

DOI: 10.5846/stxb202206211755

张彬, 刘满强, 钱刘兵, 梁山峰. 土壤微生物群落抵抗力和恢复力研究进展. 生态学报, 2023, 43(14): 5674-5685.

Zhang B, Liu M Q, Qian L B, Liang S F. Resistance and resilience of soil microbial communities: progress and perspective. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(14): 5674-5685.

土壤微生物群落抵抗力和恢复力研究进展

张彬^{1,*}, 刘满强², 钱刘兵¹, 梁山峰¹

¹ 南京信息工程大学应用气象学院, 南京 210044

² 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095

摘要: 人类活动的不断加剧使得土壤生态系统承受着环境干扰压力。土壤微生物受到环境干扰的响应程度(抵抗力)及恢复至原来状态的能力(恢复力)决定着土壤生态系统的可持续性。梳理和总结了土壤微生物群落对环境干扰的抵抗力和恢复力方面的研究进展。首先, 在介绍土壤微生物群落抵抗力和恢复力概念的基础上, 阐述了通过评估微生物群落的结构和功能的变化来系统表征抵抗力和恢复力; 随后, 分析了最近十年(2012—2021 年)有关文献, 发现土壤微生物群落的结构和(或)功能在环境干扰后的恢复力总体较弱, 但耕作、有机物料添加和轮作等农田管理措施下的响应趋势表现出一定的规律性; 继而, 从个体水平的休眠和胁迫忍耐、种群水平的生存策略、群落水平的多样性和相互作用以及生态系统水平的历史遗留效应等方面分析了土壤微生物群落抵抗力和恢复力的维持机制; 最后, 从功能性状、多功能性和植物-土壤微生物整体性对未来研究做出了展望, 以期构建土壤健康评价体系及预测环境干扰对土壤功能的影响提供科学依据。

关键词: 土壤健康; 土壤微生物群落; 抵抗力; 恢复力; 干扰; 可持续性

Resistance and resilience of soil microbial communities: progress and perspective

ZHANG Bin^{1,*}, LIU Manqiang², QIAN Liubing¹, LIANG Shanfeng¹

¹ School of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China

² College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: Soils have been increasingly endured environmental perturbations due to varying degrees of direct or indirect human activities. Microorganisms are the major drivers of soil ecological processes and their ability to resist (i.e. resistance) and recover from (i.e. resilience) these perturbations determines the sustainability of ecosystem functionalities. Thus, it is of great importance to clarify how environmental perturbations influence the resistance and resilience of soil microbial communities. This review aims to summarize the recent advances in resistance and resilience of soil microbial communities to perturbations and the underlying mechanisms. We firstly briefly describe the concepts of resistance and resilience. Resistance is defined as the degree to which soil microbial communities do not change in response to the perturbations, while resilience as the rate at which soil microbial communities return to the initial state after the perturbations. Resistance and resilience can be calculated by comparing the relative changes in the community composition and/or functions under disturbance treatment relative to control at the same sampling point. Subsequently, we carry out a literature analysis of microbial community response to perturbations. We find that soil microbial communities are generally not resistant to perturbations and only a few investigations suggest a full recovery when the perturbations are removed. We also find that tillage always decreases the resistance and resilience of soil microbial communities while input of organic materials into soils usually increases that. We then discuss how intrinsic attributes and extrinsic factors contribute to the resistance and

基金项目: 南京信息工程大学人才启动基金项目(2018r101)

收稿日期: 2022-06-21; 网络出版日期: 2023-03-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bzhang@nuist.edu.cn

resilience of soil microbial communities to perturbations. The intrinsic attributes are presented at the individual, population, and community levels, respectively. At the individual level, dormancy and stress tolerance can be two advantageous strategies for soil microorganisms to maximize their geometric fitness under unfavorable conditions. At the population level, the life-history strategy (copiotrophs/oligotrophs, r/K strategists) and trait-based frameworks from plant ecology (competitor-stress tolerator-ruderal, CSR theory) can help partially explain the capacity of soil microorganisms to resist and recover from perturbations. At the community level, it is suggested that the microbial diversity, community composition (the relative abundance of fungi vs bacteria, and rare vs dominant species) as well as the interaction (networks) among microbes collectively contribute to the resistance and resilience of soil microbial communities. The extrinsic factors include the legacy effect of perturbations as well as soil abiotic factors. In the last section, we propose some future research directions: (1) combine trait-based approaches with molecular tools to identify key functional traits related to the resistance and resilience of soil microbial communities to perturbations; (2) emphasize the resistance and resilience of soil multifunctionality because ecosystems can simultaneously carry out the multiple functions; and (3) understand the resistance and resilience of the interaction between plants and microbes to global change stress. These insights into the resistance and resilience of soil microbial communities have functional implications for systematic evaluation of soil health and could predict the impacts of perturbations on ecosystem functions and their feedback under future global change scenarios.

Key Words: soil health; microbial communities; resistance; resilience; perturbations; sustainability

土壤微生物是陆地生态系统功能的引擎,在土壤结构维持、有机质分解与积累、养分循环以及温室气体排放与消纳、生态系统稳定性等方面发挥着不可替代的重要作用^[1-2]。随着人类活动的不断加剧,土壤面临越来越多的环境干扰所带来的压力^[3],使得土壤微生物的群落稳定性表现引起科学家的重视^[4-7]。土壤微生物群落的稳定性指微生物群落的结构和功能抵抗环境干扰(抵抗力)并在干扰解除后恢复至原来状态的能力(恢复力)^[8]。一般地,干扰后土壤微生物群落的结构和功能相对于干扰前的变化幅度可以反映其抵抗力,而恢复力可用以下四种极端情景来描述(图1):(1)完全恢复,微生物群落的结构和功能都恢复至原来的状态;(2)生理适应,微生物群落的结构恢复但其功能没有恢复;(3)功能冗余,微生物群落的功能恢复但其结构没有恢复;(4)没有恢复,微生物群落的结构和功能都没有恢复^[9]。了解土壤微生物群落的稳定性对评价、预测和管理自然与人为干扰下土壤生态系统质量和健康具有重要的理论和现实意义^[7,10],但目前在土壤微生物群落的抵抗力和恢复力的响应与维持机制方面仍缺乏深入认识^[9,11]。

本文对近年来土壤微生物群落的抵抗力和恢复力的研究进展进行了梳理和总结,在阐述概念和表征方法的基础上,探究了土壤微生物群落抵抗力和恢复力的响应和维持机制,并对未来研究做出了展望,以期维持土壤生态系统服务功能的可持续性及管理提供科学依据。

1 土壤微生物群落抵抗力和恢复力的表征和计算方法

土壤微生物群落的抵抗力和恢复力主要通过评估其结构和(或)功能对环境干扰的响应来实现。已有关于土壤微生物群落结构的抵抗力和(或)恢复力研究主要采用的方法包括磷脂脂肪酸法、变性梯度凝胶电泳法、末端限制性片段长度多态性法以及高通量测序法等。其中,高通量测序法能够较为全面和准确的评价土壤微生物群落结构,并能较为客观的反映其中低丰度的重要功能微生物^[12-13],越来越受到土壤微生物群落抵抗力和恢复力方面研究学者的青睐。研究土壤微生物群落的抵抗力和恢复力时,考察的功能指标主要包括植物残体的分解速率^[14]、土壤基础呼吸速率^[15-16]、底物诱导呼吸速率^[17]、微生物量^[18]、土壤酶活性^[19-20]、潜在硝化和反硝化速率等^[21-22]。由于土壤微生物之间存在功能冗余,在微生物群落受到干扰后其一般性或广谱性功能(多数微生物都可以执行,如植物残体分解速率参数)和专一性或特殊性功能指标(只有少数微生物才

能执行,如硝化和反硝化速率参数)的抵抗力和恢复力可能差别很大^[5]。因此在研究土壤微生物群落的抵抗力和恢复力时,需要根据科学问题充分考虑所选功能指标的关联性。

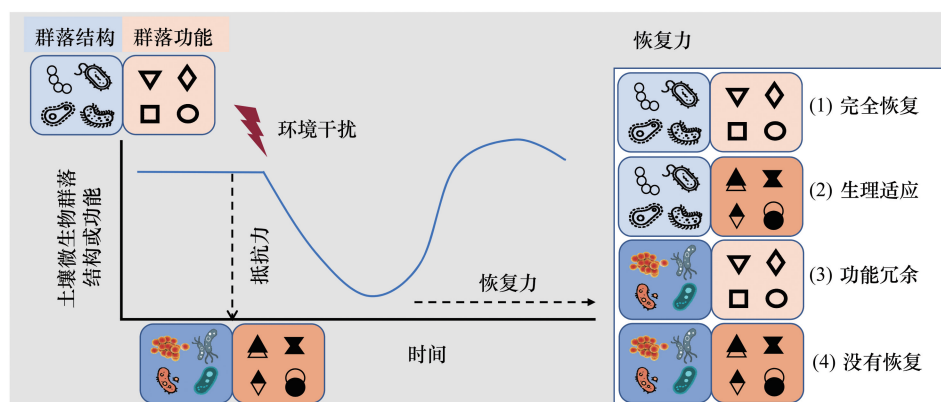


图1 环境干扰后土壤微生物群落结构和功能的抵抗力和恢复力示意图

Fig.1 Illustration of the resistance and resilience of soil microbial communities to environmental disturbances

抵抗力和恢复力的计算可以通过在干扰前和干扰后采集土壤样品来进行比对分析得到,但这种方法没有考虑微生物群落的结构和(或)功能随时间发生的动态变化(如样品培养过程中发生的变化以及野外样地随季节发生的变化)。因此,研究中常同时设置对照样品和干扰处理样品并且采用相同时间节点进行比较以消除这种误差^[8]。抵抗力和恢复力的计算方法主要包括:考察干扰样品与对照样品的相对变化^[23-26],计算干扰样品与对照样品的绝对变化^[27]以及通过积分获得^[28],具体计算公式见表1。为了更直观地比较上述不同方法的优势和特点,本文将通过实例计算的方式辅以说明(以Zhang等^[28]文献中种植马尾松的未侵蚀红壤在对照和干扰处理(50℃热胁迫)后的CO₂排放速率数据为例,测定时间为处理后的第1、3、7、14、28天,得到对照处理后CO₂排放速率为0.79—1.02 mg CO₂ g⁻¹ d⁻¹,干扰处理后为0.11—0.80 mg CO₂ g⁻¹ d⁻¹)。Kaufman^[23]和Sousa^[24]在计算恢复力时,将干扰样品在干扰处理后时间点x的响应值与对照样品在时间点0的响应值进行比较(以实例数据为例,即将第7天干扰样品的CO₂排放速率与第0天对照样品的CO₂排放速率进行比对,其恢复力为:0.48/0.81=0.59),没有考虑对照样品随时间可能发生的变化(对照样品第7天的CO₂排放速率比第0天增加了26%);同时,考察干扰样品与对照样品相对变化的方法^[23-26]得到的数值会因土壤功能指标的不同变化范围较大,使得无法对不同文献结果进行比对分析。通过积分方法^[28]计算的优势在于能够得到某种功能在培养一段时间内的一个整体恢复力数据(如实例数据计算得到CO₂排放速率的恢复力为65.0,其他方法都是计算某一个培养时间点的恢复力),但该整体恢复力指标受到培养时间的影响,当培养时间较短时土壤生态系统可能仍在恢复中,从而低估某些土壤功能的恢复力。通过比较干扰样品与对照样品绝对变化的计算方法^[27]将抵抗力和恢复力指标限定在-1到1之间(以上述实例数据计算得到CO₂排放速率的抵抗力为0.97,培养28天后CO₂排放速率的恢复力为-0.85),因而能够比较不同功能抵抗力和恢复力的差异,受到研究者的广泛认可^[15,29-30],也是本文作者推荐的方法。另外,最新研究^[31]基于土壤微生物群落的高通量测序数据,通过计算样品中每一种可操作分类单元(OTU)的变异度,提出并验证了一种新的评估土壤微生物群落结构抵抗力的平均变异度指数(Average variation degree, AVD),该方法将结构抵抗力指数化,具有不受组内样本数量限制的优点,创新性较好,具体计算公式如下:

$$\text{平均变异度指数} = \frac{\sum_{i=1}^n \frac{|x_i - \bar{x}_i|}{\delta_i}}{k \times n}$$

式中, x_i 代表某个样品中某一种OTU的相对丰度, $\bar{x}_i$ 代表这种OTU相对丰度在一个样本组内的均值, δ_i 表示

样本组内这种OTU相对丰度的标准差, k 表示一个样本组内的样品数量, n 表示每个样品中 OTU 的数量。

表 1 土壤微生物群落抵抗力和恢复力计算公式

Table 1 Calculation of the resistance and resilience of soil microbial communities

抵抗力 Resistance	恢复力 Resilience	参考文献 References
$\frac{D_0}{C_0}$	$\frac{D_x}{C_0}$	Kaufman ^[23]
$\frac{D_0}{C_0} \times 100$	$\frac{D_x}{C_0}$	Sousa ^[24]
$\left(C_0 - \frac{D_0}{C_0}\right) \times 100$	$\left(C_x - \frac{D_x}{C_x}\right) \times 100$	Griffiths 等 ^[25]
$\left[\left(\frac{D_x}{C_x}\right) - 1\right] \times 100$		Chaer 等 ^[26]
$1 - \left(\frac{2 C_0 - D_0 }{C_0 + C_0 - D_0 }\right)$	$\left(\frac{2 C_0 - D_0 }{ C_0 - D_0 + C_x - D_x }\right) - 1$	Orwin 等 ^[27]
$\int_0^i f(t) \frac{dt}{i}$	$\int_i^j f(t) \frac{dt}{(j-i)}$	Zhang 等 ^[28]

C_0 和 D_0 分别代表对照样品和干扰样品在干扰刚结束时的响应值; C_x 和 D_x 分别代表对照样品和干扰样品在干扰结束后时间点 x 时的响应值; $f(t)$ 代表干扰样品与对照样品在时间点 t 的响应值的比, i 代表干扰样品的响应值在时间点 i 最低, j 代表培养时间的总长

2 土壤微生物群落抵抗力和恢复力的响应

关于群落的抵抗力和恢复力方面的研究最初集中在地上和水生生态系统^[32-33]。随着高通量测序技术和生物信息学的发展,土壤微生物群落抵抗力和恢复力方面的研究得到了迅速发展,特别是自 2012 年以来发文量逐年增加(图 2)。利用 Web of Science 检索工具(<https://www.webofscience.com/wos/alldb/basic-search>)对相关研究进行了文献检索。检索表达式为: (resist *, resilien *) AND (bact *, microb *) AND community structure AND soil, 检索范围为 2012 年到 2021 年, 检索日期为 2022 年 1 月 26 日, 一共检索到 161 篇文献。对所有文献进行概括, 记录环境干扰后土壤微生物群落结构和(或)功能是否发生改变(以敏感和不敏感进行区分), 以及微生物群落结构和(或)功能是否能够恢复到干扰前的状态(以恢复和未恢复进行区分)。结果表明, 大部分(182 组数据, 83%)研究发现土壤微生物群落结构和(或)功能对环境干扰较为敏感(图 2), 其中只考察微生物群落结构抵抗力的研究占比 28%(45 篇), 只考察群落功能抵抗力的研究占比为 24%(38 篇)。只有少数研究考察了土壤微生物群落对环境干扰的恢复力, 其中 37% 的研究(40 组数据)发现微生物群落结构和(或)功能能够恢复到干扰前的状态, 63% 的研究(68 组数据)发现微生物群落结构和(或)功能没有恢复

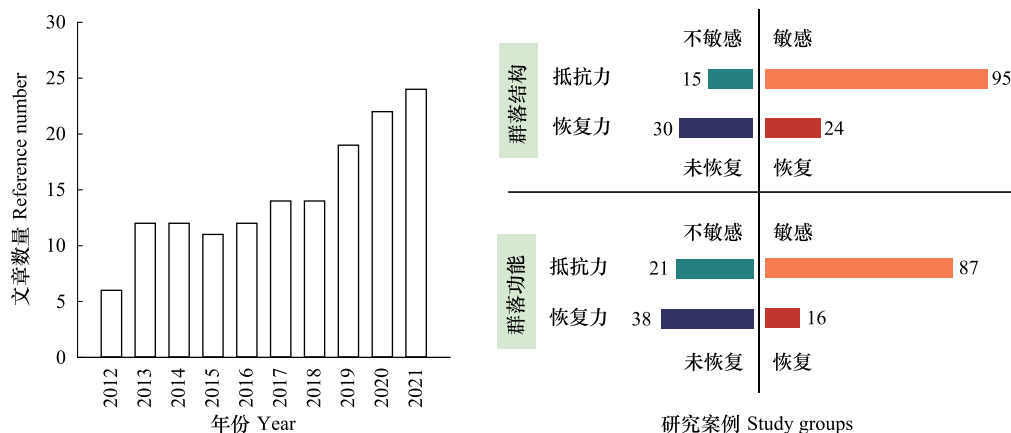


图 2 土壤微生物群落结构和功能的抵抗力和恢复力对环境干扰的响应

Fig.2 Resistance and resilience of soil microbial communities in response to environmental disturbances

(图2)。造成统计结果中土壤微生物群落未恢复研究占比较高的原因是:(1)土壤微生物群落的真实恢复力较低;(2)由于培养时间较短,取样时土壤微生物群落结构和(或)功能可能仍在恢复过程中。因此,未来研究中可适当延长恢复时间以充分考察土壤微生物群落的恢复力。

通过归纳总结发现,土壤微生物群落的抵抗力和恢复力对不同农田管理措施的响应表现出一定的规律。如对一系列草地和农田土壤进行热胁迫或铜胁迫后,发现常规耕作显著降低土壤微生物群落的抵抗力和(或)恢复力显著降低^[34]。Zhang 等^[28]研究发现免耕土壤功能对干湿交替的抵抗力显著高于垄作土壤,也进一步证实了耕作的负面影响。相反,有机物料的施用多数会提高土壤微生物群落对环境干扰的抵抗力和恢复力^[35-37]。Liang 等^[38]也发现向土壤中添加生物炭能够增加土壤细菌和真菌对干旱的抵抗力,提高土壤酶活性对干旱的恢复力。另外,研究也发现提高作物多样性或作物轮作(如间作豆科作物)能够显著增加土壤微生物群落对极端降水的恢复力^[37]。因此,通过评估农田生态系统中土壤微生物群落的抵抗力和恢复力,能为构建农田土壤健康评价体系 and 综合指标数据库提供有力支撑^[10]。

3 土壤微生物群落抵抗力和恢复力的维持机制

微生物个体的存活是种群维持的基础,而种群维持是群落具有抵抗力和恢复力的关键^[5]。本节将从个体、种群、群落以及生态系统等不同水平上深入分析土壤微生物群落抵抗力和恢复力的维持机制(图3)。

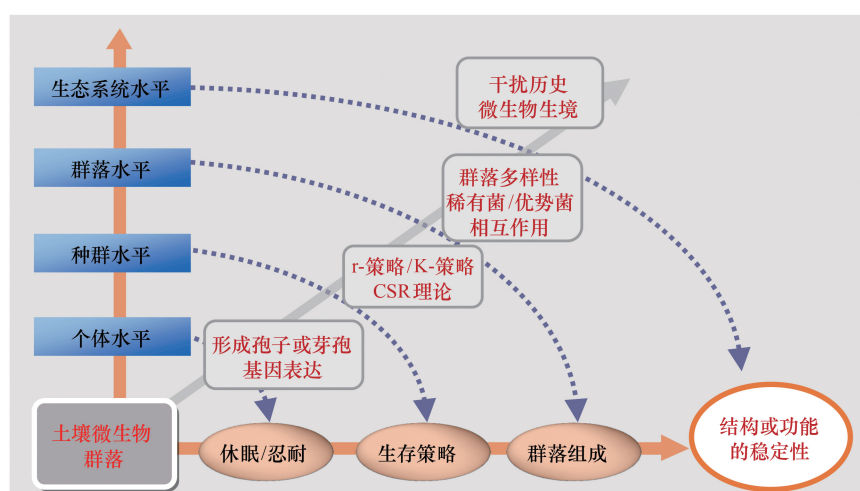


图3 土壤微生物群落抵抗力和恢复力的维持机制示意图

Fig.3 Conceptual diagram of underlying mechanisms for resistance and resilience of soil microbial communities

CSR 理论:竞争-耐胁迫-杂草型植物对策理论 Competitor-stress tolerator-ruderal theory

3.1 个体水平

休眠是微生物在生命树上进化而来的与时空异质性环境抗争时采取的一种“两头下注”策略。在面临不利的环境条件时,大多数真菌和部分细菌能够通过形成孢子或芽孢进入休眠状态从而最大化它们的环境适应性^[39]。这种策略对环境干扰后土壤微生物群落的重建具有重要的意义^[40]。例如,Sorensen 和 Shade^[41]通过对土壤进行高温胁迫试验发现休眠微生物的存在会显著提高土壤微生物群落的恢复力,进一步验证了这一点。环境干扰后淡水生态系统中微生物群落的恢复也存在类似的个体休眠机制^[42]。另外,在植物生态学中,研究发现植物种子休眠后形成的种子库有利于环境干扰(火烧、洪水、暴风雨)后植物群落的重建^[43]。Salazar 等^[44]研究表明个体休眠能够提高微生物生物量和土壤呼吸对干湿交替胁迫的抵抗力,说明土壤微生物也可能通过休眠形成种子库来维持微生物群落的稳定性。然而,当前的研究难点在于如何鉴别及衡量休眠微生物在土壤中的丰度、活性及群落特征等。另外需要指出的是微生物的这种休眠机制可能更适用于短期环境胁迫,如果外界干扰持续时间太长,休眠的微生物个体可能完全丧失恢复的能力。

胁迫忍耐机制是微生物在面临环境干扰时的另外一种个体水平的响应机制^[45]。细菌可以通过基因表达产生一系列与代谢活动有关的产物,从而提高其功能对环境干扰的抵抗力和恢复力。例如,Luo 等^[20]通过结构方程模型和随机森林分析发现秸秆添加条件下土壤多功能性(通过计算 α -葡萄糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶、 β -木糖苷酶、纤维二糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶、乙酰氨基葡萄糖苷酶、磷酸酶、过氧化物酶和酚氧化酶这些与土壤碳氮磷循环相关的胞外酶获得)对干湿交替的抵抗力主要与碳循环相关基因(*GH51*、*fungcbhIF*)的表达密切相关,而无秸秆添加土壤多功能性对干湿交替的抵抗力主要取决于氮循环相关基因(*amoA*、*nosZ*、*narG*)的表达。类似地,Shu 等^[29]研究发现热胁迫后土壤反硝化相关基因的拷贝数能够在培养第 28 天完全恢复到对照水平,尤其是 *nosZ* 基因的恢复对于减缓 N_2O 排放具有重要贡献,从而提高热胁迫后土壤反硝化速率的稳定性。从生理学角度讲,土壤微生物群落中混合营养型个体越多,其胁迫忍耐能力就越强,因为它们可以通过基因表达产生不同种类的胞外酶来利用多种碳源^[8]。微生物个体的这种胁迫忍耐机制有利于保护细胞免受环境扰动下的物理破坏,但其贡献大小取决于干扰强度和时间以及个体自身的相对耐受力^[5]。因此,未来研究可结合实际情况设置不同强度和频率的干扰并适当延长恢复时间,同时结合基于荧光染色或拉曼光谱的单细胞分选技术^[46]以充分考察土壤微生物在个体水平的响应机制。

3.2 种群水平

种群生存策略在一定程度上能够解释土壤微生物群落对环境干扰的抵抗力和恢复力差异^[6,29,47]。例如,归为 r-策略者的腐螺旋菌纲(*Saprospirae*)的相对丰度与活性碳源对增温的抵抗力呈负相关,而归为 K-策略者的索利氏菌纲(*Solibacteres*)的相对丰度与碳矿化速率对干湿交替的抵抗力呈正相关^[48]。Maestre 等^[49]也研究发现土壤微生物群落中不同门水平细菌因生存策略的差异,它们对脱水和复湿的响应截然相反,表现为放线菌门(*Actinobacteria*)对干旱的抵抗力较强而恢复力较弱,酸杆菌门(*Acidobacteria*)对干旱的抵抗力较弱而恢复力较强,这与不同生存策略种群对营养底物的亲和力和碳利用效率之间的权衡密切相关。总体上讲,K-策略者其碳源利用效率较高,因而对环境干扰的抵抗力较高;相反,r-策略者因其对营养底物的亲和力较高,能够在环境干扰后能快速恢复。de Vries 等^[50]通过比较以真菌为主的草地土壤和以细菌为主的农田土壤对干旱的响应规律,发现生长速率较慢的真菌对干旱的抵抗力较高,而生长速率较快的细菌对干旱的恢复力较高,进一步验证了这种推断。另外,科学家根据不同门水平细菌生长速率的差异,将它们分为广义上的富营养型和寡营养型^[51]。研究表明草地生态系统中富营养型细菌具有较低的碳源利用效率,对极端气候干扰的抵抗力较弱;寡营养型细菌具有较高的碳源利用效率,对极端气候干扰的抵抗力较强^[6],这种规律在农田生态系统中也得到了进一步验证^[22]。

尽管将土壤微生物分为广义上的富营养型(或 r-策略者)和寡营养型(或 K-策略者)对于理解它们对环境干扰的响应机制具有重要的意义,但我们对这种分类所包含的具体微生物功能性状仍知之甚少。在植物生态学中,竞争-耐胁迫-杂草型植物对策理论(CSR 理论)被用来解释植物对环境胁迫和干扰的适应性反应^[52]。高通量测序技术的快速发展使得能够将基因功能预测和 CSR 理论相结合,为从功能性状角度研究土壤微生物对环境干扰的响应机制提供了可能^[53]。Wood 等^[54]最早将 CSR 理论应用于土壤微生物生态学研究,将与资源获取相关的基因功能(如编码酶活性和养分代谢途径等)定义为竞争性状,与不利环境中促进生存的基因功能(如 DNA 修复和渗透压调节等)定义为耐胁迫性状,与种群重建和同化代谢相关的基因功能(如碳水化合物、氨基酸和脂类合成等)定义为快速生长性状。一般认为,在没有环境胁迫且养分资源丰富的条件下,土壤微生物群落表现出较高的快速生长性状;在没有环境胁迫但养分资源相对匮乏的条件下,微生物表现出较高的竞争性状;而在环境胁迫条件下,土壤微生物表现出较高的耐胁迫性状^[55]。最新研究^[56]进一步发现在特定环境干扰(如干旱)条件下,土壤微生物除了表现出较高耐胁迫性状外,还会增加在细胞维持和生长潜力等方面的投资,这种不同性状之间的权衡可能是土壤微生物对环境干扰的重要响应机制。未来研究应该加强基于土壤微生物性状方面的研究,从而更好地预测土壤微生物对环境干扰的响应。

3.3 群落水平

大量研究表明生物多样性能够影响生态系统对环境干扰的抵抗力和恢复力,对生态系统服务功能的维持

至关重要^[33,57]。然而目前关于微生物多样性对群落功能抵抗力和恢复力的影响仍存在较大的不确定性^[9]。造成这种结果的原因之一是土壤微生物群落组成的差异,尤其是真菌和细菌对环境干扰的抵抗力和恢复力并不一致。例如,干旱胁迫后土壤真菌的均匀度和丰富度显著增加并在复湿后能够快速恢复到对照土壤水平,然而土壤细菌的均匀度和丰富度在干旱胁迫后快速下降且具有较低的恢复力^[49]。相反,Meisner 等^[58]发现极端干湿交替对土壤细菌和古菌的影响较小(8% OTUs),但显著影响了土壤真菌(25% OTUs)。因此,即使土壤微生物多样性较低,但以真菌为主的微生物群落能够提高特定土壤功能(如土壤呼吸)对环境干扰的抵抗力^[59]。另外,土壤微生物群落中稀有菌和优势菌的占比也会影响微生物群落对环境干扰的抵抗力和恢复力^[8]。研究表明土壤中的稀有菌能够直接提供多种生态系统功能,也可以通过分泌特定的维生素和氨基酸间接地为其它微生物的代谢过程提供支持^[60]。因此,微生物群落中稀有菌多样性较高可能会提高环境干扰下土壤微生物群落的抵抗力。最近一项研究^[61]发现气候条件变化后土壤微生物群落中稀有菌的相对丰度随时间的变化较小,整体趋于相对稳定,进一步验证了这种观点。

土壤微生物群落之间并不是孤立存在的,而是存在着包括正向(如通过分泌能够促进其它微生物类群生长的有益物质)和负向(如为争夺空间和资源形成的竞争)两方面的相互作用关系^[62]。近年来,科学家开始逐渐重视土壤微生物群落之间的相互作用关系在维持微生物群落抵抗力和恢复力方面的作用^[63]。Hernandez 等^[64]应用网络分析手段研究发现高胁迫环境中土壤微生物群落之间的模块性以及负向和正向相互作用关系的比值均显著降低,从而导致微生物群落网络关系的稳定性(抵抗力和恢复力)显著下降。另外,研究发现土壤微生物群落网络关系中的中心性和连通度对微生物群落的稳定性也有重要贡献^[65]。一般而言,土壤细菌网络关系中的中心性和连通度较高,因而环境胁迫下细菌群落的稳定性较低^[66],这也解释了为何土壤细菌群落对干旱的抵抗力低于真菌群落^[49]。因此,环境干扰不仅仅会直接影响抵抗力较弱的微生物类群,还会间接影响与它们有相互作用关系但抵抗力较强的那些微生物类群,进而影响土壤微生物群落的抵抗力和恢复力。

3.4 生态系统水平

越来越多的研究表明环境干扰对土壤微生物群落抵抗力和恢复力的影响具有遗留效应^[20,67-69]。例如,Yu 等^[70]研究了急速增温(4 年)和慢速增温(7 年)后土壤呼吸速率的恢复力,发现急速增温显著增加了土壤呼吸速率对后续干旱胁迫的恢复力;Wang 等^[71]研究了热胁迫后长期砷污染土壤中酶活性的抵抗力,发现中等浓度砷污染土壤 β -葡萄糖苷酶具有较高的抵抗力。然而这种历史遗留效应可能会受到土壤微生物群落组成的调节,如 Dacal 等^[72]发现历史增温和人为减少降水能够增加真菌对干旱的抵抗力,但是降低了细菌对干旱的抵抗力。同时,历史遗留效应对土壤微生物群落抵抗力和恢复力的影响也与后续干扰类型也有密切关系,后续干扰类型与历史干扰类型一致的情况下土壤微生物群落的适应性更快^[73]。因此在研究土壤微生物群落对环境干扰的抵抗力和恢复力时,需要考虑历史遗留效应的影响,尤其是全球气候变化背景下的遗留效应。

土壤理化性质(如土壤有机质的含量和组成等)对微生物群落的抵抗力和恢复力具有十分重要的作用^[74-75]。一项全球荟萃分析发现有机质含量较高的土壤能够减轻微生物群落的环境胁迫,从而增加环境干扰下的微生物群落的稳定性^[76]。有机质含量较高的土壤能够为快速生长的微生物提供碳源和养分,使得其在环境干扰后一般表现出较高的恢复力^[29]。土壤有机质的组成不同会使微生物群落的生存策略存在差异,从而环境影响其对环境干扰的响应,这也解释了为何根际热点位置的土壤其酶活性对干旱胁迫的抵抗力要显著高于非根际土壤^[77]。Picariello 等^[75]也发现惰性有机质含量较高的土壤其酶活性对环境干扰的抵抗力显著高于活性有机质含量较高的土壤。但这种规律也受到微生物群落主场优势的影响^[16]。例如,Fikri 等^[78]通过人为构建有机质含量较高的土壤,发现土壤微生物在受到干旱胁迫时其抵抗力较差,可能与微生物群落失去主场优势直接相关。除此之外,土壤 pH 值和质地也可以影响微生物群落的抵抗力和恢复力^[79]。例如,Zhang 等^[80]采集我国从北到南 24 个土壤样品分析发现,土壤 pH 值与底物诱导呼吸速率对铜胁迫的抵抗力

成正比,而砂粒含量与其恢复力成正比,说明重金属污染下土壤理化性质对微生物群落的抵抗力和恢复力具有决定性作用;Bach 等^[81]也发现草地恢复过程中土壤微生物群落结构和功能的恢复力取决于土壤结构。综上,这些研究说明土壤理化性质能够直接或间接影响土壤微生物群落的抵抗力和恢复力,未来研究应重视区分内在因素和外部因素并量化它们对土壤微生物抵抗力和恢复力的相对贡献。

4 结论与展望

土壤微生物在养分循环和温室气体排放等方面发挥着十分重要的作用。目前关于土壤微生物群落抵抗力和恢复力对环境干扰的响应规律方面取得了一系列进展,然而对其驱动机制的认识仍十分有限^[8,11]。在气候变化和生物多样性丧失的背景下,将土壤微生物群落抵抗力和恢复力纳入生态系统模型并进行实地调控措施研究显得尤为迫切,这对预测土壤生态系统服务对环境干扰的反馈作用具有重要意义^[82]。今后可从以下几个方面进一步开展相关研究:

(1)加强分子生物学的基因性状与功能性状的联系研究。高通量技术的快速发展使能够利用高度保守的标记基因(如细菌和古菌的 16S rRNA、真菌的内转录间隔区(ITS))来评估土壤微生物群落中的基因型性状(特定基因组成和丰富程度)的差异^[83]。然而由于微生物群落会表现出高度的功能冗余,使得利用这些基因型性状来解释土壤微生物群落抵抗力和恢复力的响应规律时存在一定的局限性。从功能生态学角度出发,微生物的功能型性状可能对阐述控制土壤微生物群落抵抗力和恢复力的机制至关重要。方法之一是使用功能预测软件(如 PICRUSt2、Tax4Fun、FAPROTAX 等)对基因组数据进行比对处理后获取微生物功能信息^[84],然后将这些功能信息与微生物生存策略理论(如 r-策略和 K-策略、CSR 理论等)联系起来^[50,54,56],从而考察这些功能性状在不同时间和空间尺度上对土壤微生物群落抵抗力和恢复力的贡献差异;另外一种方法就是将 DNA-稳定同位素探针技术(DNA-SIP)和高分辨率次级离子质谱(NanoSIMS)或拉曼光谱相结合^[85],深入了解土壤微生物群落在原位对环境干扰的响应特征,以识别对群落抵抗力和恢复力起关键作用的微生物功能群。

(2)加强土壤多功能性的抵抗力和恢复力的研究。以往有关研究往往只考虑某一特定土壤功能,即使有研究测定了多种土壤功能,但对每种功能的抵抗力和恢复力仍是独立地进行分析。事实上,生态系统具备同时维持多种功能和服务的能力^[86],且土壤生态系统的各个功能之间也并不是孤立的,在受到环境干扰时,各个功能会表现出此消彼长的权衡和相互增益的协同^[87]。因此,从土壤多功能性的角度,探讨土壤多重功能抵抗力和恢复力对环境干扰的响应机制对预测未来气候变化的生态风险十分重要^[20]。另外,有必要在全国尺度上开展土壤多功能性抵抗力和恢复力的研究,有望从整体角度为调整土地利用方式和区域资源配置提供理论依据^[88];也可与土壤质量与健康评价指标相结合,为土壤的可持续利用和管理政策落地提供技术支撑^[89-90]。

(3)加强植物-土壤微生物整体恢复力方面的研究。植物-微生物的相互作用关系是生态系统稳定性的基石^[91]。全球变化胁迫下,植物会调节资源在根系的分配并改变植物根系性状,从而影响土壤微生物群落及其对全球变化的响应^[92]。反过来,丛枝菌根真菌能够帮助植物从土壤中吸收大量的氮磷养分和水分^[93-94];植物根际微生物通过分泌植物激素类似物促进植物生长,从而增加植物对干旱或疾病的适应程度^[95-96],进一步提升生态系统水平上的抵抗力和恢复力;但增加的强度可能取决于网络性质^[49]。另外,植物-微生物相互作用与碳、氮、磷元素化学计量比的耦合程度对恢复力也很重要,土壤养分浓度比可以影响植物的水分利用效率和与植物共生的微生物群落^[92]。因此,能够保持生态系统碳、氮、磷化学计量平衡的植物-微生物相互作用关系将加快生态系统的恢复。相关研究将为植物-微生物对环境干扰的整体抵抗力和恢复力驱动机制提供理论参考。

参考文献(References):

- [1] 贺纪正,李晶,郑袁明.土壤生态系统微生物多样性-稳定性关系的思考.生物多样性,2013,21(4):411-420.
- [2] 陆雅海,傅声雷,褚海燕,杨云锋,刘占锋.全球变化背景下的土壤生物学研究进展.中国科学基金,2015,29(1):19-24.

- [3] Smith P, House J I, Bustamante M, Sobock  J, Harper R, Pan G X, West P C, Clark J M, Adhya T, Rumpel C, Paustian K, Kuikman P, Cotrufo M F, Elliott J A, McDowell R, Griffiths R I, Asakawa S, Bondeau A, Jain A K, Meersmans J, Pugh T A M. Global change pressures on soils from land use and management. *Global Change Biology*, 2016, 22(3): 1008-1028.
- [4] 李小方, 邓欢, 黄益宗, 王新军, 朱永官. 土壤生态系统稳定性研究进展. *生态学报*, 2009, 29(12): 6712-6722.
- [5] Shade A, Peter H, Allison S D, Baho D L, Berga M, B rgmann H, Huber D H, Langenheder S, Lennon J T, Martiny J B H, Matulich K L, Schmidt T M, Handelsman J. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 417.
- [6] de Vries F T, Shade A. Controls on soil microbial community stability under climate change. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 265.
- [7] Bardgett R D, Caruso T. Soil microbial community responses to climate extremes: resistance, resilience and transitions to alternative states. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2020, 375(1794): 20190112.
- [8] Griffiths B S, Philippot L. Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37(2): 112-129.
- [9] Philippot L, Griffiths B S, Langenheder S. Microbial community resilience across ecosystems and multiple disturbances. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2021, 85(2): e00026-20.
- [10] 朱永官, 彭静静, 韦中, 沈其荣, 张福锁. 土壤微生物组与土壤健康. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51(1): 1-11.
- [11] 李婷婷, 张西美. 全球变化背景下内蒙古草原土壤微生物多样性维持机制研究进展. *生物多样性*, 2020, 28(6): 749-758.
- [12] 夏围围, 贾仲君. 高通量测序和 DGGE 分析土壤微生物群落的技术评价. *微生物学报*, 2014, 54(12): 1489-1499.
- [13] 李香真, 郭良栋, 李家宝, 姚敏杰. 中国土壤微生物多样性监测的现状和思考. *生物多样性*, 2016, 24(11): 1240-1248.
- [14] Chen X Y, Xue W F, Xue J R, Griffiths B S, Liu M Q. Contribution of bacterivorous nematodes to soil resistance and resilience under copper or heat stress. *Soil Ecology Letters*, 2020, 2(3): 220-229.
- [15] Fry E L, Wilkinson A, Johnson D, Pritchard W J, Ostle N J, Baggs E M, Bardgett R D. Do soil depth and plant community composition interact to modify the resistance and resilience of grassland ecosystem functioning to drought? *Ecology and Evolution*, 2021, 11(17): 11960-11973.
- [16] Hu Z K, Chen C Y, Chen X Y, Yao J N, Jiang L, Liu M Q. Home-field advantage in soil respiration and its resilience to drying and rewetting cycles. *Science of the Total Environment*, 2021, 750: 141736.
- [17] Stockdale E A, Banning N C, Murphy D V. Rhizosphere effects on functional stability of microbial communities in conventional and organic soils following elevated temperature treatment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 56-59.
- [18] 靳苗苗, 胡正锑, 朱柏菁, 刘满强, 焦加国, 李辉信, 陈小云, 胡锋. 环境胁迫对不同水分管理措施下稻田土壤功能稳定性的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3795-3803.
- [19] Ng E L, Patti A F, Rose M T, Scheffe C R, Smernik R J, Cavagnaro T R. Do organic inputs alter resistance and resilience of soil microbial community to drying? *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 58-66.
- [20] Luo G W, Wang T T, Li K S, Li L, Zhang J W, Guo S W, Ling N, Shen Q R. Historical-nitrogen deposition and straw addition facilitate the resistance of soil multifunctionality to drying-wetting cycles. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, 85(8): e02251-18.
- [21] Sun F, Pan K W, Li Z L, Wang S Z, Tariq A, Olatunji O A, Sun X M, Zhang L, Shi W Y, Wu X G. Soybean supplementation increases the resilience of microbial and nematode communities in soil to extreme rainfall in an agroforestry system. *Science of the Total Environment*, 2018, 626: 776-784.
- [22] Zhang B, Wei Z B, Schaeffer S M, Liang A Z, Ding X L. Recovery of bacterial communities and functions of soils under ridge tillage and no-tillage after different intensities and frequencies of drying-wetting disturbances in agroecosystems of northeastern China. *CATENA*, 2021, 203: 105367.
- [23] Kaufman L H. Stream aufwuchs accumulation: disturbance frequency and stress resistance and resilience. *Oecologia*, 1982, 52(1): 57-63.
- [24] Sousa W P. The responses of a community to disturbance: the importance of successional age and species' life histories. *Oecologia*, 1980, 45(1): 72-81.
- [25] Griffiths B S, Ritz K, Bardgett R D, Cook R, Christensen S, Ekelund F, S rensen S J, B  th E, Bloem J, De Ruiter P C, Dolfing J, Nicolardot B. Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity-ecosystem function relationship. *OIKOS*, 2000, 90(2): 279-294.
- [26] Chaer G, Fernandes M, Myrold D, Bottomley P. Comparative resistance and resilience of soil microbial communities and enzyme activities in adjacent native forest and agricultural soils. *Microbial Ecology*, 2009, 58(2): 414-424.
- [27] Orwin K H, Wardle D A. New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(11): 1907-1912.
- [28] Zhang B, Deng H, Wang H L, Yin R, Hallett P D, Griffiths B S, Daniell T J. Does microbial habitat or community structure drive the functional stability of microbes to stresses following re-vegetation of a severely degraded soil? *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(5): 850-859.
- [29] Shu X, Daniell T J, Hallett P D, Baggs E M, Mitchell S, Langarica-Fuentes A, Griffiths B S. Role of microbial communities in conferring

- resistance and resilience of soil carbon and nitrogen cycling following contrasting stresses. *European Journal of Soil Biology*, 2021, 104: 103308.
- [30] Zhang B, Liang A Z, Wei Z B, Ding X L. No-tillage leads to a higher resistance but a lower resilience of soil multifunctionality than ridge tillage in response to dry-wet disturbances. *Soil and Tillage Research*, 2019, 195: 104376.
- [31] Xun W B, Liu Y P, Li W, Ren Y, Xiong W, Xu Z H, Zhang N, Miao Y Z, Shen Q R, Zhang R F. Specialized metabolic functions of keystone taxa sustain soil microbiome stability. *Microbiome*, 2021, 9(1): 35.
- [32] Kimbro D L, Cheng B S, Grosholz E D. Biotic resistance in marine environments. *Ecology Letters*, 2013, 16(6): 821-833.
- [33] Oliver T H, Heard M S, Isaac N J B, Roy D B, Procter D, Eigenbrod F, Freckleton R, Hector A, Orme C D L, Petchey O L, Proença V, Raffaelli D, Suttle K B, Mace G M, Martín-López B, Woodcock B A, Bullock J M. Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trend in Ecology & Evolution*, 2015, 30(11): 673-684.
- [34] Gregory A S, Watts C W, Griffiths B S, Hallett P D, Kuan H L, Whitmore A P. The effect of long-term soil management on the physical and biological resilience of a range of arable and grassland soils in England. *Geoderma*, 2009, 153(1/2): 172-185.
- [35] Kumar S, Patra A K, Singh D, Purakayastha T J. Long-term chemical fertilization along with farmyard manure enhances resistance and resilience of soil microbial activity against heat stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2014, 200(2): 156-162.
- [36] Hafeez F, Philippot L, Spor A, Martin-Laurent F. Assessment of the resilience and resistance of remediated soils using denitrification as model process. *Journal of Soils and Sediments*, 2014, 14(1): 178-182.
- [37] Shu X, Hallett P D, Liu M Q, Baggs E M, Hu F, Griffiths B S. Resilience of soil functions to transient and persistent stresses is improved more by residue incorporation than the activity of earthworms. *Applied Soil Ecology*, 2019, 139: 10-14.
- [38] Liang C F, Zhu X L, Fu S L, Méndez A, Gascó G, Paz-Ferreiro J. Biochar alters the resistance and resilience to drought in a tropical soil. *Environmental Research Letters*, 2014, 9(6): 064013.
- [39] Lennon J T, Jones S E. Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(2): 119-130.
- [40] Grimbergen A J, Siebring J, Solopova A, Kuipers O P. Microbial bet-hedging: the power of being different. *Current Opinion in Microbiology*, 2015, 25: 67-72.
- [41] Sorensen J W, Shade A. Dormancy dynamics and dispersal contribute to soil microbiome resilience. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2020, 375(1798): 20190255.
- [42] Simon M, López-García P, Deschamps P, Restoux G, Bertolino P, Moreira D, Jardillier L. Resilience of freshwater communities of small microbial eukaryotes undergoing severe drought events. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 812.
- [43] Hopfensperger K N. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *OIKOS*, 2007, 116(9): 1438-1448.
- [44] Salazar A, Sulman B N, Dukes J S. Microbial dormancy promotes microbial biomass and respiration across pulses of drying-wetting stress. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 237-244.
- [45] Evans T G, Hofmann G E. Defining the limits of physiological plasticity: how gene expression can assess and predict the consequences of ocean change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2012, 367(1596): 1733-1745.
- [46] 梁鹏, 刘博, 王钰, 薛莹, 李备. 单细胞分选技术在微生物分离与培养中的应用与展望. *微生物学报*, 2021, 61(4): 781-792.
- [47] Yang L Y, Barnard R, Kuzakov Y, Tian J. Bacterial communities drive the resistance of soil multifunctionality to land-use change in karst soils. *European Journal of Soil Biology*, 2021, 104: 103313.
- [48] Delgado-Baquerizo M, Eldridge D J, Ochoa V, Gozalo B, Singh B K, Maestre F T. Soil microbial communities drive the resistance of ecosystem multifunctionality to global change in drylands across the globe. *Ecology Letters*, 2017, 20(10): 1295-1305.
- [49] 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.
- [50] 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(1): 3033.
- [51] Ho A, Di Lonardo D P, Bodelier P L E. Revisiting life strategy concepts in environmental microbial ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(3): fix006.
- [52] 姚忠, 吴永明, 游海林, 辛在军. 竞争-耐胁迫-杂草型植物对策理论及其应用研究进展. *生态学报*, 2022, 42(1): 24-36.
- [53] Zhang B, Chen Q, Wen J H, Ding X L, Agathokleous E. Straw addition decreased the resistance of bacterial community composition to freeze-thaw disturbances in a clay loam soil due to changes in physiological and functional traits. *Geoderma*, 2022, 424: 116007.

- [54] Wood J L, Tang C X, Franks A E. Competitive traits are more important than stress-tolerance traits in a cadmium-contaminated rhizosphere: a role for trait theory in microbial ecology. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 121.
- [55] Malik A A, Martiny J B, Brodie E L, Martiny A C, Treseder K K, Allison S D. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, 2020, 14(1): 1-9.
- [56] Li C N, Liao H J, Xu L, Wang C T, He N P, Wang J M, Li X Z. The adjustment of life history strategies drives the ecological adaptations of soil microbiota to aridity. *Molecular Ecology*, 2022, 31(10): 2920-2934.
- [57] 张景慧, 黄永梅. 生物多样性与稳定性机制研究进展. *生态学报*, 2016, 36(13): 3859-3870.
- [58] Meisner A, Jacquiod S, Snoek B L, ten Hooven F C, van der Putten W H. Drought legacy effects on the composition of soil fungal and prokaryote communities. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 294.
- [59] de Vries F T, Liiri M E, Bjørnlund L, Bowker M A, Christensen S, Setälä H M, Bardgett R D. Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nature Climate Change*, 2012, 2(4): 276-280.
- [60] Jousset A, Bienhold C, Chatzinotas A, Gallien L, Gobet A, Kurm V, Küsel K, Rillig M C, Rivett D W, Salles J F, van der Heijden M G A, Youssef N H, Zhang X W, Wei Z, Hol W H G. Where less may be more: how the rare biosphere pulls ecosystems strings. *The ISME Journal*, 2017, 11(4): 853-862.
- [61] Liang Y T, Xiao X, Nuccio E E, Yuan M T, Zhang N, Xue K, Cohan F M, Zhou J Z, Sun B. Differentiation strategies of soil rare and abundant microbial taxa in response to changing climatic regimes. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(4): 1327-1340.
- [62] 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.
- [63] Huang L B, Bai J H, Wen X J, Zhang G L, Zhang C D, Cui B S, Liu X H. Microbial resistance and resilience in response to environmental changes under the higher intensity of human activities than global average level. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 2377-2389.
- [64] 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.
- [65] Jiao S, Chen W M, Wei G H. Core microbiota drive functional stability of soil microbiome in reforestation ecosystems. *Global Change Biology*, 2022, 28(3): 1038-1047.
- [66] Coyte K Z, Schluter J, Foster K R. The ecology of the microbiome: networks, competition, and stability. *Science*, 2015, 350(6261): 663-666.
- [67] Li J, Liu Y R, Cui L J, Hu H W, Wang J T, He J Z. Copper pollution increases the resistance of soil archaeal community to changes in water regime. *Microbial Ecology*, 2017, 74(4): 877-887.
- [68] Li L J, Preece C, Lin Q, Bréchet L M, Stahl C, Courtois E A, Verbruggen E. Resistance and resilience of soil prokaryotic communities in response to prolonged drought in a tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, 97(9): fiab116.
- [69] Steven B, Phillips M L, Belnap J, Gallegos-Graves L V, Kuske C R, Reed S C. Resistance, resilience, and recovery of dryland soil bacterial communities across multiple disturbances. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 648455.
- [70] Yu H Y, Liu X D, Ma Q H, Yin Z T, Wang Y H, Xu Z Z, Zhou G S. Climatic warming enhances soil respiration resilience in an arid ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2021, 756: 144005.
- [71] Wang Z Q, Tian H X, Tan X P, Wang F, Jia H Z, Megharaj M, He W X. Long-term As contamination alters soil enzyme functional stability in response to additional heat disturbance. *Chemosphere*, 2019, 229: 471-480.
- [72] Dacal M, García-Palacios P, Asensio S, Wang J T, Singh B K, Maestre F T. Climate change legacies contrastingly affect the resistance and resilience of soil microbial communities and multifunctionality to extreme drought. *Functional Ecology*, 2022, 36(4): 908-920.
- [73] de Nijs E A, Hicks L C, Leizeaga A, Tietema A, Rousk J. Soil microbial moisture dependences and responses to drying-rewetting: the legacy of 18 years drought. *Global Change Biology*, 2019, 25(3): 1005-1015.
- [74] Jiang R, Wang M E, Chen W P, Li X Z, Balseiro-Romero M. Changes in the integrated functional stability of microbial community under chemical stresses and the impacting factors in field soils. *Ecological Indicators*, 2020, 110: 105919.
- [75] Picariello E, Baldantoni D, Muniategui-Lorenzo S, Concha-Graña E, De Nicola F. A synthetic quality index to evaluate the functional stability of soil microbial communities after perturbations. *Ecological Indicators*, 2021, 128: 107844.
- [76] Wardle D A. Controls of temporal variability of the soil microbial biomass: a global-scale synthesis. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30(13): 1627-1637.
- [77] Zhang X C, Myrold D D, Shi L L, Kuzyakov Y, Dai H C, Thu Hoang D T, Dippold M A, Meng X T, Song X N, Li Z Y, Zhou J, Razavi B S. Resistance of microbial community and its functional sensitivity in the rhizosphere hotspots to drought. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 161: 108360.
- [78] Fikri M, Joulain C, Motelica-Heino M, Norini M P, Hellal J. Resistance and resilience of soil nitrogen cycling to drought and heat stress in

- rehabilitated urban soils. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 727468.
- [79] Griffiths B S, Hallett P D, Kuan H L, Gregory A S, Watts C W, Whitmore A P. Functional resilience of soil microbial communities depends on both soil structure and microbial community composition. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 44(5): 745-754.
- [80] Zhang Y, Deng H, Xue H J, Chen X Y, Cai C, Deng Y C, Zhong W H. The effects of soil microbial and physiochemical properties on resistance and resilience to copper perturbation across China. *CATENA*, 2016, 147: 678-685.
- [81] 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.
- [82] Hawkes C V, Keitt T H. Resilience vs. historical contingency in microbial responses to environmental change. *Ecology Letters*, 2015, 18(7): 612-625.
- [83] Escalas A, Hale L, Voordeckers J W, Yang Y, Firestone M K, Alvarez-Cohen L, Zhou J Z. Microbial functional diversity: From concepts to applications. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(20): 12000-12016.
- [84] Douglas G M, Maffei V J, Zaneveld J R, Yurgel S N, Brown J R, Taylor C M, Huttenhower C, Langille M G I. PICRUSt2 for prediction of metagenome functions. *Nature Biotechnology*, 2020, 38(6): 685-688.
- [85] Eichorst S A, Strasser F, Woyke T, Schintlmeister A, Wagner M, Woebken D. Advancements in the application of NanoSIMS and Raman microspectroscopy to investigate the activity of microbial cells in soils. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(10): fiv106.
- [86] 王凯, 王聪, 冯晓明, 伍星, 傅伯杰. 生物多样性与生态系统多功能性的关系研究进展. *生态学报*, 2022, 42(1): 11-23.
- [87] Manning P, van der Plas F, Soliveres S, Allan E, Maestre F T, Mace G, Whittingham M J, Fischer M. Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(3): 427-436.
- [88] 李奕赞, 张江周, 贾吉玉, 樊帆, 张福锁, 张俊伶. 农田土壤生态系统多功能性研究进展. *土壤学报*, 2022, 59(5): 1177-1189.
- [89] Qiao L, Wang X H, Smith P, Fan J L, Lu Y L, Emmett B, Li R, Dorling S, Chen H Q, Liu S G, Benton T G, Wang Y J, Ma Y Q, Jiang R F, Zhang F S, Piao S L, Müller C, Yang H Q, Hao Y N, Li W M, Fan M S. Soil quality both increases crop production and improves resilience to climate change. *Nature Climate Change*, 2022, 12(6): 574-580.
- [90] 杨颖, 郭志英, 潘恺, 王昌昆, 潘贤章. 基于生态系统多功能性的农田土壤健康评价. *土壤学报*, 2022, 59(2): 461-475.
- [91] Hoover D L, Knapp A K, Smith M D. Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology*, 2014, 95(9): 2646-2656.
- [92] Rudgers J A, Afkhami M E, Bell-Dereske L, Chung Y A, Crawford K M, Kivlin S N, Mann M A, Nuñez M A. Climate disruption of plant-microbe interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2020, 51: 561-586.
- [93] Salwan R, Sharma A, Sharma V. Microbes mediated plant stress tolerance in saline agricultural ecosystem. *Plant and Soil*, 2019, 442(1/2): 1-22.
- [94] 陈保冬, 李雪静, 徐天乐, 谢伟. 丛枝菌根真菌生物地理学研究进展. *生态学报*, 2018, 38(4): 1167-1175.
- [95] 韦中, 王佳宁, 江高飞, 王孝芳, 徐阳春, 沈其荣. 土传病原细菌的生存与致病权衡. *土壤学报*, 2022, 59(2): 324-333.
- [96] 申建波, 白洋, 韦中, 储成才, 袁力行, 张林, 崔振岭, 丛汶峰, 张福锁. 根际生命共同体:协调资源、环境和粮食安全的学术思路与交叉创新. *土壤学报*, 2021, 58(4): 805-813.