in order to further reveal the relationship between soil microbial diversity and EMF. The co-occurrence network analysis showed that the nodes and links characterized the complexity of soil bacterial and fungal networks decreased significantly with the increase of elevation ($P < 0.05$). Soil bacterial and fungal richness and network complexity showed a significant downward trend along the elevation gradient ($P < 0.05$), and the decreasing trend of network complexity was more obvious than the corresponding richness. Soil bacterial and fungal network complexity and richness were significantly positively correlated with EMF ($P < 0.05$) when the environmental factors were not controlled, and EMF was more strongly explained by fungal and bacterial network complexity than by diversity. After controlling the influence of climate and soil environmental factors such as mean annual precipitation, mean annual temperature, clay content, soil base mineral cations content, soil acid cations content by partial least squares regression (PLSR), the significant positive correlation between soil bacterial and fungal network complexity and EMF still existed ($P < 0.05$), while the significant positive correlation between soil bacterial and fungal richness and EMF became irrelevant ($P > 0.05$). The variance partition analysis (VPA) was used to include the environmental factors into the influence of EMF, and the result showed that soil microbial network complexity and environmental factor explained 80% of EMF variation, which was higher than that of soil microbial diversity and environmental. Structural equation model (SEM) showed that soil bacterial and fungal richness had an indirect and positive impact on EMF by promoting the corresponding network complexity. In summary, the results showed that soil microbial network complexity was a better predictor of EMF than soil richness and microbial richness on EMF was indirectly driven by positively mediating corresponding network complexity. The results of this study extended the research on the relationship between biodiversity and ecosystem functions, and proved that microbial richness maintained EMF mainly by promoting corresponding network complexity.

Key Words: environmental factors; elevation; microbial diversity; microbial co-occurrence network; network complexity; ecosystem multifunctionality

生物多样性与生态系统功能(BEF)的关系是当前生态研究的热点问题^[1]。土壤微生物群落是陆地生态系统的重要组成部分,在养分循环、有机物分解和促进植物生长等生态功能方面发挥着重要作用^[2-5]。由于土壤微生物不仅具有高度的物种多样性,而且物种间存在复杂的相互作用关系,因此,揭示土壤微生物多样性与生态功能的关系除了关注其物种数量效应外还需进一步考虑微生物间复杂的相互作用关系^[5-7]。早期对 BEF 的研究多侧重于单一生态功能与生物多样性的关系^[8-10]。随着研究的深入,人们逐渐认识到较高的生物多样性能显著提高生态系统对多种生态系统功能的支持能力,并将生态系统能够同时维持多种生态系统功能和服务的能力定义为生态系统多功能性(EMF)^[9]。相较于单一生态功能的研究,EMF 可使生物多样性的多功能冗余减小,并且使多样性的重要性得以体现^[11-12],因此 EMF 能更好地反映 BEF 关系。

土壤微生物多样性与生态系统功能的关系仍然存在争论^[13-16]。虽然相关的原位调查研究^[13, 17]和控制实验^[14, 18]的研究结果均表明微生物多样性与生态功能存在显著的正相关关系,但也有研究显示两者间存在负相关^[15]和无显著关联关系^[16]。上述研究均基于微生物多样性中的物种数目与 EMF 的关系展开,忽视了

复杂微生物群落间的相互作用关系在生态系统功能维持中的作用。在自然环境中,微生物通过协同、竞争及拮抗等一系列直接和间接的生态作用相互关联形成微生物网络^[7, 19]。该网络是生态系统实现能量流动、物质循环和信息传递基本功能的基础^[19–20]。此外,微生物间的相互作用关系受时间和空间尺度的影响,不同尺度上同一共存物种间的关系存在差异^[21],相同的共存物种并不代表着相同的种间关系。以往的研究多单独考虑微生物物种多样性对生态系统功能的影响,缺少综合考虑物种多样性和微生物互作网络对 EMF 影响的研究,因此不能全面反映 BEF 关系^[2, 13, 19]。

微生物共现网络可揭示微生物间复杂的相互作用关系,能反映物种多样性不能反映的生态联系和生态过程^[7, 22–23]。当前研究多关注不同生境微生物共现网络的模式或结构特征,微生物网络结构与生态功能间的关系仍缺乏进一步研究^[24–27]。Wagg 等^[19]通过室内微生物多样性控制试验,利用边密度作为微生物网络复杂性指标来表征微生物间复杂的相互作用关系,证实土壤微生物网络复杂性在维持生态系统功能方面发挥着积极作用。这项研究通过不同孔径筛网对天然草地生态系统采集到的土壤过筛,根据微生物个体尺寸差异构建了不同群落复杂性的微生物群落,尽管可在一定程度反映群落复杂性对生态功能的影响,但该方法划分出的群落并不能代表自然环境中的微生物群落,微生物在自然环境中并非根据人为划分的个体尺寸聚集成群落,而是由一系列生物和非生物因子长期共同作用形成群落^[19, 28]。因此,本研究采用原位调查试验分析原位生境中微生物网络复杂性与 EMF 的联系以期深化对微生物 BEF 关系的认识。

青藏高原是世界海拔最高和面积最大的高原,在涵养水源、调节气候以及土壤有机碳固持等生态功能方面发挥着重要作用^[29–31]。青藏高原高寒生态系统对气候变化十分敏感,气候变化会导致微生物多样性丧失,进而对 EMF 产生不利影响^[1]。高寒草甸作为该系统具有代表性的草地生态系统类型,研究该区域土壤微生物多样性和网络复杂性与 EMF 的关系对全球变化背景下高寒草地生态系统生态功能的维持具有重要意义^[1, 32–33]。高寒生态系统中的气候和土壤特性在不同海拔高度上差异较大,环境因子会影响微生物群落组成以及微生物间的相互作用^[27, 34–35]。因此,本研究于青藏高原高寒草甸选取了 6 个海拔高度(3755 m、3994 m、4225 m、4534 m、4900 m、5120 m),分析了微生物多样性和网络复杂性与 EMF 的联系,进一步揭示该区域微生物多样性与 EMF 的关系,以期为全球变化背景下高寒草地生态系统生态功能的微生物调控机制提供更全面的见解。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于西藏自治区米拉山西坡(29°49′59″—29°49′42″N, 91°37′55″—92°20′22″E),海拔 3700—5300 m,区域年均温-0.8—5.3℃,年降水量 250—640 mm,雨热同期,多集中于生长季(5—9 月)。土壤类型以高山草原土、高山草甸土和高山寒冻土为主^[36–37]。植被类型以高寒草甸为主,主要有三刺草(*Aristida trisetia*)、固沙草(*Orinus thoroldii*)、喜马拉雅草沙蚕(*Tripogon hookerianus*)、白草(*Pennisetum flaccidum*)、丝颖针茅(*Stipa capillacea*)、长芒草(*Stipa bungeana*)等^[37–38]。沿海拔高度(3755 m、3994 m、4225 m、4534 m、4900 m 和 5120 m)选取坡度、坡向一致且无明显的家畜和人为活动干扰,具有代表性的植被和土壤特性的 6 个 50 m×50 m 样地。

1.2 样品采集

于 2019 年 8 月(该地区植物生物量最大时期),在 6 个样地内以五层嵌套的四边形取样方式设置 20 个 1 m²(1 m×1 m)样方(图 1),样方分别位于四边形的四个角。以单位面积内物种的数量作为植物多样性(Plant richness, PSR)指标。齐地刈割收集地上植物部分,置于 105℃烘箱 0.5 h 杀青后,60℃烘至恒重,称重即得地上生物量。本研究使用植物生物量表征地上净初级生产力(Aboveground net primary production, ANPP)^[28]。用土钻采集表层土壤样品(直径 5 cm,深度 20 cm),每个样方内采集 6—7 个子样,去除杂质混合均匀后过 2 mm 土筛,将所得土壤样品分两部分:一部分带回室内冰箱置于 4℃储存,用于测定土壤理化性状

和部分生态功能指标;另一部分储存于 -80°C 冰箱,用于微生物分析。

1.3 气候和土壤因子测定

将土壤与水 1:2.5 混合成悬浊液,使用 pH 计(UV-1800, Shimadzu, Japan)测定土壤 pH 值。采用烘干法测定土壤含水量(Soil moisture, SM),具体操作为称取 5 g 土壤在 105°C 烘 12 h。取 1 g 风干土壤,加入 20 mL 的 0.11 mol/L 乙酸,先于离心机中以 30 rpm 离心 20 h,后 3000 rpm 离心 20 min,得到土壤可交换阳离子(Na^{+} 、 K^{+} 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Al^{3+})提取物,随后使用 ICP-OES(Spectro Analytical UK, Halesowen, UK)测定其含量^[39]。参照 Kettler 等人^[40]的方法测定土壤质地,即砂粒、粉粒和黏粒含量(Sand%, Silt%, Clay%)。具体操作步骤如下:取 15 g 风干土壤,加入 3%的六偏磷酸钠溶液 45 mL,于往复振动筛 120 rpm 振动 2 h,后将土壤悬浮液过 0.053 mm 筛收集砂粒。将过筛后的土壤溶液充分搅拌,室温下静置 2 h,上部悬浮液部分即为黏粒,沉淀部

分为粉粒。将收集到的砂粒和粉粒于 105°C 下烘干至恒重,计算其占原始样品质量的百分比,即为砂粒和粉粒含量,100%减去砂粒和粉粒含量得黏粒含量。通过 CHELSA (<http://chelsa-climate.org/>) 在 30 弧秒(约 1 km)分辨率下得到 6 个海拔的年均温(Mean annual temperature, MAT)和年降水量(Mean annual precipitation, MAP)^[41—42]。

1.4 DNA 提取、高通量测序及生物信息学分析

每个土样各称取 3 份 0.25 g 土壤,按 PowerSoil DNA 提取试剂盒(MO BIO laboratories, Carlsbad, CA, USA)说明书提取微生物 DNA,然后将其合并以减少误差。在 1%琼脂糖凝胶上分离和识别 DNA 提取物,并使用 NanoDrop UV-Vis 分光光度计(ND-2000c, NanoDrop Technologies, DE, USA)测定提取 DNA 的浓度和纯度。使用 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGTAA-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 扩增细菌 16S rRNA 基因^[43], ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3') 和 ITS2-2043R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3') 扩增真菌 ITS 基因^[44],并通过上海美吉生物医药有限公司在 Illumina MiSeq 测序平台对扩增产物进行高通量测序。

按 Caporaso 等人^[45]的方法使用 QIIME 1.9.1 对序列进行优化和数据质控,具体步骤如下:(i)在 50 bp 的滑动窗口内,去除序列平均质量小于 20,长度小于 50 bp 和模糊碱基数;(ii)对长度大于 10 bp 的重复序列进行组装,无法组装则去除;(iii)根据 barcode 和引物区分样品,并调整序列方向。随后使用 UPARSE 在 97%的相似性阈值下划分分类操作单元(Operational taxonomic units, OTUs)和去嵌合体^[46]。基于 SILVA 数据库(SILVA 132)和 UNITE 真菌 ITS 数据库(7.2 版),利用 RDP 分类器对 75%相似阈值的 OTU 进行分类学分析^[47—48]。细菌和真菌群落的 OTUs 分别作为细菌(Bacterial richness, BR)、真菌多样性(Fungal richness, FR)指标。

1.5 生态系统功能测定和生态系统多功能性指数计算

本研究选取了与土壤微生物密切相关的 10 个生态功能参数来表征 EMF。以上功能参数包括植物多样性(PSR)、净初级生产力(ANPP)、土壤有机碳含量(Soil organic carbon, SOC)、全氮含量(Total nitrogen, TN)、硝态氮含量(Nitrate nitrogen, $\text{NO}_3^{-}\text{-N}$)、铵态氮含量(Ammonium nitrogen, $\text{NH}_4^{+}\text{-N}$)、总磷含量(Total phosphorus, TP)、土壤有效磷含量(Available phosphorus, AP)、碳矿化速率和 N_2O 排放;这些参数是当前 EMF 研究中广泛使用的生态功能指标^[45, 49—52]。其中,PSR 和 ANPP 与植物生长相关,ANPP 可提供农业价值服务^[52—53]。

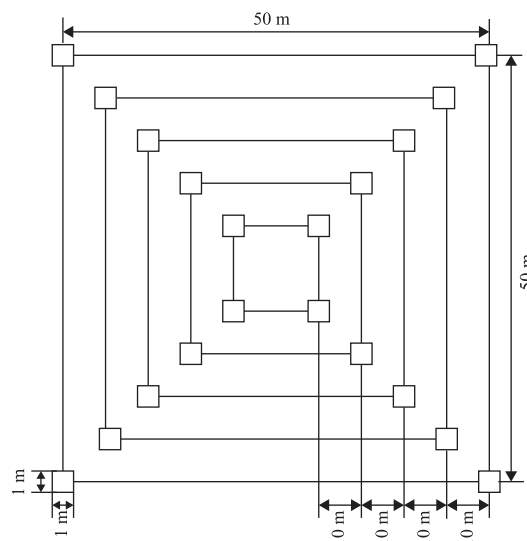


图 1 取样示意图

Fig.1 Sampling scheme

SOC、TN、 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N、TP、AP、碳矿化速率和 N_2O 排放则是影响土壤非生物和生物过程的关键属性,能表征生物地球化学循环、土壤碳固存、养分可用性和土壤肥力^[17, 19, 49, 51]。PSR 和 ANPP 测定方法如上文所述。SOC、TN、 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N、TP、AP、碳矿化速率和 N_2O 排放生态功能参数测定方法如下。用 1 mol/L 盐酸去除土壤中的无机碳后,使用 TOC 分析仪(Shimadzu, Kyoto, Japan)测定 SOC。按照凯氏定氮法,经硫酸-混合催化剂消煮后,使用 2300 Kjeltec Analyzer Unit 自动定氮仪(FOSS, Hillerod, Sweden)测定土壤 TN。使用 2 mol/L KCl 浸提土壤中的 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N,通过 Flow-Solution analyzer(Flowsys, Ecotech, Essen, Germany)测定 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 含量。使用硫酸-高氯酸消煮法提取 TP^[54],0.5 mol/L NaHCO_3 溶液提取土壤中的土壤 AP,采用钼蓝比色法通过紫外分光光度计(UV-1800, Shimadzu, Kyoto, Japan)测定 TP 和 AP 含量。采用培养法测定每个样方土壤碳矿化速率和 N_2O 通量,首先取两份 40 g 风干土壤分别置于 250 mL 广口瓶中,加蒸馏水至其含水量达 50% 田间持水量(Water holding capacity, WHC),用微孔聚乙烯薄膜密封,于 25℃ 下预培养 6 天。取一个 20 mL 的玻璃瓶,加入 5 mL 1 mol/L NaOH 溶液,随后将其置于其中一个装有土壤的广口瓶中密封培养 30 天,在培养期间的第 2、4、6、10、15、21、30 天更换新的 NaOH 溶液玻璃瓶。使用盐酸滴定法测定 NaOH 溶液吸收的 CO_2 ,以此估算土壤碳矿化速率。第二个广口瓶用于测定 N_2O 通量。于第 2、4、6、10、15、21、30 天,使用橡胶密闭 60 min,并于第 10、20、40、60 min 使用抽气针筒采集 N_2O ,将收集到的气体分别转移到真空玻璃瓶中,使用气相色谱仪(HP7890A, Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA)分析。对每个采样日 60 min 内的 4 个测量值使用线性插值法得到各采样日的 N_2O 通量。

使用平均值法计算 EMF 指数。首先将上述 10 种生态功能参数通过 $(X_{\text{raw}} - X_{\text{min}})/(X_{\text{max}} - X_{\text{min}})$ 标准化,再计算平均值即得 EMF 指数;其中, X_{raw} 代表每个样方的生态功能值, X_{max} 代表所有样方的最大生态功能值, X_{min} 代表所有样方的最小生态功能值^[5, 52]。

1.6 微生物共现网络构建与分析

由于微生物共现网络模式受扩散限制和环境过滤等某些生态过程影响^[55],因此本研究对每个海拔高度 20 个样方的土壤微生物群落构建综合网络,可最大程度减少上述生态过程对微生物网络的影响。在构建网络之前,移除丰度小于 0.015% 和单个样地物种出现频率小于 5 的 OTUs。通过计算 Spearman 相关系数和 Jaccard 距离,基于随机矩阵理论(Random matrix theory, RMT)方法,确定构建微生物共现网络的阈值^[26]。通过 Permutation 和 Bootstrap,迭代 1000 次获得 Spearman 相关系数和 Jaccard 距离的 P 值。然后使用 Brown's 方法合并上述 P 值^[56]。根据 Benjamini-Hochberg 等人^[57]的方法控制 False discovery rate(FDR)对 P 值进行校正,使用 FDR 校正后具有统计显著性($P < 0.05$)的关系构建综合网络。使用 R 语言 igraph 包和 Gephi 对网络进行可视化。随后我们使用 R 语言 igraph 包的 subgraph 函数从上述所构建的综合网络中提取每个样方(每个海拔各 20 个)的子网络(Sub-network),每个子网络由每个样方所包含的 OTUs 以及 OTUs 间的关系构成^[19, 58]。由于表征网络的复杂性的节点(Node)、边数(Link)、连接性(Connectance)和边密度(Linkage density)存在极显著相关性,因此本研究使用边密度作为真菌(Fungal network complexity, FNC)和细菌网络复杂性(Bacterial network complexity, BNC)指数^[19, 25-26, 59],以探究其与 EMF 的关系。节点为 OTU,边为 OTUs 间的联系,连接性表示网络中节点间实际发生的相互作用数之和(边之和)占总的潜在相互作用数(边数)的比例,边密度由边数除以节点数得到^[19, 25-26, 59]。

1.7 统计分析

使用单因素方差分析(One-way analysis of variance)和 Duncan 多重比较检验比较不同海拔高度间环境因子(SM、pH、 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Al^{3+} 、Clay、Silt、Sand)的变化。采用主成分分析(Principal component analysis, PCA)分别提取土壤 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 H^+ 、 Al^{3+} 含量的第一主成分作为代表盐基离子(Soil base mineral cations, SBC)和酸性离子(Soil acid cations, SA)的综合指标,并引入后续的分析,通过提取主成分可减少上述离子间的共线性^[60]。使用普通最小二乘法回归(Ordinary least squares linear regressions)分别分析微生物属性(BR、FR、BNC、FNC)与 EMF,海拔与微生物属性(BR、FR、BNC、FNC)的关系。使用 Pearson 相关分析分别筛

选出与微生物属性 (BR、FR、BNC、FNC) 和 EMF 均显著相关的非生物因子,通过偏线性回归 (Partial least squares regression, PLSR) 排除上述非生物因子影响,分析微生物属性 (BR、FR、BNC、FNC) 和 EMF 指数的关系。将非生物因子对 EMF 的影响纳入方差分解分析 (Variance partition analysis, VPA), 评估气候 (MAT、MAP)、土壤因子 (SM、SBC、SA、Clay、Silt、Sand)、微生物多样性 (BR、FR) 和微生物网络复杂性 (BNC、FNC) 对 EMF 的影响。通过构建结构方程模型 (Structural equation model, SEM) 进一步分析环境因子 (MAT、SM、SBC、SA、Clay)、微生物多样性 (BR、FR)、微生物网络复杂性 (BNC、FNC) 与 EMF 的直接和间接关系。在进行 SEM 构建之前,基于先验知识预先设定系统内因子间的关系 (表 1,图 2)。SEM 分析的数据均使用 R 语言的 scale 函数进行标准化,且通过 Pearson 相关分析保证所有变量间均存在显著的线性关系 ($P<0.05$),并且不存在多重共线性 ($r<0.8$)。模型拟合度符合以下条件: $0.97\leq CFI\leq 1.00$; $0.95\leq GFI\leq 1.00$; $0.95\leq NFI\leq 1.00$; $0\leq X^2/df\leq 2$ 且 $0.05<P\leq 1.00$; $0\leq RMSEA\leq 0.05$ 且 $0.10<P\leq 1.00$ 。统计分析由 R 4.0.3 完成,SEM 分析由 IBM SPSS Amos 24.0 完成,绘图由 Sigmaplot 14.0 完成。

表 1 结构方程先验模型路径依据

Table 1 Rationales of pathways in priori structural equation model

路径 Pathway	依据 Rationale
1.气候因子→土壤因子	气候会通过风化过程影响土壤质地、土壤 pH 和土壤阳离子含量 ^[61] 。年降水会影响土壤含水量 ^[62]
2.气候因子→细菌多样性	气候因子会影响土壤微生物多样性,例如:降雨的减少会减少微生物多样性 ^[63–64] ,升温则会增加微生物多样性 ^[17, 65]
4.气候因子→真菌多样性	
3.气候因子→细菌网络复杂性	
5.气候因子→真菌网络复杂性	气候通过调节微生物代谢和生长影响微生物成员间的联系 ^[26, 66]
6.土壤因子→真菌多样性	土壤含水量、土壤 pH 和土壤阳离子含量是微生物多样性的重要驱动因子 ^[67–69] ,土壤质地会通过影响土壤团聚体和土壤含水量从而影响微生物多样性 ^[70]
8.土壤因子→细菌多样性	
7.土壤因子→真菌网络复杂性	共现网络反应了微生物间的关系,而土壤含水量、土壤 pH、土壤阳离子和土壤质地会影响微生物的相互作用,因此上述土壤因子可以影响微生物共现网络的拓扑结构特征 ^[71]
9.土壤因子→细菌网络复杂性	
10.细菌多样性↔真菌多样性	
11.细菌网络复杂性↔真菌网络复杂性	细菌和真菌间由于共享微生境,导致细菌与真菌间存在着密切的物理、化学和代谢相互作用 ^[72]
12.细菌多样性→细菌网络复杂性	微生物多样性是决定微生物网络结构的重要因素,是形成网络的重要部分 ^[73]
13.真菌多样性→真菌网络复杂性	
14.气候因子→生态系统多功能性	
15.土壤因子→生态系统多功能性	年均温和年降水可调控生态系统多功能性 ^[74–75]
16.细菌多样性→生态系统多功能性	土壤含水量、土壤 pH、土壤阳离子和土壤质地是生态系统多功能性的关键驱动因子 ^[13]
17.真菌多样性→生态系统多功能性	
18.细菌网络复杂性→生态系统多功能性	土壤微生物多样性维持着植物生产力、养分循环和有机质降解等重要生态功能和服务 ^[17]
19.真菌网络复杂性→生态系统多功能性	
20.土壤质地→土壤含水量	不同土壤微生物类群间通过形成复杂的相互作用关系以维持生态系统功能 ^[76]
21.土壤含水量→土壤酸性离子	土壤质地是影响土壤含水量的重要因素,其中黏粒含量对含水量的影响最大 ^[77–78]
22.土壤酸性离子↔土壤盐基离子	较高的土壤含水量有利于提高土壤酸缓冲能力,导致酸性离子降低 ^[79]
	铝胁迫会影响钙镁积累,另一方面,盐基离子对铝的吸收和积累表现为抑制效应 ^[80] 。交换性阳离子缓冲体系是土壤中一种重要的酸缓冲体系,但随着 pH 的降低,由于氢离子在土壤中的交换能力强,其易于盐基离子争夺吸附位点,使盐基离子易随水淋失,从而减弱酸缓冲能力 ^[81]

表中箭头指示的方向表示各变量间的因果关系,序号指代各作用路径

2 结果与分析

2.1 不同海拔高度环境因子的特征

在青藏高原高寒草甸地带,不同海拔高度间年均温变幅为 $-0.8\sim 5.3^{\circ}\text{C}$,年均降水量变幅为 $250\sim 640\text{ mm}$ 。土壤 K^+ 、 Al^{3+} 、粉粒和砂粒含量沿海拔高度呈显著升高的趋势 ($P<0.05$),但土壤 pH 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^+ 和黏粒含量沿海拔高度呈显著降低的趋势 ($P<0.05$) (表 2)。

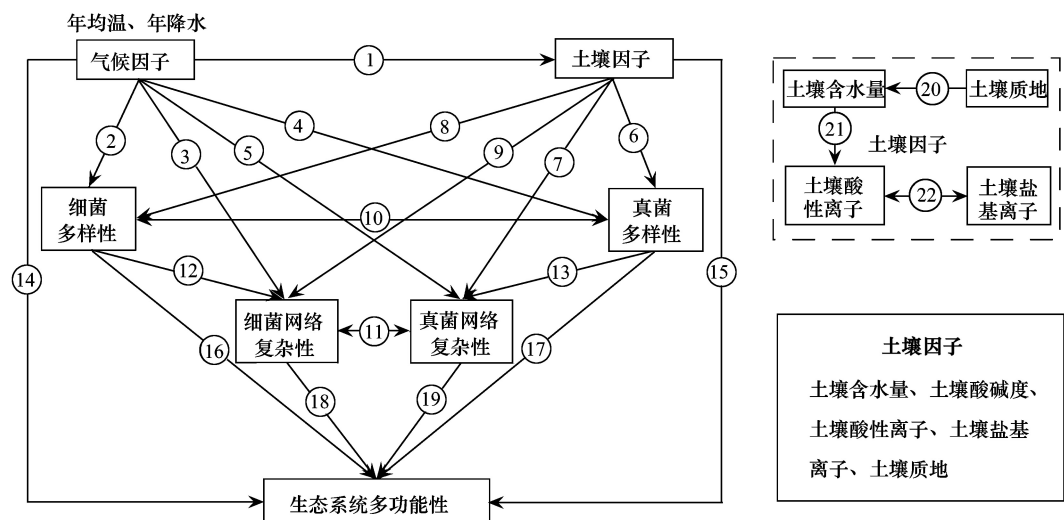


图2 气候、土壤和微生物属性预测生态系统多功能性的结构方程先验模型

Fig.2 Priori structural equation model of climate, soil and microbial attributes as predictors of averaging ecosystem multifunctionality

图中箭头指示的方向表示各变量间的因果关系,序号指代各作用路径。气候因子包括年均温和年均降水量,土壤因子包括土壤酸碱度、土壤含水量、镁离子、钙离子、钾离子、钠离子、铝离子含量和土壤质地

表2 气候和土壤因子沿海拔高度的变化

Table 2 Climate and edaphic variables along an elevation gradient

参数 Parameters	3755 m	3994 m	4225 m	4534 m	4900 m	5120 m
年均温 Mean annual temperature/°C	5.3	3.9	3.6	1.0	0.0	-0.8
年均降水量 Mean annual precipitation/mm	310.0	380.0	250.0	544.0	640.0	636.0
土壤酸碱度 Soil pH	8.2±0.1a	7.9±0.1b	8.4±0.1a	7.3±0.1c	6.6±0.1d	6.8±0.1d
土壤含水量 Soil moisture/%	14.0±0.6c	14.4±0.5c	12.0±0.5d	16.8±0.5b	24.2±0.8a	22.8±0.6a
钙离子含量 Ca ²⁺ /(g/kg)	5.3±0.2b	5.8±0.2a	4.9±0.1b	4.9±0.2b	4.3±0.2c	3.6±0.1d
镁离子含量 Mg ²⁺ (mg/kg)	184.4±4.5b	194.6±5.3ab	205.4±5.7a	180.9±5.1b	184.3±4.9b	164.7±4.4c
钠离子含量 Na ⁺ /(mg/kg)	65.0±1.0b	59.6±0.91c	68.7±1.0a	70.3±1.2a	57.3±1.2c	59.4±1.2c
钾离子含量 K ⁺ /(mg/kg)	204.1±5.6b	180.5±4.3c	186.2±5.7c	178.6±4.6c	190.0±5.3c	219.8±4.5a
铝离子含量 Al ³⁺ /(mg/kg)	24.6±0.5bc	22.2±0.6d	21.3±0.5d	24.1±0.5c	25.8±0.5ab	26.2±0.5a
黏粒含量 Clay/%	23.6±0.6a	23.0±0.57a	24.1±0.7a	18.9±0.6b	16.7±0.6c	18.1±0.6bc
粉粒含量 Silt/%	29.4±0.7c	31.1±0.7bc	30.4±0.6c	34.0±0.6a	29.4±0.6c	32.7±0.7ab
砂粒含量 Sand/%	47.1±0.7bc	46.0±0.7c	45.5±0.9c	47.2±0.8bc	54.0±0.7a	49.3±0.8b

土壤因子数据的表示形式为平均值±标准误,同一行中不同小写字母表示不同海拔高度之间具有显著差异($P<0.05$)

2.2 不同海拔高度微生物共现网络和属性的变化

与真菌沿海拔高度变化的共现网络相比,细菌形成了更复杂的共现网络(图3)。细菌和真菌的节点和边沿海拔高度显著减少($P<0.05$),而细菌和真菌的连接性、边密度在海拔高度上无显著变化(图3)。随着海拔高度的升高,细菌和真菌的多样性和网络复杂性均呈现显著下降($P<0.05$)的趋势,其中细菌多样性和网络复杂性的下降趋势均比真菌明显,细菌和真菌网络复杂性的下降趋势均比多样性明显(图4)。

2.3 微生物多样性、网络复杂性与生态系统多功能性的关系

Pearson 相关分析显示,MAP、MAT、SM、Clay、SBC 和 SA 均与 BR、BNC、FNC 和 EMF 显著相关($P<0.05$),其中 MAP、SM 与其显著负相关($P<0.05$),MAT、Clay、SBC、SA 与其显著正相关($P<0.05$)。此外,Sand 与 FNC、EMF 显著正相关($P<0.05$),Clay、SBC 与 FR、EMF 显著正相关($P<0.05$)(图5)。

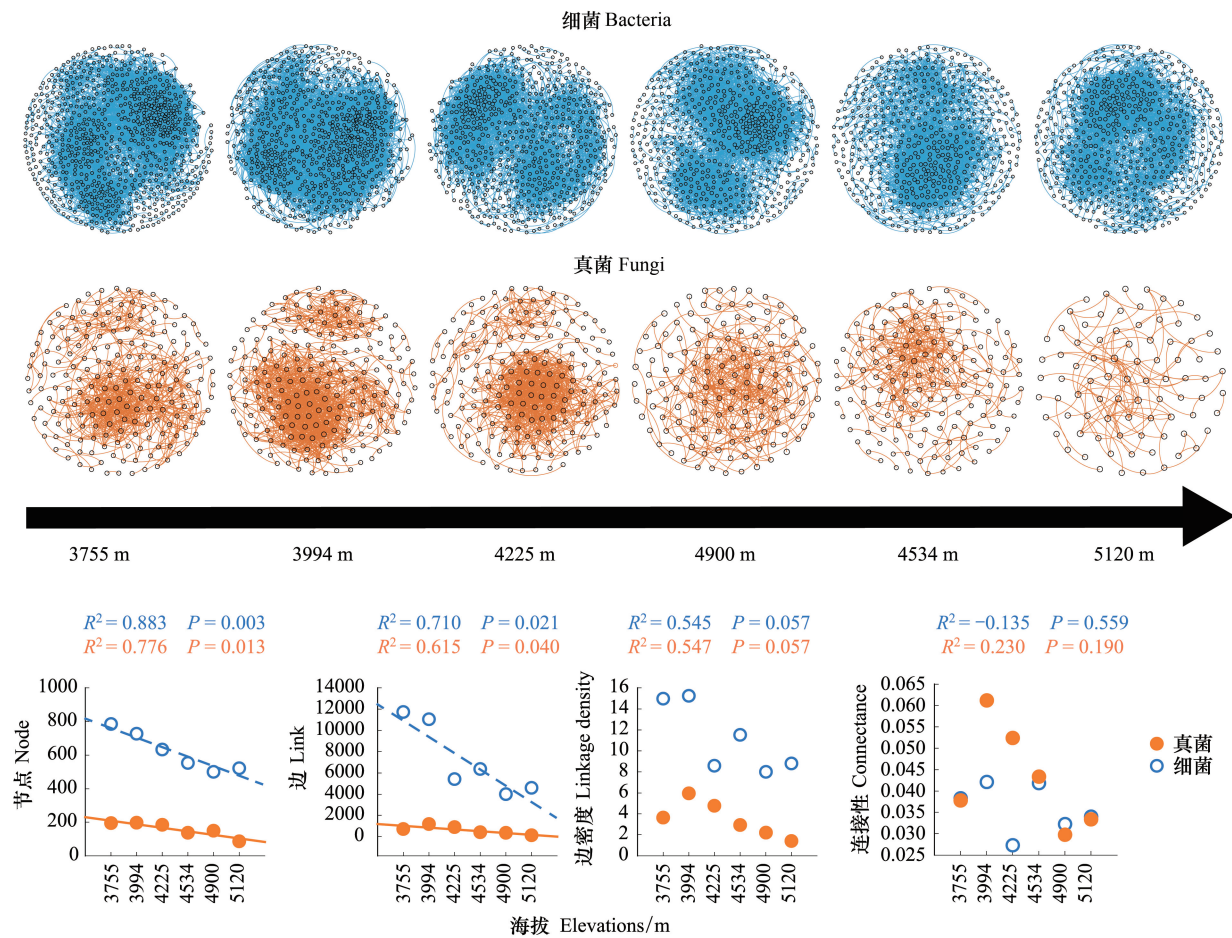


图3 不同海拔高度微生物的共现网络和网络拓扑结构属性

Fig.3 Network visualization of microbial co-occurrence patterns and network topology properties along an elevation gradient

每个节点代表一个 OTU,边表示 OTUs 之间显著的相关性($P<0.05$);每个节点的大小与 OTU 的相对丰度成正比,每个边的宽度与 Spearman 的相关系数成正比;不同颜色代表不同的微生物类群:蓝色代表细菌,橙色代表真菌

细菌和真菌的网络复杂性和多样性与生态功能多样性指数均显著正相关($P<0.05$),其中细菌和真菌的网络复杂性对 EMF 的解释度高于多样性(图 6)。排除环境因子的影响后,细菌和真菌复杂性与多功能性指数的显著负相关($P<0.001$)关系仍然存在,但 R^2 分别从 0.558 下降至 0.185,0.482 下降至 0.200;而细菌和真菌多样性与生态系统多功能性指数的显著正相关关系($P<0.05$) 在排除环境因子影响后呈现出无关关系(图 6,图 7)。

2.4 环境因子和微生物参数对生态系统多功能性的影响

VPA 分析显示微生物多样性、气候、土壤因子单独作用及其交互作用对 EMF 的总贡献率达 73%,而微生物网络复杂性、气候、土壤因子及其交互作用对 EMF 的总贡献率可达 80%。其中微生物多样性、气候因子和土壤因子分别单独解释了 1%、17%和 7%的 EMF 差异,气候和土壤因子的交互作用解释了 28%,土壤因子和微生物多样性共同解释了 1%,三者共同解释了 21%。而微生物网络复杂性、气候因子和土壤因子单独对 EMF 的贡献率分别为 8%、3%和 7%,微生物网络复杂性单独贡献率高于多样性;气候和土壤因子共同解释了 8%的 EMF 差异,气候因子和网络复杂性共同解释了 13%,土壤因子和网络复杂性共同解释了 1%。微生物网络复杂性与环境因子交互作用对 EMF 的贡献率高于多样性;微生物网络复杂性、气候因子和土壤因子三者共同解释了 41%的 EMF 差异,高于微生物多样性、气候因子和土壤因子三者共同作用。以上结果表明微生物网络复杂性与非生物因子较微生物多样性与非生物因子对 EMF 的解释度更好(图 8)。

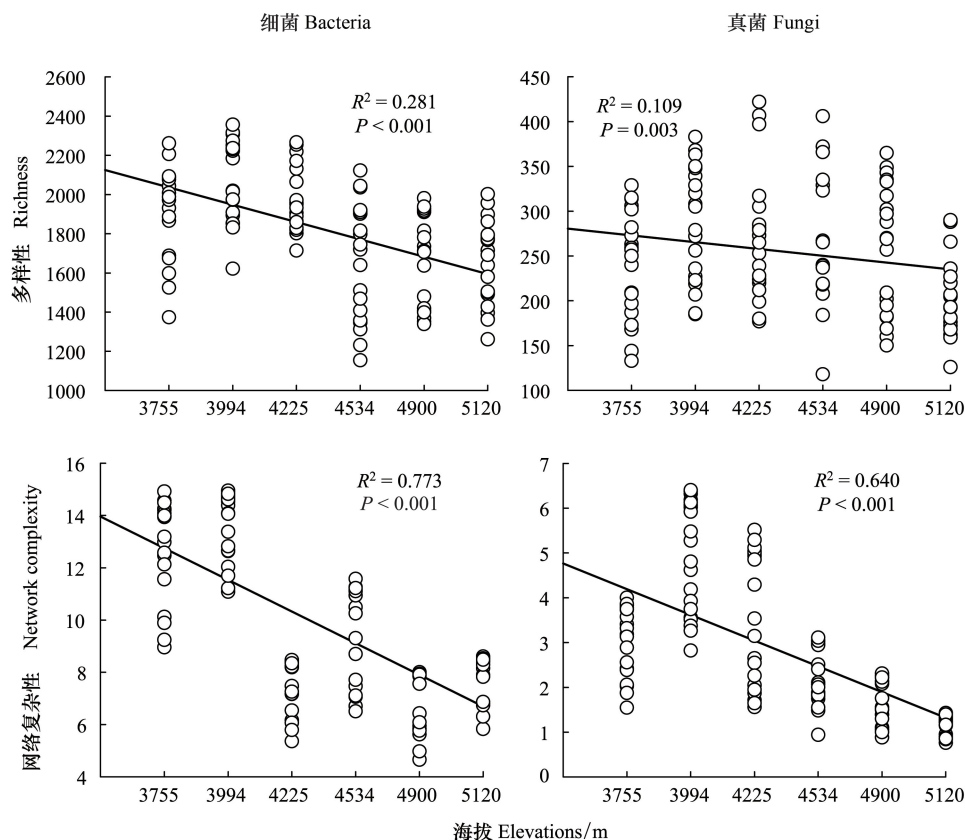


图4 微生物多样性和网络复杂性与海拔高度的关系

Fig.4 Responses of microbial richness and network complexity to elevation

使用 SEM 进一步分析环境因子、微生物属性和 EMF 间的作用关系, SEM 解释了 EMF 变化的 83%。在考虑年均温、土壤含水量、土壤黏粒含量、土壤盐基离子和酸性离子影响时, 细菌和真菌网络复杂性仍直接正向影响 EMF; 微生物多样性通过正向促进网络复杂性间接影响 EMF。年均温、土壤酸性离子和土壤盐基离子环境因子主要通过影响微生物网络复杂性间接影响 EMF, 其中土壤酸性离子负向影响细菌网络复杂性, 土壤盐基离子正向影响网络复杂性, 年均温正向影响细菌网络复杂性和真菌网络复杂性。综上, 环境因子和微生物多样性对 EMF 的影响主要通过微生物网络复杂性实现(图 9)。

3 讨论

3.1 环境因子随海拔高度的变化

研究表明海拔高度涵盖了降水、温度、土壤理化性质等诸多环境因素的综合效应^[33, 82], 本研究中年均温、土壤可交换阳离子和土壤质地等环境因素随海拔高度变化, 符合上述研究结果。SM 随海拔的升高而升高, 与张鹏等^[83]在藏东横断山区的研究结果一致。这是由于海拔会影响水热分配, 高海拔地区土壤温度低, 降水和冷凝水多, 导致 SM 随海拔高度的升高而升高^[84]。与西藏色拉山^[85]的试验结果一致, 我们的研究结果表明土壤 pH 随海拔的升高而下降。土壤的酸化往往促使土壤固相铝转变成交换性 Al^{3+} , 因此土壤 Al^{3+} 含量随海拔的升高而升高^[86]。此外, 本研究中的土壤 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^{+} 含量随海拔的升高而下降, 其原因可能是随海拔升高而降低的土壤 pH 改变了土壤酸缓冲体系, 使得高海拔主要通过消耗土壤盐基离子发挥酸缓冲作用, 导致土壤 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^{+} 含量随海拔的升高呈下降趋势^[87]。但 K^{+} 与 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^{+} 盐基离子含量的变化趋势相反, 这可能是由于 K^{+} 含量主要受成土母质的影响^[88]。本研究区高海拔成土母质为石灰岩风化物, 石灰岩

	MAT	MAP	pH	SM	Al	Clay	Silt	Sand	SBC	SA	BNC	FNC	BR	FR
EMF	0.79	-0.67	0.63	-0.65	-0.39	0.53	0.02	-0.43	0.55	0.6	0.75	0.7	0.48	0.28
MAT		-0.93	0.81	-0.76	-0.42	0.69	-0.25	-0.43	0.53	0.72	0.63	0.65	0.56	0.18
MAP			-0.87	0.82	0.51	-0.73	0.20	0.49	-0.54	-0.81	-0.41	-0.62	-0.56	0.17
pH				-0.79	-0.47	0.65	0.13	-0.47	0.45	0.86	0.39	0.5	0.49	0.07
SM					0.47	-0.62	0	0.57	-0.48	-0.74	-0.37	-0.5	-0.39	0.14
Al						-0.41	0.08	0.31	-0.44	-0.86	0.17	-0.45	-0.38	0.19
Clay							0.23	-0.6	0.41	0.62	0.46	0.59	0.56	0.33
Silt								-0.52	0.03	0.12	0.07	0.14	0.22	0.07
Sand									-0.29	-0.46	0.26	-0.3	0.18	0.09
SBC										0.52	0.3	0.52	0.34	0.31
SA											0.33	0.56	0.51	0.16
BNC												0.67	0.67	0.36
FNC													0.74	0.62
BR														0.54

图 5 生态系统多功能性指数与环境因子和微生物参数的相关性分析

Fig.5 Correlation analysis between average ecosystem multifunctionality index and environmental variables

图中标注的“x”表示不存在相关关系,未标注“x”的表示存在显著相关关系($P<0.05$),数值为相关系数;EMF:生态系统多功能性指数 Ecosystem multifunctionality;MAT:年均温 Mean annual temperature;MAP:年降水 Mean annual precipitation;pH:土壤酸碱度 Soil pH;SM:土壤含水量 Soil moisture;Al:土壤铝离子含量 Soil Al^{3+} content;Clay:土壤黏粒含量 Soil clay content;Silt:土壤粉粒含量 Soil silt content;Sand:土壤砂粒含量 Soil sand content;SBC:土壤盐基离子 Soil base mineral cations;SA:土壤酸性离子 Soil acid cations;BNC:土壤细菌网络复杂性 Soil bacterial network complexity;FNC:土壤真菌网络复杂性 Soil fungal network complexity;BR:土壤细菌多样性 Soil bacterial richness;FR:土壤真菌多样性 Soil fungal richness

母质发育而来的土壤 K^+ 含量较高^[89],导致高海拔 K^+ 含量高。此外,本研究中土壤盐基离子含量呈现 $Ca^{2+}>Mg^{2+}>K^+>Na^+$,符合一般规律,而且土壤交换性 Ca^{2+} 在 4 个盐基离子中占比最大^[90]。

3.2 环境因子对微生物属性的影响

环境因子会影响微生物群落组成以及微生物间的相互作用^[27, 34–35],本研究结果表明年均温、酸性离子、盐基离子和黏粒含量是微生物多样性和网络结构复杂性的重要环境驱动因子。其中,年均温对微生物多样性和网络复杂性的影响最显著,这可能是由于年均温与微生物的代谢过程和生化过程紧密相关,导致年均温对微生物影响最明显^[91]。一项位于高草草原生态系统的原位模拟增温研究发现,增温提高了微生物分类多样性^[92]。该研究认为温度是起着决定性作用的环境过滤因子,可对微生物进行选择,例如升温促进碳利用率更高的微生物生长,降低微生物群落演替过程的随机性,使群落发生趋异演替(Divergent succession),从而改变微生物群落结构^[92]。酸性离子则可能抑制细胞外酶活性,使得微生物多样性和网络复杂性发生改变^[93–94]。对卧龙自然保护区真菌群落的研究和东北地区细菌群落的研究均表明,土壤 pH 是土壤真菌和细菌群落组成与多样性的重要影响因子^[94–95]。随着土壤酸化程度的加剧,土壤固相铝会转变成交换性 Al^{3+} ,增多的 Al^{3+} 会

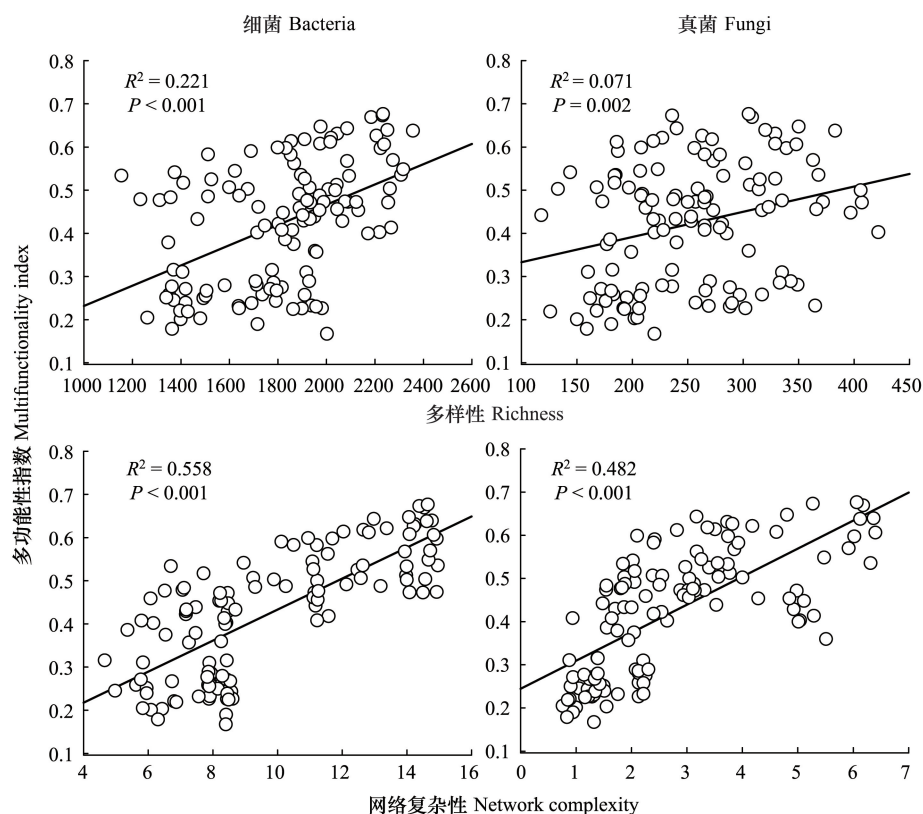


图6 土壤细菌、真菌网络多样性及复杂性与生态系统多功能性的关系

Fig.6 Relationships of soil bacterial and fungal richness and network complexity with the average multifunctionality index

抑制胞外酶活性并且对土壤微生物产生生理胁迫,从而改变微生物群落结构^[81, 93]。 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的减少则会使微生物对环境胁迫的敏感性增加,使土壤微生物丰度减少^[60]。张广帅等^[96]对土壤微生物群落结构与环境因子关系的研究也发现,土壤 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 对土壤微生物群落结构具有显著性影响。此外,一项关于高寒草甸的观察研究发现,土壤黏粒影响了微生物数量^[97]。因此,随着海拔的升高,年均温、盐基离子、酸性离子和土壤质地可能通过调节土壤中微生物的代谢活动或聚集情况,影响微生物多样性和共现网络的形成。

3.3 微生物物种多样性和网络复杂性对生态系统多功能性的影响

许多微生物多样性的控制试验结果表明多样性与生态功能间呈正相关关系,较高的多样性可为各种时空环境条件下功能的维持提供更大的保障^[14, 23, 98—99]。本研究发现,尽管土壤真菌和细菌多样性与EMF存在显著正相关关系,但在排除同时影响微生物多样性和EMF的环境因素后,细菌和真菌多样性与EMF不存在显著相关关系。上述结果表明,自然界中环境因素很大程度上影响了土壤微生物多样性与EMF的联系。自然生态系统具有空间和时间尺度的环境异质性,环境因素会同时影响微生物群落和生态系统功能,进而影响土壤微生物多样性与生态功能的关系,例如,环境因子同时正向或负向影响微生物多样性和生态功能会导致两者出现正向关系,若对两者产生相反的影响则会导致两者出现负向关系^[100]。本研究中的年均温、盐基离子和酸性离子均正向影响细菌多样性和EMF,黏粒含量和盐基离子正向影响真菌多样性和EMF,导致细菌和真菌多样性与EMF出现正向关系。此外,本研究通过控制影响微生物复杂性和EMF的环境因子后,发现两者关系不同于微生物多样性与EMF的关系,微生物网络复杂性与EMF关系的显著正相关关系在控制环境因子后仍然存在。一项微生物多样性控制试验结果也表明,网络复杂性与生态系统功能正相关^[19]。这可能是由于生态系统生态功能并不是通过物种单独作用维持,而是由不同物种间的相互联系(即互作网络)共同维持^[19]。鉴于微生物群落间的关联是生态系统物质循环、能量流动和信息传递等基础功能的基础^[19—20],因此,

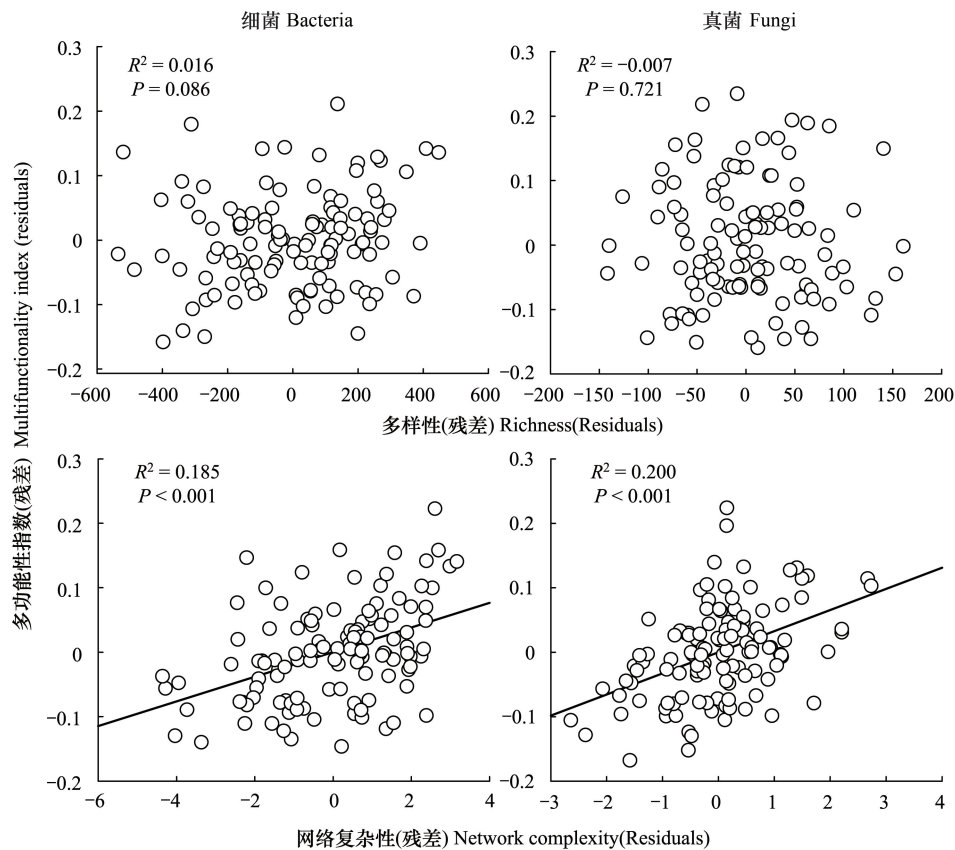


图7 土壤细菌、真菌网络多样性及复杂性与生态系统多功能性的偏回归分析

Fig.7 Relationships of soil bacterial and fungal richness and network complexity with the average multifunctionality index based on partial least squares regression

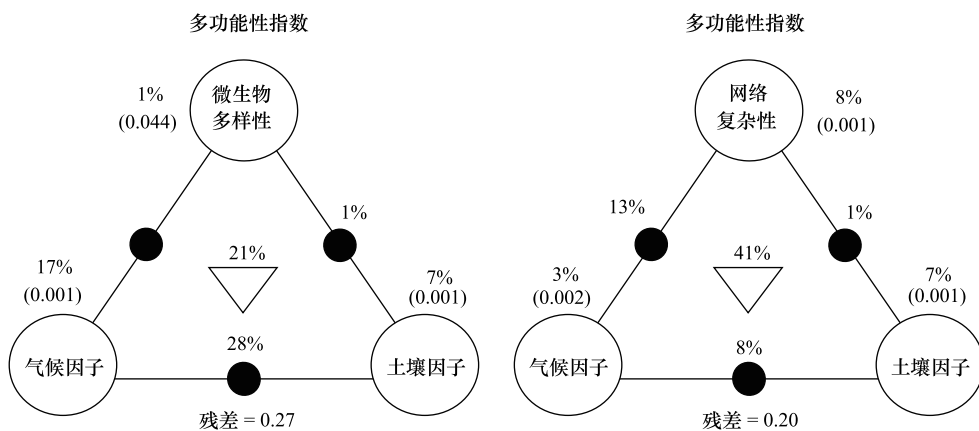


图8 微生物参数(微生物多样性和网络复杂性)、气候和土壤因子解释生态系统多功能性变异百分比的方差分解分析

Fig.8 Variance partition analysis showing the percentages of the variance in averaging ecosystem multifunctionality explained by microbial parameters (microbial richness and network complexity), climate and edaphic variables

气候因子包括年均温和年均降水量,土壤因子包括土壤酸碱度、土壤含水量、土壤可交换阳离子含量和土壤质地,微生物多样性包括土壤细菌和真菌的多样性,网络复杂性包括土壤真菌和细菌的网络复杂性;实心黑色圆代表相邻两因子交互作用,三角形代表三因子交互作用;括号内数字表示显著水平

生态系统土壤养分有效性、碳循环和氮循环等诸多生态过程是土壤微生物间相互作用、协同驱动的结果^[101]。有研究表明,即使单一生态过程也需要多个微生物类群通过彼此间相互作用共同驱动^[101]。例如,异养细菌

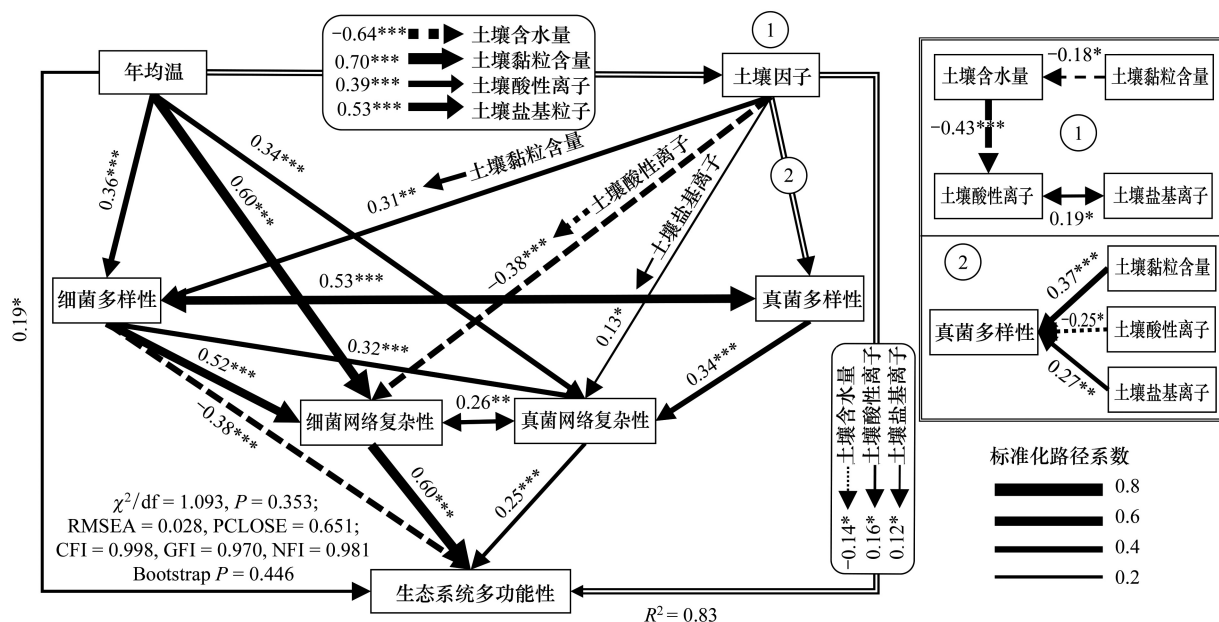


图9 气候、土壤和微生物属性预测生态系统多功能性的结构方程模型

Fig.9 Structural equation model of climate, soil and microbial attributes as predictors of averaging ecosystem multifunctionality

图中路径上列出的是标准化路径系数,单箭头表示因果效应,双箭头表示两变量间相关,箭头的粗细表示路径系数大小,实线表示正效应、虚线表示负效应; R^2 为对应因子模型解释度,* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$,左下为模型拟合信息;右上方框的①②分别与左图对应,①表示土壤因子间的相互影响,②表示土壤因子对真菌多样性的影响

群落间的相互作用可提高有机碳分解和氮矿化速率^[101];纤维素的分解依赖疣微菌门(Verrucomicrobia)、绿弯菌门(Chloroflexi)和浮霉菌门(Planctomycetes)等微生物间的协同作用^[102]。由此可见,个体微生物间网络复杂性的提高可能意味着彼此间功能联系的增加,网络复杂性的增加可提高生态系统能量流动和物质循环的效率,进而对EMF产生正向影响^[20]。因此,相较于微生物物种多样性,网络复杂性与EMF的联系更加紧密。

SEM结果进一步显示细菌和真菌多样性通过促进相应的网络复杂性间接正向影响EMF。虽然物种多样性并不能直接反映微生物所发挥的生态功能,但较高的物种多样性可以促进微生物网络的复杂程度,进而使得微生物间的生态联系越紧密^[19, 103]。综上所述,微生物网络复杂性比物种多样性能更好地预测EMF,较高的微生物物种多样性通过促进网络复杂性维持生态系统功能。

4 结论

沿青藏高原高寒草甸海拔高度,研究土壤微生物多样性和网络结构复杂性对生态系统多功能性的影响发现:相较于微生物物种多样性,网络复杂性可更好地预测生态系统多功能性;微生物多样性通过促进网络复杂性间接正向影响生态系统多功能性。因此在进行土壤微生物多样性与生态功能关系的研究时,有必要将微生物网络复杂性纳入。本研究的结果扩展了BEF关系的研究,有利于加深对高寒草地生态系统生态功能微生物调控机制的认识。

参考文献 (References):

- [1] 徐炜, 马志远, 井新, 贺金生. 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. 生物多样性, 2016, 24(1): 55-71.
- [2] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. Nature, 2014, 515(7528): 505-511.
- [3] Klironomos J N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. Nature, 2002, 417(6884): 67-70.
- [4] Hardoin P R, van Overbeek L S, van Elsas J D. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. Trends in Microbiology, 2008, 16(10): 463-471.

- [5] Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Trivedi C, Eldridge D J, Abades S, Alfaro F D, Bastida F, Berhe A A, Cutler N A, Gallardo A, García-Velázquez L, Hart S C, Hayes P E, He J Z, Hseu Z Y, Hu H W, Kirchmair M, Neuhauser S, Pérez C A, Reed S C, Santos F, Sullivan B W, Trivedi P, Wang J T, Weber-Grullon L, Williams M A, Singh B K. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(2): 210-220.
- [6] Troudet J, Grandcolas P, Blin A, Vignes-Lebbe R, Legendre F. Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 9132.
- [7] Faust K, Raes J. Microbial interactions: from networks to models. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(8): 538-550.
- [8] Huang Y Y, Chen Y X, Castro-Izaguirre N, Baruffol M, Brezzi M, Lang A, Li Y, Härdtle W, von Oheimb G, Yang X F, Liu X J, Pei K Q, Both S, Yang B, Eichenberg D, Assmann T, Bauhus J, Behrens T, Buscot F, Chen X Y, Chesters D, Ding B Y, Durka W, Erfmeier A, Fang J Y, Fischer M, Guo L D, Guo D L, Gutknecht J L M, He J S, He C L, Hector A, Hönig L, Hu R Y, Klein A M, Kühn P, Liang Y, Li S, Michalski S, Scherer-Lorenzen M, Schmidt K, Scholten T, Schuldt A, Shi X Z, Tan M Z, Tang Z Y, Trogisch S, Wang Z W, Welk E, Wirth C, Wubet T, Xiang W H, Yu M J, Yu X D, Zhang J Y, Zhang S R, Zhang N L, Zhou H Z, Zhu C D, Zhu L, Bruehlheide H, Ma K P, Niklaus P A, Schmid B. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 2018, 362(6410): 80-83.
- [9] Hector A, Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2007, 448(7150): 188-190.
- [10] Hector A, Hooper R. Darwin and the first ecological experiment. *Science*, 2002, 295(5555): 639-640.
- [11] Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson P R. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 2008, 89(5): 1223-1231.
- [12] Mori A S, Isbell F, Fujii S, Makoto K, Matsuoka S, Osono T. Low multifunctional redundancy of soil fungal diversity at multiple scales. *Ecology Letters*, 2016, 19(3): 249-259.
- [13] Jing X, Sanders N J, Shi Y, Chu H Y, Classen A T, Zhao K, Chen L T, Shi Y, Jiang Y X, He J S. The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 2015, 6: 8159.
- [14] Wagg C, Bender S F, Widmer F, van der Heijden M G A. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *PNAS*, 2014, 111(14): 5266-5270.
- [15] Jousset A, Schmid B, Scheu S, Eisenhauer N. Genotypic richness and dissimilarity opposingly affect ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 2011, 14(6): 537-45.
- [16] Zhou Z H, Wang C K, Luo Y Q. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. *Nature Communications*, 2020, 11: 3072.
- [17] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, Jeffries T C, Gaitan J J, Encinar D, Berdugo M, Campbell C D, Singh B K. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 2016, 7: 10541.
- [18] Domeignoz-Horta L A, Pold G, Liu X J A, Frey S D, Melillo J M, DeAngelis K M. Microbial diversity drives carbon use efficiency in a model soil. *Nature Communications*, 2020, 11: 3684.
- [19] Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, Kuramae E E, van der Heijden M G A. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nature Communications*, 2019, 10: 4841.
- [20] Vries F T, Wallenstein M D. Below-ground connections underlying above-ground food production: a framework for optimising ecological connections in the rhizosphere. *Journal of Ecology*, 2017, 105(4): 913-920.
- [21] Poisot T, Canard E, Mouillot D, Mouquet N, Gravel D. The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters*, 2012, 15(12): 1353-1361.
- [22] Ramirez K S, Geisen S, Morriën E, Snoek B L, van der Putten W H. Network analyses can advance above-belowground ecology. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(9): 759-768.
- [23] Barberán A, Bates S T, Casamayor E O, Fierer N. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. *The ISME Journal*, 2012, 6(2): 343-351.
- [24] Morrison B M L, Brosi B J, Dirzo R. Agricultural intensification drives changes in hybrid network robustness by modifying network structure. *Ecology Letters*, 2020, 23(2): 359-369.
- [25] Banerjee S, Walder F, Büchi L, Meyer M, Held A Y, Gättinger A, Keller T, Charles R, van der Heijden M G A. Agricultural intensification reduces microbial network complexity and the abundance of keystone taxa in roots. *The ISME Journal*, 2019, 13(7): 1722-1736.
- [26] Yuan M M, Guo X, Wu L W, Zhang Y, Xiao N J, Ning D L, Shi Z, Zhou X S, Wu L Y, Yang Y F, Tiedje J M, Zhou J Z. Climate warming enhances microbial network complexity and stability. *Nature Climate Change*, 2021, 11(4): 343-348.
- [27] de Vries F T, Griffiths R I, Bailey M, Craig H, Girlanda M, Gweon H S, Hallin S, Kaisermann A, Keith A M, Kretschmar M, Lemanceau P, Lumini E, Mason K E, Oliver A, Ostle N, Prosser J I, Thion C, Thomson B, Bardgett R D. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nature Communications*, 2018, 9: 3033.
- [28] Chen W Q, Wang J Y, Meng Z X, Xu R, Chen J, Zhang Y J, Hu T M. Fertility-related interplay between fungal guilds underlies plant richness-productivity relationships in natural grasslands. *The New Phytologist*, 2020, 226(4): 1129-1143.
- [29] 于格, 鲁春霞, 谢高地. 青藏高原草地生态系统服务功能的季节动态变化. *应用生态学报*, 2007, 18(1): 47-51.
- [30] 王毅, 孙建, 叶冲冲, 曾涛. 气候因子通过土壤微生物生物量氮促进青藏高原高寒草地地上生态系统功能. *植物生态学报*, 2021, 45(5):

- 434-443.
- [31] 杨元合. 全球变化背景下的高寒生态过程. 植物生态学报, 2018, 42(1): 1-5.
- [32] 焦克, 张旭博, 徐梦, 刘晓洁, 安前东, 张崇玉. 藏东南典型暗针叶林不同土壤剖面深度微生物群落特征研究. 生态学报, 2021, 41(12): 4864-4875.
- [33] 张豪睿, 付刚. 藏北高寒草甸根系生物量与碳氮分布格局及关联特征. 生态学报, 2021, 41(9): 3625-3633.
- [34] Goldford J E, Lu N X, Bajic D, Estrela S, Tikhonov M, Sanchez-Gorostiaga A, Segrè D, Mehta P, Sanchez A. Emergent simplicity in microbial community assembly. *Science*, 2018, 361(6401): 469-474.
- [35] Hernandez D J, David A S, Menges E S, Searcy C A, Afkhami M E. Environmental stress destabilizes microbial networks. *The ISME Journal*, 2021, 15(6): 1722-1734.
- [36] 罗大庆, 郑维列, 王景生, 方江平, 辛学兵, 钟国辉. 西藏米拉山白桦种群生物量和生长量研究. 应用生态学报, 2004, 15(8): 1329-1333.
- [37] Shi X Z, Yu D S, Warner E D, Pan X Z, Petersen G W, Gong Z G, Weindorf D C. Soil database of 1:1000000 digital soil survey and reference system of the Chinese genetic soil classification system. *Soil Horizons*, 2004, 45(4): 129-136.
- [38] 罗建, 边巴多吉, 郑维列. 西藏米拉山区种子植物区系研究. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2003, 27(6): 18-22.
- [39] Chen W Q, Xu R, Chen J, Yuan X P, Zhou L, Tan T Y, Fan J R, Zhang Y J, Hu T M. Consistent responses of surface- and subsurface soil fungal diversity to N enrichment are mediated differently by acidification and plant community in a semi-arid grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127: 110-119.
- [40] Kettler T A, Doran J W, Gilbert T L. Simplified method for soil particle-size determination to accompany soil-quality analyses. *Soil Science Society of America Journal*, 2001, 65(3): 849-852.
- [41] Guo F Y, Lenoir J, Bonebrake T C. Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution. *Nature Communications*, 2018, 9: 1315.
- [42] 李明家, 吴凯媛, 孟凡凡, 沈吉, 刘勇勤, 肖能文, 王建军. 西藏横断山区溪流细菌 beta 多样性组分对气候和水体环境的响应. 生物多样性, 2020, 28(12): 1570-1580.
- [43] Caporaso J G, Lauber C L, Walters W A, Berg-Lyons D, Huntley J, Fierer N, Owens S M, Betley J, Fraser L, Bauer M, Gormley N, Gilbert J A, Smith G, Knight R. Ultra-high-throughput microbial community analysis on the Illumina HiSeq and MiSeq platforms. *The ISME Journal*, 2012, 6(8): 1621-1624.
- [44] Ghannoum M A, Jurevic R J, Mukherjee P K, Cui F, Sikaroodi M, Naqvi A, Gillevet P M. Characterization of the oral fungal microbiome (mycobiome) in healthy individuals. *PLoS Pathogens*, 2010, 6(1): e1000713.
- [45] Caporaso J G, Kuczynski J, Stombaugh J, Bittinger K, Bushman F D, Costello E K, Fierer N, Peña A G, Goodrich J K, Gordon J I, Huttley G A, Kelley S T, Knights D, Koenig J E, Ley R E, Lozupone C A, McDonald D, Muegge B D, Pirrung M, Reeder J, Sevinsky J R, Turnbaugh P J, Walters W A, Widmann J, Yatsunenko T, Zaneveld J, Knight R. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Methods*, 2010, 7(5): 335-336.
- [46] Edgar R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [47] Yilmaz P, Parfrey L W, Yarza P, Gerken J, Priesse E, Quast C, Schweer T, Peplies J, Ludwig W, Glöckner F O. The SILVA and “all-species living tree project (LTP)” taxonomic frameworks. *Nucleic Acids Research*, 2013, 42(D1): D643-D648.
- [48] Abarenkov K, Henrik Nilsson R, Larsson K H, Alexander I J, Eberhardt U, Erland S, Høiland K, Kjølner R, Larsson E, Pennanen T, Sen R, Taylor A F S, Tedersoo L, Ursing B M, Vrålstad T, Liimatainen K, Peintner U, Kõljalg U. The UNITE database for molecular identification of fungi—recent updates and future perspectives. *The New Phytologist*, 2010, 186(2): 281-285.
- [49] Hu W G, Ran J Z, Dong L W, Du Q J, Ji M F, Yao S R, Sun Y, Gong C M, Hou Q Q, Gong H Y, Chen R F, Lu J L, Xie S B, Wang Z Q, Huang H, Li X W, Xiong J L, Xia R, Wei M H, Zhao D M, Zhang Y H, Li J H, Yang H X, Wang X T, Deng Y, Sun Y, Li H L, Zhang L, Chu Q P, Li X W, Aqeel M, Manan A, Akram M A, Liu X H, Li R, Li F, Hou C, Liu J Q, He J S, An L Z, Bardgett R D, Schmid B, Deng J M. Aridity-driven shift in biodiversity – soil multifunctionality relationships. *Nature Communications*, 2021, 12: 5350.
- [50] Jiao S, Lu Y H, Wei G H. Soil multitrophic network complexity enhances the link between biodiversity and multifunctionality in agricultural systems. *Global Change Biology*, 2022, 28(1): 140-153.
- [51] Qiu L P, Zhang Q, Zhu H S, Reich P B, Banerjee S, van der Heijden M G A, Sadowsky M J, Ishii S, Jia X X, Shao M G, Liu B Y, Jiao H, Li H Q, Wei X R. Erosion reduces soil microbial diversity, network complexity and multifunctionality. *The ISME Journal*, 2021, 15(8): 2474-2489.
- [52] Soliveres S, van der Plas F, Manning P, Prati D, Gossner M M, Renner S C, Alt F, Arndt H, Baumgartner V, Binkenstein J, Birkhofer K, Blaser S, Blüthgen N, Boch S, Böhm S, Börschig C, Buscot F, Diekötter T, Heinze J, Hölzel N, Jung K, Klaus V H, Kleinebecker T, Klemmer S, Krauss J, Lange M, Morris E K, Müller J, Oelmann Y, Overmann J, Pašalić E, Rillig M C, Schaefer H M, Schlöter M, Schmitt B, Schöning I, Schrumpf M, Sikorski J, Socher S A, Solly E F, Sonnemann I, Sorkau E, Steckel J, Steffan-Dewenter I, Stempfhuber B, Tschapka M, Türke M, Venter P C, Weiner C N, Weisser W W, Werner M, Westphal C, Wilcke W, Wolters V, Wubet T, Wurst S, Fischer M, Allan E. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2016, 536(7617): 456-459.
- [53] 孙建, 王毅, 刘国华. 青藏高原高寒草地上植物碳积累速率对生态系统多功能性的影响机制. 植物生态学报, 2021, 45(5): 496-506.
- [54] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 166-168.

- [55] Blanchet F G, Cazelles K, Gravel D. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 2020, 23(7): 1050-1063.
- [56] Poole W, Gibbs D L, Shmulevich I, Bernard B, Knijnenburg T A. Combining dependent P-values with an empirical adaptation of Brown's method. *Bioinformatics*, 2016, 32(17): i430-i436.
- [57] Benjamini Y, Krieger A M, Yekutieli D. Adaptive linear step-up procedures that control the false discovery rate. *Biometrika*, 2006, 93(3): 491-507.
- [58] Ma B, Wang H Z, Dsouza M, Lou J, He Y, Dai Z M, Brookes P C, Xu J M, Gilbert J A. Geographic patterns of co-occurrence network topological features for soil microbiota at continental scale in Eastern China. *The ISME Journal*, 2016, 10(8): 1891-1901.
- [59] Montoya J M, Pimm S L, Solé R V. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 2006, 442(7100): 259-264.
- [60] Chen D M, Lan Z C, Hu S J, Bai Y F. Effects of nitrogen enrichment on belowground communities in grassland: relative role of soil nitrogen availability vs. soil acidification. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89: 99-108.
- [61] Dixon J L, Chadwick O A, Vitousek P M. Climate-driven thresholds for chemical weathering in postglacial soils of New Zealand. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 2016, 121(9): 1619-1634.
- [62] Barnett T P, Adam J C, Lettenmaier D P. Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated regions. *Nature*, 2005, 438(7066): 303-309.
- [63] Maestre F T, Delgado-Baquerizo M, Jeffries T C, Eldridge D J, Ochoa V, Gozalo B, Quero J L, García-Gómez M, Gallardo A, Ulrich W, Bowker M A, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Florentino A, Gaitán J, Gutiérrez J R, Huber-Sannwald E, Jankju M, Mau R L, Miriti M, Naseri K, Ospina A, Stavi I, Wang D L, Woods N N, Yuan X, Zaady E, Singh B K. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(51): 15684-15689.
- [64] Preece C, Verbruggen E, Liu L, Weedon J T, Peñuelas J. Effects of past and current drought on the composition and diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 28-39.
- [65] Tang L, Zhong L, Xue K, Wang S P, Xu Z H, Lin Q Y, Luo C Y, Rui Y C, Li X Z, Li M, Liu W T, Yang Y F, Zhou J Z, Wang Y F. Warming counteracts grazing effects on the functional structure of the soil microbial community in a Tibetan grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 134: 113-121.
- [66] Ma B, Cai Y J, Bork E W, Chang S X. Defoliation intensity and elevated precipitation effects on microbiome and interactome depend on site type in northern mixed-grass prairie. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 122: 163-172.
- [67] Lauber C L, Hamady M, Knight R, Fierer N. Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(15): 5111-5120.
- [68] Rousk J, Bååth E, Brookes P C, Lauber C L, Lozupone C, Caporaso J G, Knight R, Fierer N. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 2010, 4(10): 1340-1351.
- [69] Jeanbille M, Buée M, Bach C, Cébron A, Frey-Klett P, Turpault M P, Uroz S. Soil parameters drive the structure, diversity and metabolic potentials of the bacterial communities across temperate beech forest soil sequences. *Microbial Ecology*, 2016, 71(2): 482-493.
- [70] Bach E M, Baer S G, Meyer C K, Six J. Soil texture affects soil microbial and structural recovery during grassland restoration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(12): 2182-2191.
- [71] Chen L J, Jiang Y J, Liang C, Luo Y, Xu Q S, Han C, Zhao Q G, Sun B. Competitive interaction with keystone taxa induced negative priming under biochar amendments. *Microbiome*, 2019, 7(1): 77.
- [72] Deveau A, Bonito G, Uehling J, Paoletti M, Becker M, Bindschedler S, Hacquard S, Hervé V, Labbé J, Lastovetsky O A, Mieszkis S, Millet L J, Vajna B, Junier P, Bonfante P, Krom B P, Olsson S, van Elsland J D, Wick L Y. Bacterial-fungal interactions: ecology, mechanisms and challenges. *FEMS Microbiology Reviews*, 2018, 42(3): 335-352.
- [73] Moreno-Mateos D, Alberdi A, Morriën E, van der Putten W H, Rodríguez-Uña A, Montoya D. The long-term restoration of ecosystem complexity. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(5): 676-685.
- [74] Grimm N B, Chapin F S III, Bierwagen B, Gonzalez P, Groffman P M, Luo Y Q, Melton F, Nadelhoffer K, Pairis A, Raymond P A, Schimel J, Williamson C E. The impacts of climate change on ecosystem structure and function. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2013, 11(9): 474-482.
- [75] Maestre F T, Quero J L, Gotelli N J, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, García-Gómez M, Bowker M A, Soliveres S, Escolar C, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceição A A, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge D J, Espinosa C I, Florentino A, Gaitán J, Gatica M G, Ghiloufi W, Gómez-González S, Gutiérrez J R, Hernández R M, Huang X W, Huber-Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Moneris J, Mau R L, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez-Collantes D A, Romão R, Tighe M, Torres-Díaz C, Val J, Veiga J P, Wang D L, Zaady E. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 2012, 335(6065): 214-218.
- [76] Berry D, Widder S. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 219.
- [77] 李玉山, 韩仕峰, 汪正华. 黄土高原土壤水分性质及其分区. 中国科学院西北水土保持研究所集刊: 土壤分水与土壤肥力研究专集, 1985(2): 1-17.
- [78] 索立柱, 黄明斌, 段良霞, 张永坤. 黄土高原不同土地利用类型土壤含水量的地带性与影响因素. *生态学报*, 2017, 37(6): 2045-2053.

- [79] Cai J P, Luo W T, Liu H Y, Feng X, Zhang Y Y, Wang R Z, Xu Z W, Zhang Y G, Jiang Y. Precipitation-mediated responses of soil acid buffering capacity to long-term nitrogen addition in a semi-arid grassland. *Atmospheric Environment*, 2017, 170: 312-318.
- [80] 许小丽, 张金彪. 森林土壤-植物系统铝毒害及防治研究进展. *生态学杂志*, 2017, 36(4): 1106-1116.
- [81] 张玲玉, 赵学强, 沈仁芳. 土壤酸化及其生态效应. *生态学杂志*, 2019, 38(6): 1900-1908.
- [82] Cui Y X, Bing H J, Fang L C, Wu Y H, Yu J L, Shen G T, Jiang M, Wang X, Zhang X C. Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2019, 338: 118-127.
- [83] 张鹏, 李小熊, 姚甜甜, 喻武, 方江平, 万丹, 史舟. 藏东横断山区业拉山背风坡土壤理化性质垂直地带性分析. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2020, 48(8): 111-118.
- [84] 王雅琼, 张建军, 李梁, 周宇鹏, 张守红, 陈宝强, 赵荣玮, 孙若修, 茹豪. 祁连山区典型草地生态系统土壤抗冲性影响因素. *生态学报*, 2018, 38(1): 122-131.
- [85] 安前东, 徐梦, 张旭博, 焦克, 张崇玉. 西藏色季拉山垂直植被带土壤细菌群落组成及功能潜势. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2147-2157.
- [86] 任继鹏, 张逸, 钱诚, 何莺, 相秀娟, 郭景恒. 南方酸性森林土壤中铝的形态分布与活化机理. *环境化学*, 2011, 30(6): 1131-1135.
- [87] 秦书琪, 房凯, 王冠钦, 彭云峰, 张典业, 李飞, 周国英, 杨元合. 高寒草原土壤交换性盐基离子对氮添加的响应: 以紫花针茅草原为例. *植物生态学报*, 2018, 42(1): 95-104.
- [88] 庞凤, 李廷轩, 王永东, 余海英, 吴德勇. 土壤速效氮、磷、钾含量空间变异特征及其影响因素. *植物营养与肥料学报*, 2009, 15(1): 114-120.
- [89] 欧阳志标, 罗建新, 王娟. 湖南不同母质植烟土壤钾的形态与特征. *中国土壤与肥料*, 2016(1): 13-17, 52.
- [90] 温军, 王晓丽, 王彦龙. 长江源区 3 种地形高寒草地土壤阳离子交换量和交换性盐基离子的分布特征及其机理探讨. *生态环境学报*, 2019, 28(3): 488-497.
- [91] Zhou J Z, Deng Y, Shen L N, Wen C Q, Yan Q Y, Ning D L, Qin Y J, Xue K, Wu L Y, He Z L, Voordeckers J W, Nostrand J D V, Buzzard V, Michaelitz S T, Enquist B J, Weiser M D, Kaspari M, Waide R, Yang Y F, Brown J H. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nature Communications*, 2016, 7: 12083.
- [92] Guo X, Feng J J, Shi Z, Zhou X S, Yuan M T, Tao X Y, Hale L, Yuan T, Wang J J, Qin Y J, Zhou A F, Fu Y, Wu L Y, He Z L, van Nostrand J D, Ning D L, Liu X D, Luo Y Q, Tiedje J M, Yang Y F, Zhou J Z. Climate warming leads to divergent succession of grassland microbial communities. *Nature Climate Change*, 2018, 8(9): 813-818.
- [93] Waldrop M P, Zak D R. Response of oxidative enzyme activities to nitrogen deposition affects soil concentrations of dissolved organic carbon. *Ecosystems*, 2006, 9(6): 921-933.
- [94] Liu D, Liu G H, Chen L, Wang J T, Zhang L M. Soil pH determines fungal diversity along an elevation gradient in Southwestern China. *Science China Life Sciences*, 2018, 61(6): 718-726.
- [95] Liu J J, Sui Y Y, Yu Z H, Shi Y, Chu H Y, Jin J, Liu X B, Wang G H. High throughput sequencing analysis of biogeographical distribution of bacterial communities in the black soils of northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 70: 113-122.
- [96] 张广帅, 闫吉顺, 赵全民, 于永海, 于秀波, 张全军, 蔡悦荫, 宫玮. 辽东湾小凌河口湿地土壤微生物群落结构与微生态环境因子的关系. *生态学杂志*, 2020, 39(7): 2283-2291.
- [97] 何芳兰, 金红喜, 王锁民, 韩生慧, 曾荣, 马俊梅. 沙化对玛曲高寒草甸土壤微生物数量及土壤酶活性的影响. *生态学报*, 2016, 36(18): 5876-5883.
- [98] Philippot L, Spor A, Hénault C, Bru D, Bizouard F, Jones C M, Sarr A, Maron P A. Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *The ISME Journal*, 2013, 7(8): 1609-1619.
- [99] Powell J R, Rillig M C. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. *The New Phytologist*, 2018, 220(4): 1059-1075.
- [100] Hillebrand H, Matthiessen B. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 2009, 12(12): 1405-1419.
- [101] Fierer N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15(10): 579-590.
- [102] Pepe-Ranney C, Campbell A N, Koehler C N, Berthrong S, Buckley D H. Unearthing the ecology of soil microorganisms using a high resolution DNA-SIP approach to explore cellulose and xylose metabolism in soil. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 703.
- [103] Martiny A C, Treseder K, Pusch G. Phylogenetic conservatism of functional traits in microorganisms. *The ISME Journal*, 2013, 7(4): 830-838.