



•综述•

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

李婷婷 张西美*

(中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京 100081)

摘要: 全球变化对人类环境的影响是近几十年世界广泛关注的热点之一。内蒙古草原不仅是我国重要的牲畜和饲料生产基地, 而且有着不可替代的生态系统功能。土壤微生物是地球上多样性最高的生物类群, 在驱动碳氮循环等多种生态系统过程中发挥着至关重要的作用。由于研究技术的限制和群落结构复杂等原因, 土壤微生物生态学研究还处于描述性阶段, 理论研究还很缺乏。鉴于此, 利用分子生物学技术尤其是新一代测序技术, 从理论层面上系统地研究全球变化背景下我国北方草地微生物多样性的维持机制具有重要意义。本文在比较各种环境变化对土壤微生物群落的相对影响的基础上, 分析全球变化对微生物多样性影响的物理化学和生态学机制, 并对未来内蒙古草原微生物多样性的重点研究领域进行了展望, 包括: (1)加强全球变化多因素综合研究; (2)加强微生物多样性维持的生态学机制的研究; (3)加强地上与地下多样性关联机制的研究; (4)加强全球大尺度多生态系统的整合研究。

关键词: 土壤微生物; 微生物多样性; 全球变化; 内蒙古草原; 多样性维持机制

Research progress of the maintaining mechanisms of soil microbial diversity in Inner Mongolia grasslands under global change

Tingting Li, Ximei Zhang*

Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081

Abstract: The effects of global climate change are a worldwide concern. Inner Mongolian grasslands which are sensitive to global climate change are not only the important foundation of livestock and forage products, but also have irreplaceable ecosystem functions. Soil microorganisms comprise a large proportion of Earth's biodiversity and play vital roles in various ecosystem process including carbon and nitrogen cycles. Due to technological limitation and complicated community structure, soil microbial ecology research is currently at the descriptive stage and its theoretical research is still inadequate. Hence it is crucial to use molecular technologies, in particular the next-generation sequencing technology, to study the maintaining mechanism of soil microorganisms systematically in the Inner Mongolia grassland of China. Here we first review recent studies that compared the relative effects of different climate change factors on soil microbial community in Inner Mongolia grasslands. We then analyze the physiochemical and ecological mechanisms for the effects of different environmental changes on soil microorganisms. Finally, we highlight open questions for future research on soil microbial diversity under global change in Inner Mongolia grasslands. We recommend that future researches focus on (1) effects of multiple global change factors on soil microbial diversity; (2) ecological mechanisms that maintain soil microbial diversity; (3) relationships between aboveground and belowground biodiversity; and (4) integration research of multiple ecosystems globally.

Key words: soil microorganism; microbial diversity; global change; Inner Mongolia grassland; diversity maintaining mechanism

由于人类活动所引起的全球环境变化例如氮沉降、增温、增雨等问题已成为人们关注的焦点(Gilling et al, 2019)。大部分草地处于生态脆弱带上,对气候和环境变化十分敏感(Li et al, 2005; 孙良杰等, 2012)。内蒙古草原占我国总草地面积的20%以上,是欧亚草原的重要组成部分。该地区不仅是我国重要的牲畜和饲料生产基地,而且有着不可替代的生态系统功能(如:碳固定、维持和保护生物多样性等)(Ling et al, 2017)。因此,研究全球变化对我国内蒙古草地生态系统的影响,对于准确把握全球变化背景下陆地生态系统的响应和适应机制具有重要意义,同时可为该地区制定相应的生态环境政策提供依据(贺纪正和郭良栋, 2013)。

土壤微生物是土壤有机质和养分转化与循环的主要参与者与调节者,在土壤生态系统中起着重要作用(Bardgett & van der Putten, 2014; Thakur & Geisen, 2019)。研究土壤微生物多样性能够更敏感地探知全球变化背景下生态系统的变化及其响应机制,并为阐明生态系统对气候变化的反馈机理提供依据。之前关注的重点多集中在全球环境变化因子对地上植物多样性及其功能的影响,而对全球环境变化因子对地下生物尤其是微生物多样性影响的研究尚重视不够(Rillig et al, 2019)。随着分子生物学技术的发展和普及,人们在环境变化对微生物多样性的影响方面进行了大量研究。本文针对目前关于我国内蒙古草地生态系统微生物多样性维持机制的相关研究进展进行综述,以期对未来相关研究的继续深入提供一定的参考。

1 各种环境变化对土壤微生物群落的相对影响大小的比较

人类活动引起多种环境因子的变化,例如:氮沉降、生物多样性丧失、增温、增雨等(Balint et al, 2011; 孙良杰等, 2012; IPCC, 2014; Rillig et al, 2019)。目前,环境变化对土壤微生物群落影响的研究多集中在单因素研究,缺少同时考虑多种因素的系统性研究(Rillig et al, 2019)。不同环境变化类型对土壤微生物的影响不同。研究者已通过多角度分析并探讨了单因素对地下微生物群落的影响(孙良杰等, 2012; Zhou et al, 2017; Ren et al, 2018; Wang C et al, 2018; Jansson & Hofmockel, 2020),这里就不再详述。已有的多因素研究表明,不同环境变化因子

的相对影响大小不同。在内蒙古半干旱草原, Ling等(2017)通过比较长期(17年)施氮和施磷对土壤细菌群落的影响,发现氮添加速率与细菌Chao指数和Shannon指数都呈显著负相关,磷添加仅与细菌群落的Chao指数显著负相关;与磷添加相比,地下细菌群落对氮添加更敏感。9年的施氮和增雨实验表明,施氮显著降低,增雨显著增加细菌丰富度、Shannon指数、Chao指数和Faith's phylogenetic指数,施氮作用是影响细菌群落多样性的最主要影响因素(Li et al, 2016)。在荒漠草原,施氮和水分调控显著降低了0–2 cm土壤可培养细菌群落丰富度(Jia et al, 2019)。Zhang等(2016a)在内蒙古典型草原同时考虑氮沉降、植物多样性丧失、放牧、磷素添加、增温、增雨等,单因子及多因子之间的组合,共计16种环境变化对土壤微生物多样性的影响(图1),发现与别的环境变化相比,氮沉降及其与其他因素的结合具有更大的影响作用。与草原生态系统类似,在农田生态系统中,与磷添加和钾添加相比,氮添加处理对微生物群落有更大影响(Yu et al, 2019)。

研究者还比较了不同环境变化对功能菌群的影响。在内蒙古多伦典型草原,同时考虑氮添加、磷添加及放牧对氨氧化古菌(AOA)、氨氧化细菌(AOB)群落丰度与结构的影响,研究发现,氮添加和放牧都对AOA和AOB有显著影响,而磷添加处理只对AOB丰度有显著影响(Chen et al, 2014a)。9年的放牧、氮添加和增雨多因子研究表明,氮添加对AOB和包含nosZ的反硝化群落结构有显著影响,但增雨仅影响AOA的群落结构,放牧对氮循环功能群基因的群落组成没有显著影响(Zhang CJ et al, 2018)。系统地比较各种氮循环微生物功能群(固氮、矿化、硝化和反硝化)对16种环境变化(氮沉降、植物多样性丧失、放牧、磷素添加、增温、增雨等环境变化因子及其组合)的响应,发现所有功能群都对氮沉降敏感,同时氨氧化细菌对各种环境变化敏感,是各种环境变化的指示微生物(Zhang et al, 2013b)。该发现在其他生态系统中得到进一步验证(van Dorst et al, 2014; Eo & Park, 2016)。综合已经完成的研究,在内蒙古草原各种环境变化类型中,氮沉降的影响最大,增雨、增温、植物多样性丧失也有一定影响,而放牧和磷素添加的影响较小(Zhang et al, 2013a, c, 2014a, 2017a)。

丛枝菌根真菌(AMF)是土壤微生物的重要组成

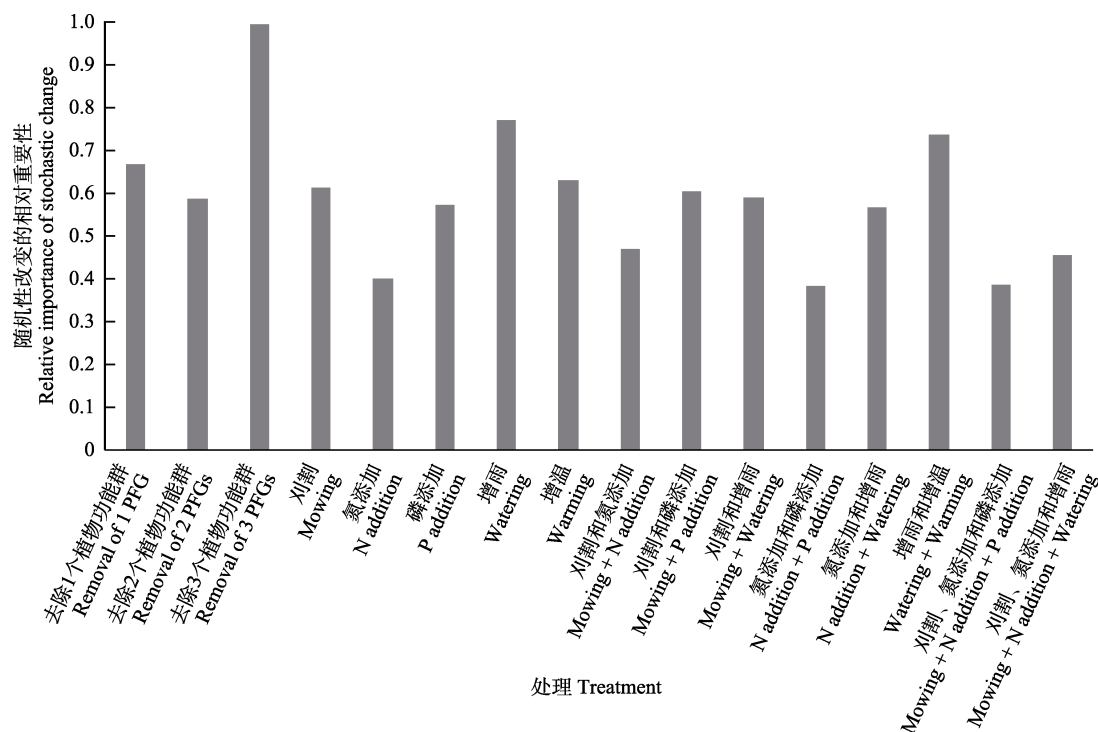


图1 随机性改变在16种环境变化下的相对重要性(改编自Zhang et al, 2016a)。如果随机改变的相对重要性 > 0.5, 说明环境改变主要调节随机性过程。PFG: 植物功能群。

Fig. 1 The relative importance of the stochastic change under 16 environmental changes (adapted from Zhang et al, 2016a). If the relative importance of the stochastic change is larger than 0.5, it means that stochastic processes are the primarily mediated processes. PFG, Plant functional groups.

部分, 与超过80%的陆地植物构建共生体系(Smith & Read, 2008; Wang DL et al, 2018)。在内蒙古多伦典型草原, 施氮主要改变了AMF的群落组成, 施磷主要影响AMF的多度, 增温则显著增加AMF的OTU (operational taxonomic unit)丰富度(Chen et al, 2014b, 2017; Kim et al, 2015)。6年的增雨和增温研究表明, 与增温相比, 增雨对AMF群落的影响更大: 增雨显著降低AMF的 α 多样性(OTU丰富度及Shannon指数), 而增加其 β 多样性, 并显著影响其群落组成(Gao et al, 2016)。同时研究增雨和施氮对丛枝菌根真菌群落的影响发现, 与施氮相比, 由增雨引起的土壤水分可利用性的变化对AMF群落的影响更大(Li et al, 2015)。因此, 不同环境变化因子对AMF群落的影响方式不同, 增雨可能影响最大, 这需要从多因子角度进行深入研究。

2 各环境变化影响土壤微生物群落多样性的物理化学机制

不同环境变化对土壤微生物的影响不同, 且其影响的相对大小也不同, 这是由于各种环境变化影

响的内在物理化学机制的不同所造成的。

模型预测, 未来氮沉降仍会持续增加(Dentener et al, 2006; Galloway et al, 2008)。施氮一方面通过提高土壤有效氮含量, 促进土壤微生物生长, 影响其群落组成; 另一方面, 施氮会降低土壤pH值, 造成土壤盐基阳离子(Mg^{2+} , Ca^{2+} , Na^{+})流失和 Al^{3+} 含量增高, 进而影响土壤微生物群落(Zhou et al, 2017)。在全球尺度上, 氮沉降主要通过增加土壤氮可利用性而非降低土壤pH值影响土壤微生物群落组成(Zhou et al, 2017)。与全球结果不同, 在内蒙古草原, 氮沉降主要通过降低土壤pH值影响土壤微生物群落。在内蒙古典型草原, 氮添加导致的土壤pH值的降低是引起土壤细菌群落多样性、相对丰度及主要细菌门类群落多样性变化的首要因素(Zhang et al, 2011, 2013c, 2014b; Zhang & Han, 2012)。

降水主要通过增加土壤水分和提高土壤pH值影响土壤微生物群落。降水能缓解氮沉降对土壤微生物群落的影响, 有利于提高群落稳定性。Zhang等(2014b)研究氮沉降、增雨和放牧3个因素对土壤微生物的影响时发现, 降雨增加刺激了反硝化作用,

因而提高了土壤pH值;因此降雨增加可以缓冲氮沉降对土壤pH值的降低,部分抵消氮沉降对细菌群落的负作用(Zhang et al, 2014b)。9年的增雨和施氮梯度研究表明,增雨不但削弱氮沉降对细菌群落 α 多样性的负作用,而且缓解了氮沉降对细菌群落 β 多样性的影响,因此可提高微生物群落稳定性。这可能是由于增雨增加淋溶作用并促进植物和微生物对土壤氮的吸收,进而减少土壤中无机氮的积累,从而缓解氮沉降对土壤微生物的影响(Li et al, 2016)。在呼伦贝尔贝加尔针茅草原,高浓度梯度的氮沉降速率($> 100 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$)显著增加真菌群落多样性,但增雨减小了氮沉降对真菌群落的影响,使真菌多样性不变,因此增雨有助于氮沉降条件下真菌多样性的维持(Zhang HF et al, 2018)。

明确土壤微生物对气候变暖的反馈方向和机制是预测整个生态系统反应的关键。一方面增温条件下微生物酶的活力提高,进而提高其对土壤有机质的分解能力,向大气中释放更多的 CO_2 和 CH_4 ,从而对气候变暖造成正反馈(Heimann & Reichstein, 2008; Mackelprang et al, 2011; Karhu et al, 2014; McCalley et al, 2014)。另一方面,微生物自身适应气候变暖,从而对其无反馈或负反馈(Zhou et al, 2012)。然而,由于土壤有机质成分复杂、大部分分解缓慢、微生物种类繁多等因素,导致很难判别微生物对气候变暖的反馈方向和机制(Curtis et al, 2002; Handelsman et al, 2007)。Zhang等(2017b)对内蒙古典型草原上一个长期模拟增雨增温实验的土壤微生物群落进行了针对所有微生物基因组的高通量测序,发现增温和增雨有利于微生物的生存,促进它们对氮和硫的吸收与同化代谢,增加群落的生物量和复杂性,增强植物群落与微生物群落之间的紧密关系,同时促进微生物对土壤难分解有机质的分解代谢。总而言之,结合宏基因组证据与土壤物理化学指标,发现气候变暖可提高典型草原土壤微生物群落分解土壤有机质的能力,此为微生物对气候变暖正反馈的基因水平的最直接证据。除非降雨与气温同时增加,否则在气候变暖条件下我国北方典型草原将会成为碳源。

由于人类活动所引起的环境变化如氮沉降、全球变暖等正在加速地球生物多样性的丧失(Dirzo & Raven, 2003; Balint et al, 2011; Chen et al, 2019)。植

物作为微生物生长所需底物的供应者,植物多样性丧失对微生物群落的影响至少有两种机制:一方面,植物多样性丧失导致群落生产力下降,进而减少进入土壤的有机质的数量,并最终影响微生物的生长及群落结构(Tilman, 1982; Tilman et al, 1996; Wal-drop et al, 2006; Chen et al, 2019);另一方面,植物多样性的丧失降低了进入土壤有机质的种类及土壤微环境的多样性和组成,进而影响微生物群落(Lodge, 1997; Hooper et al, 2000; Brodie et al, 2003; Chen et al, 2019)。一般认为植物多样性的丧失主要通过碳源多样性降低来减少土壤微生物多样性。但是该假设的支持证据并不多,其生态学机理也不清楚。Zhang等(2017a)以内蒙古草原上一个长期的植物功能群去除实验为依托,设置4个功能群多样性梯度(0–3),用宏基因组技术测量微生物的分类学和功能基因多样性。结果发现实验处理没有影响微生物物种多样性,但降低了功能基因多样性;由植物多样性丧失造成的植物生产力降低是微生物功能基因多样性降低的主要因素,而非植物多样性丧失本身。生产力降低导致供给微生物的新鲜易分解碳源减少,进而增加了生态筛选过程的选择压力,有利于负责能量生产等相关功能的基因,同时不利于其他功能基因。总之,该研究发现地上地下群落之间最关键的链接是碳源量影响微生物功能基因多样性,而非植物多样性影响微生物分类多样性。

3 各环境变化影响的生态学机制

3.1 确定性过程与随机性过程的相对重要性

确定性过程(如种间竞争和环境过滤)和随机性过程(如物种扩散和生态漂变)在维持生物多样性中的相对重要性是生态学研究的一个核心问题。基于Bass-Becking在1934年提出的观点:“Everything is everywhere, but, the environment selects”,一般认为,微生物群落多样性及组成主要受到确定性过程的影响(de Wit & Bouvier, 2006; Hanson et al, 2012)。但越来越多证据表明,随机性过程在微生物群落构建中也起到关键性作用(Caruso et al, 2011; Hao et al, 2016; Zhang et al, 2016a; Wang et al, 2017)。如今,越来越多生态学家认为确定性过程和随机性过程共同决定微生物群落的构建(Cao & He, 2015; Wang et al, 2017; Shi et al, 2018)。

人类活动所引起的环境变化,如氮沉降、全球变暖等可能通过调控确定性过程和随机性过程影响微生物群落的构建。换句话说,在未经干扰的生态系统中,确定性过程和随机性过程共同作用决定土壤微生物群落的构建,环境变化可能会促进或者限制二者的作用。基于内蒙古典型草原上的一个长期模拟氮沉降实验,Zhang等(2011)利用直接计算的方法有效分离氮沉降引起的群落组成变异的确定性成分和随机性成分,并且计算两者的相对重要性(百分比)。直接计算方法简单地说,就是对于每种处理,随机性变化 = (处理之间的平均组成变异) - (对照之间的平均组成变异),确定性变化 = (对照与处理之间的平均组成变异) - (对照之间的平均组成变异)。该方法的前提条件是不同重复之间的群落组成变异主要是由随机性过程造成。该方法成功地应用于植物、细菌和氨氧化古菌群落构建的分析。研究发现,随着氮添加水平的增加,随机性过程的相对重要性呈现非线性下降。氮沉降通过调节随机过程的相对重要性来改变植物和微生物多样性,因此需要根据不同的氮沉降速率和群落属性采取不同的多样性保护策略。Zhang等(2016a)应用同样的方法分析了典型草原上的16种不同的环境变化处理(植物多样性丧失、生物量收割、氮沉降、磷素添加、增雨、增温,以及它们的共同作用),结果发现在几乎所有的环境变化条件下,随机过程变化的绝对值大于确定性过程变化的绝对值,即这些环境变化主要是通过调节随机性变化而非确定性变化来影响土壤微生物群落(图1)。此外研究者用Chase(2010)的随机模拟方法证明了直接计算方法的正确性。需要注意的是,环境变化主要调节了随机性变化,包括促进和抑制两种情况。如果是抑制,意味着随机性过程的重要性降低,而确定性过程的重要性增加(Zhang et al, 2016a)。6年的增雨和施氮研究表明,增雨增加了AMF群落构建中随机过程的重要性(Gao et al, 2016)。但也有研究表明,增雨和施氮对AMF群落的构建机制没有显著影响,环境过滤作用一直是其群落构建的主要机制(Chen et al, 2017)。此外,随机性过程和确定性过程的相对重要性会受到环境变化因素持续时间的影响。Guo等(2018)对美国高草草原连续6年的增温研究发现,与确定性过程相比,随机性过程更能解释土壤生物分类学和进化发育组成;但是随着增温年限的增加,随机性过

程的相对作用逐渐降低,确定性的环境过滤作用的相对重要性逐渐增加。

3.2 生态过滤与进化适应的相对重要性

在整个大陆尺度上,土壤pH值是影响细菌多样性的最重要的生态因子(Fierer & Jackson, 2006; Lauber et al, 2009; Rousk et al, 2010)。陆地生态系统起源于海洋(Nisbet & Sleep, 2001; Martin et al, 2008),因此陆地生态系统的原始土壤偏弱碱性,但长期的生物地球化学过程使得有些生态系统逐渐酸化(Wu, 1994; Fierer & Jackson, 2006)。现有研究多关注于长期土壤酸化影响细菌群落的生态过滤作用,而忽略进化适应过程的潜在作用。理论上,生物群落与环境之间的关系有两个方面:一方面环境变化会通过生态过滤作用去除环境适应性低的物种,从而降低群落多样性;另一方面,生物会通过进化过程提高其对环境的适应性,或者适应环境的新物种从群落外部迁移过来,从而提高群落多样性。因此,有三种潜在的机制类型:(1)生态过滤和进化适应两种过程都不起作用;(2)仅仅生态过滤起作用;(3)进化适应抵消了生态过滤的部分作用效果。Zhang等(2015)提出一套理论分析方法,通过比较野外长期酸化土壤样品与室内人工快速酸化实验样品的细菌多样性的差别探究生态过滤和进化适应作用的机制。他们认为室内人工快速酸化实验发生在较小的时间尺度上,主要是生态过滤过程起作用;野外长期土壤酸化发生在较大的时间尺度上,生态过滤和进化适应共同起作用。通过推测两种过程在两种时间尺度上的7种组合情况及每种情况对应的多样性模式,根据观察到的微生物多样性变化模式,即可反推其作用机理。研究发现三种机制都存在,但不同的微生物类群由不同类型的机制驱动,第三种机制是最主要的作用类型。整个细菌域作为一个群体是由第三种机制驱动。Li等(2016)认为该研究对理解土壤酸化降低微生物多样性机制有一定启示意义。

3.3 中度干扰与资源生态位的共同作用

人类活动引起的环境变化导致了土壤微生物功能多样性的快速丧失(Liang et al, 2009; Paula et al, 2014; Singh et al, 2014; Zhang et al, 2017a)。但是,我们对能够有效抵消或缓解多样性丧失的生态学过程和机制知之甚少。大量研究表明中度干扰和充分的有效资源量能够增加高等生物的多样性(Grime,

1973; Horn, 1975; Connell, 1978; Huston, 1994), 目前尚不清楚这些因素及其共同作用是否对微生物功能多样性的维持同样起作用。Zhang等(2018)研究了内蒙古典型草原中度干扰和有效资源量对土壤微生物群落多样性的影响机制。研究发现在所有具有中度干扰效果的处理中, 资源生态位维度与微生物基因丰富度之间有显著的正相关关系($r > 0.6$, $P < 0.01$); 与之相反, 在其他低干扰处理中, 基因丰富度与资源生态位维度之间没有相关关系。总而言之, 在中度干扰和充足的资源生态位维度同时存在时, 微生物功能多样性最大。这意味着需要同时调控干扰强度和资源生态位才能有效地维持较高的土壤微生物多样性。

3.4 功能基因的核心成分和附属成分具有不同的驱动因子

生态学研究的一个核心问题是探究全球变化因子对土壤微生物群落的影响(Horz et al, 2004; Zhang et al, 2016b; Zhou et al, 2016)。微生物群落基因组中的不同基因具有不同的生态学重要性。Qin等(2010)认为微生物群落的功能基因分为核心成分和附属成分两部分: 核心成分包括单个微生物个体维持自身生长所必需的基因及微生物群落维持群落内稳态所必需的基因; 附属成分则指在特定情况下生存所需要的基因。微生物群落丰富度主要由附属成分的出现与否决定, 而微生物群落组成的变化则主要取决于核心成分相对丰度的变化(Fierer et al, 2012)。由于其不同的特征, 群落功能基因中的核心成分和附属成分可能对不同的环境因子具有不同的响应(Zhang et al, 2019)。内蒙古草原的一个长达5年的氮素添加和增雨实验发现, 随着氮或土壤含水量的增加, 土壤微生物群落功能基因的核心成分和附属成分都会发生显著的变化, 但这些环境因子对功能基因的不同成分有不同的影响。氮添加通过氮循环过程影响微生物群落功能基因的核心成分, 而土壤含水量升高主要通过碳循环过程调控微生物群落功能基因的附属成分(Zhang et al, 2019)。目前关于微生物群落功能基因组不同组分的研究多集中于人类肠道菌群(Qin et al, 2010), 关于土壤微生物群落的较少。Burke等(2011)指出细菌群落主要以群落功能基因而非物种为基础进行群落构建。因此, 加强土壤微生物功能基因不同组分对环境变化的影响研究将为微生物群落的构建机制的研究提

供新思路。

4 未来研究展望

目前研究者越来越关注全球变化对土壤微生物群落多样性的影响, 但迄今为止有关全球变化背景下微生物群落多样性的维持机制研究仍显不足。未来土壤微生物多样性研究应从加强全球变化多因素综合研究、微生物多样性维持的生态学机制研究、地上与地下多样性关联机制的研究、全球大尺度多生态系统的整合研究4个方面展开。

4.1 加强全球变化多因素综合研究

全球变化是一个多因素现象, 但目前的研究多从单因素角度研究环境变化对生态系统或土壤微生物群落的影响, 忽视各因素之间的耦合交互作用。在已发表的关于全球变化对土壤生物和过程的影响的研究中, 单因子实验高达80%, 19%涉及2种环境变化因素, 仅有不足2%的研究关注3个或多个环境因素(Rillig et al, 2019)。已有研究表明, 不同影响因素对微生物群落的影响相对大小不同(Zhang, 2016a), 且不同因素之间有着协同或拮抗等相互作用(Zhang et al, 2014b; Li et al, 2016)。之前的研究由于实验设计上的困难和经费的限制, 多因子实验不能同时考虑多个因素, 最多只考虑4个因素。参考生物多样性对生态系统功能的影响的研究方法, Rillig等(2019)发现, 尽管不同的环境变化因素对土壤理化性质、土壤过程和土壤微生物群落有着促进、抑制作用或无影响, 随着环境因子数的增加, 微生物群落特征确定性地向某一方面变化, 而与具体的环境因子组合无关。因此加强全球变化多因素对土壤微生物群落影响的研究, 有助于发现环境变化对微生物群落多样性影响的最一般的规律, 从而更准确地预测环境变化对微生物群落及其功能的影响, 进而预测整个生态系统对未来环境变化的响应。

4.2 加强微生物多样性维持的生态学机制的研究

生物多样性维持的理论机制是生态学的核心问题之一(徐冰和张大勇, 2014)。尽管生物学家和生态学家对动植物生物多样性维持机制已有了较为成熟的研究结果, 而对于微生物多样性维持机制尚待明确(Horner-Devine et al, 2004; Martiny et al, 2006)。目前大量研究多是从物理化学机制的角度研究环境变化对微生物群落多样性的影响, 但关于其内在的生态学机制还研究较少。在微生物生态学研

究中,目前大多是借鉴动植物的生态学理论(Martiny et al, 2006)。但因为微生物的生活史特征有别于动植物,其多样性维持机制也会不同。加强微生物多样性维持的生态学机制的研究,有利于检验和进一步发展生态学理论,进而推动生态学研究的整体发展。

4.3 加强地上与地下多样性关联机制的研究

陆地生态系统由相互作用的地上部分和地下部分组成。地上和地下部分通过食物链、生物地球化学循环过程等紧密地联系在一起,进而在多样性上产生关联。通过植物群落多样性可预测土壤微生物的 α 或 β 多样性(van der Heijden et al, 1998; Kowalchuk et al, 2002; Prober et al, 2015)。但目前关于环境变化对地上地下生物多样性关系影响的研究十分匮乏,作用机制尚不明确。已有研究表明,增雨会改变由氮添加引起的植物-微生物正向反馈关系(Li et al, 2016)。因此,深入研究全球变化背景下地上-地下生物多样性之间的关系,能更好地预测地上和地下生物多样性对未来全球变化的响应。

4.4 加强全球大尺度多生态系统的整合研究

环境变化对土壤微生物群落的影响与土壤初始情况、环境指标的相对改变量、地上植物群落组成等因素有关(孙良杰等, 2012; Feng et al, 2018; Wang et al, 2018),因此全球变化对土壤微生物多样性的影响及其维持机制可能有生态系统依赖性。在全球范围内,虽然氮添加总体上显著降低土壤微生物群落的多样性,但它对土壤微生物群落多样性的影响具有生态系统依赖性。在草原、苔原、荒漠/灌丛生态系统中,氮添加降低土壤微生物多样性,但在森林生态系统中则增加其多样性(Wang et al, 2018)。在内蒙古草原,氮添加主要通过改变土壤pH值进而影响土壤微生物群落,但在土壤pH值本身就较低的森林生态系统中,氮添加所引起的pH值降低是否起主要作用,需要进一步研究。因此,加强全球变化背景下大尺度多生态系统的整合研究有助于更准确地预测全球变化对生态系统的影响。

参考文献

Balint M, Domisch S, Engelhardt CHM, Haase P, Lehrian S, Sauer J, Theissinger K, Pauls SU, Nowak C (2011) Cryptic biodiversity loss linked to global climate change. *Nature Climate Change*, 1, 313–318.

Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity

and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.

Brodie E, Edwards S, Clipson N (2003) Soil fungal community structure in a temperate upland grassland soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 45, 105–114.

Burke C, Steinberg P, Rusch D, Kjelleberg S, Thomas T (2011) Bacterial community assembly based on functional genes rather than species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 14288–14293.

Cai YJ, Chang SX, Ma B, Bork EW (2016) Watering increased DOC concentration but decreased N_2O emission from a mixed grassland soil under different defoliation regimes. *Biology and Fertility of Soils*, 52, 987–996.

Cao P, He JZ (2015) A preliminary theoretical framework of microbial ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 7263–7273. (in Chinese with English abstract) [曹鹏, 贺纪正 (2015) 微生物生态学理论框架. *生态学报*, 35, 7263–7273.]

Caruso T, Chan YK, Lacap DC, Lau MCY, McKay CP, Pointing SB (2011) Stochastic and deterministic processes interact in the assembly of desert microbial communities on a global scale. *The ISME Journal*, 5, 1406–1413.

Chase JM (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, 328, 1388–1391.

Chen C, Chen HYH, Chen XL, Huang ZQ (2019) Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration. *Nature Communications*, 10, 1332.

Chen YL, Hu HW, Han HY, Du Y, Wan SQ, Xu ZW, Chen BD (2014a) Abundance and community structure of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in response to fertilization and mowing in a temperate steppe in Inner Mongolia. *FEMS Microbiology Ecology*, 89, 67–79.

Chen YL, Xu ZW, Xu TL, Veresoglou SD, Yang GW, Chen BD (2017) Nitrogen deposition and precipitation induced phylogenetic clustering of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 233–242.

Chen YL, Zhang X, Ye JS, Han HY, Wan SQ, Chen BD (2014b) Six-year fertilization modifies the biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate steppe in Inner Mongolia. *Soil Biology and Biochemistry*, 69, 371–381.

Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1309.

Curtis TP, Sloan WT, Scannell JW (2002) Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 10494–10499.

de Wit R, Bouvier T (2006) 'Everything is everywhere, but, the environment selects'; What did Baas Becking and Beijerinck really say? *Environmental Microbiology*, 8, 755–758.

Dentener F, Drevet J, Lamarque JF, Bey I, Eickhout B, Fiore AM, Hauglustaine D, Horowitz LW, Krol M, Kulshrestha UC, Lawrence M, Galy-Lacaux C, Rast S, Shindell D, Stevenson D, Van Noije T, Atherton C, Bell N, Bergman D, Butler T, Cofala J, Collins B, Doherty R, Ellingsen K, Galloway J, Gauss M, Montanaro V, Muller JF, Pitari G, Rodriguez J, Sanderson M, Solomon F, Strahan S, Schultz M, Sudo K, Szopa S, Wild O (2006) Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: A multimodel evaluation. *Global*

Biogeochemical Cycles, 20, GB4003.

- Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28, 137–167.
- Eo J, Park KC (2016) Long-term effects of imbalanced fertilization on the composition and diversity of soil bacterial community. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 231, 176–182.
- Feng YZ, Chen RR, Stegen JC, Guo ZY, Zhang JW, Li ZP, Lin XG (2018) Two key features influencing community assembly processes at regional scale: Initial state and degree of change in environmental conditions. *Molecular Ecology*, 27, 5238–5251.
- Fierer N, Jackson RB (2006) The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 626–631.
- Fierer N, Leff JW, Adams BJ, Nielsen UN, Bates ST, Lauber CL, Owens S, Gilbert JA, Wall DH, Caporaso JG (2012) Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 21390–21395.
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai ZC, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008) Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889–892.
- Gao C, Kim YC, Zheng Y, Yang W, Chen L, Ji NN, Wan SQ, Guo LD (2016) Increased precipitation, rather than warming, exerts a strong influence on arbuscular mycorrhizal fungal community in a semiarid steppe ecosystem. *Botany*, 94, 459–469.
- Giling DP, Beaumelle L, Phillips HRP, Cesarz S, Eisenhauer N, Ferlian O, Gottschall F, Guerra C, Hines J, Sendek A, Siebert J, Thakur MP, Barnes AD (2019) A niche for ecosystem multifunctionality in global change research. *Global Change Biology*, 25, 763–774.
- Grime JP (1973) Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, 1, 151–167.
- Guo X, Feng JJ, Shi Z, Zhou XS, Yuan MT, Tao XY, Hale L, Yuan T, Wang JJ, Qin YJ, Zhou AF, Fu Y, Wu LY, He ZL, Van Nostrand JD, Ning DL, Liu XD, Luo YQ, Tiedje JM, Yang YF, Zhou JZ (2018) Climate warming leads to divergent succession of grassland microbial communities. *Nature Climate Change*, 8, 813–818.
- Handelsman J, Tiedje J, Alvarez-Cohen L, Ashburner M, Cann IKO, DeLong EF, Doolittle WF, Fraser-Liggett CM, Godzik A, Gorodn JJ, Riley MM, Schmid MB (2007) *The New Science of Metagenomics: Revealing the Secrets of Our Microbial Planet*. The National Academies Press, Washington, DC.
- Hanson CA, Fuhrman JA, Horner-Devine MC, Martiny JBH (2012) Beyond biogeographic patterns: Processes shaping the microbial landscape. *Nature Reviews Microbiology*, 10, 497–506.
- Hao YQ, Zhao XF, Zhang DY (2016) Field experimental evidence that stochastic processes predominate in the initial assembly of bacterial communities. *Environmental Microbiology*, 18, 1730–1739.
- He JZ, Guo LD (2013) Progress in the studies of microbial diversity. *Biodiversity Science*, 21, 391–392. (in Chinese) [贺纪正, 郭良栋 (2013) 微生物多样性研究进展与展望. 生物多样性, 21, 391–392.]
- Heimann M, Reichstein M (2008) Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 451, 289–292.
- Hooper DU, Bignell DE, Brown VK, Brussaard L, Dangerfield JM, Wall DH, Wardle DA, Coleman DC, Giller KE, Lavelle P, Van der Putten WH, de Ruiter PC, Rusek J, Silver WL, Tiedje JM, Wolters V (2000) Interactions between above-ground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: Patterns, mechanisms, and feedbacks. *BioScience*, 50, 1049–1061.
- Horn HS (1975) Markovian properties of forest succession. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds Cody ML, Diamond JM), pp. 196–211. Belknap Press, Massachusetts.
- Horner-Devine MC, Carney KM, Bohannan BJM (2004) An ecological perspective on bacterial biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 113–122.
- Horz HP, Barbrook A, Field CB, Bohannan BJM (2004) Ammonia-oxidizing bacteria respond to multifactorial global change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 15136–15141.
- Huston MA (1994) *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2014) *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jansson JK, Hofmockel KS (2020) Soil microbiomes and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 18, 35–46.
- Jia MQ, Huang J, Yang YH, Han GD, Zhang GG (2019) Effects of simulated nitrogen deposition and precipitation manipulation on soil microorganisms in the desert steppe of Northern China. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 43, e0180031.
- Karhu K, Auffret MD, Dungait JAJ, Hopkins DW, Prosser JI, Singh BK, Subke JA, Wookey PA, Agren GI, Sebastia MT, Gouriveau F, Bergkvist G, Meir P, Nottingham AT, Salinas N, Hartley IP (2014) Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature*, 513, 81–84.
- Kim YC, Gao C, Zheng Y, He XH, Yang W, Chen L, Wan SQ, Guo LD (2015) Arbuscular mycorrhizal fungal community response to warming and nitrogen addition in a semiarid steppe ecosystem. *Mycorrhiza*, 25, 267–276.
- Kowalchuk GA, Buma DS, de Boer W, Klinkhamer PGL, van Veen JA (2002) Effects of above-ground plant species composition and diversity on the diversity of soil-borne microorganisms. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 81, 509–520.
- Lauber CL, Hamady M, Knight R, Fierer N (2009) Pyrosequencing-based assessment soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. *Applied and Environmental Microbiology*, 75, 5111–5120.

- Li H, Xu ZW, Yang S, Li XB, Top EM, Wang RZ, Zhang YG, Cai JP, Yao F, Han XG, Jiang Y (2016) Responses of soil bacterial communities to nitrogen deposition and precipitation increment are closely linked with aboveground community variation. *Microbial Ecology*, 71, 974–989.
- Li SG, Asanuma J, Eugster W, Kotani A, Liu JJ, Urano T, Oikawa T, Davaa G, Oyunbaatar D, Sugita M (2005) Net ecosystem carbon dioxide exchange over grazed steppe in central Mongolia. *Global Change Biology*, 11, 1941–1955.
- Li XL, Zhu TY, Peng F, Chen Q, Lin S, Christie P, Zhang JL (2015) Inner Mongolian steppe arbuscular mycorrhizal fungal communities respond more strongly to water availability than to nitrogen fertilization. *Environmental Microbiology*, 17, 3051–3068.
- Liang YT, Li GH, Van Nostrand JD, He ZL, Wu LY, Den Y, Zhang X, Zhou JZ (2009) Microarray-based analysis of microbial functional diversity along an oil contamination gradient in oil field. *FEMS Microbiology Ecology*, 70, 324–333.
- Ling N, Chen DM, Guo H, Wei JX, Bai YF, Shen QR, Hu SJ (2017) Differential responses of soil bacterial communities to long-term N and P inputs in a semi-arid steppe. *Geoderma*, 292, 25–33.
- Lodge DJ (1997) Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 6, 681–688.
- Mackelprang R, Waldrop MP, DeAngelis KM, David MM, Chavarria KL, Blazewicz SJ, Rubin EM, Jansson JK (2011) Metagenomic analysis of a permafrost microbial community reveals a rapid response to thaw. *Nature*, 480, 368–371.
- Martin W, Baross J, Kelley D, Russell MJ (2008) Hydrothermal vents and the origin of life. *Nature Reviews Microbiology*, 6, 805–814.
- Martiny JBH, Bohannan BJM, Brown JH, Colwell RK, Fuhrman JA, Green JL, Horner-Devine MC, Kane M, Krumins JA, Kuske CR, Morin PJ, Naeem S, Ovrees L, Reysenbach AL, Smith VH, Staley JT (2006) Microbial biogeography: Putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 4, 102–112.
- McCalley CK, Woodcroft BJ, Hodgkins SB, Wehr RA, Kim EH, Mondav R, Crill PM, Chanton JP, Rich VI, Tyson GW, Saleska SR (2014) Methane dynamics regulated by microbial community response to permafrost thaw. *Nature*, 514, 478–481.
- Nisbet EG, Sleep NH (2001) The habitat and nature of early life. *Nature*, 409, 1083–1091.
- Paula FS, Rodrigues JLM, Zhou JZ, Wu LY, Mueller RC, Mirza BS, Bohannan BJM, Nusslein K, Deng Y, Tiedje JM, Pellizari VH (2014) Land use change alters functional gene diversity, composition and abundance in Amazon forest soil microbial communities. *Molecular Ecology*, 23, 2988–2999.
- Prober SM, Leff JW, Bates ST, Borer ET, Firn J, Harpole WS, Lind EM, Seabloom EW, Adler PB, Bakker JD, Cleland EE, DeCrappeo NM, DeLorenze E, Hagenah N, Hautier Y, Hofmockel KS, Kirkman KP, Knops JMH, La Pierre KJ, MacDougall AS, McCulley RL, Mitchell CE, Risch AC, Schuetz M, Stevens CJ, Williams RJ, Fierer N (2015) Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecology Letters*, 18, 85–95.
- Qin JJ, Li RQ, Raes J, Arumugam M, Burgdorf KS, Manichanh C, Nielsen T, Pons N, Levenez F, Yamada T, Mende DR, Li JH, Xu JM, Li SC, Li DF, Cao JJ, Wang B, Liang HQ, Zheng HS, Xie YL, Tap J, Lepage P, Bertalan M, Batto JM, Hansen T, Le Paslier D, Linneberg A, Nielsen HB, Pelletier E, Renault P, Sicheritz-Ponten T, Turner K, Zhu HM, Yu C, Li ST, Jian M, Zhou Y, Li YR, Zhang XQ, Li SG, Qin N, Yang HM, Wang J, Brunak S, Dore J, Guarner F, Kristiansen K, Pedersen O, Parkhill J, Weissenbach J, Bork P, Ehrlich SD, Wang J, Consortium M (2010) A human gut microbial gene catalogue established by metagenomic sequencing. *Nature*, 464, 59–65.
- Ren CJ, Chen J, Lu XJ, Doughty R, Zhao FZ, Zhong ZK, Han XH, Yang GH, Feng YZ, Ren GX (2018) Responses of soil total microbial biomass and community compositions to rainfall reductions. *Soil Biology and Biochemistry*, 116, 4–10.
- Rillig MC, Ryo M, Lehmann A, Aguilar-Trigueros CA, Buchert S, Wulf A, Iwasaki A, Roy J, Yang GW (2019) The role of multiple global change factors in driving soil functions and microbial biodiversity. *Science*, 366, 886–890.
- Rousk J, Bååth E, Brookes PC, Lauber CL, Lozupone C, Caporaso JG, Knight R, Fierer N (2010) Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 4, 1340–1351.
- Shi Y, Li YT, Xiang XJ, Sun RB, Yang T, He D, Zhang KP, Ni YY, Zhu YG, Adams JM, Chu HY (2018) Spatial scale affects the relative role of stochasticity versus determinism in soil bacterial communities in wheat fields across the North China Plain. *Microbiome*, 6, 27–38.
- Singh BK, Quince C, Macdonald CA, Khachane A, Thomas N, Abu Al-Soud W, Sorensen SJ, He ZL, White D, Sinclair A, Crooks B, Zhou JZ, Campbell CD (2014) Loss of microbial diversity in soils is coincident with reductions in some specialized functions. *Environmental Microbiology*, 16, 2408–2420.
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Academic Press, London.
- Sun LJ, Qi YC, Dong YS, Peng Q, He YT, Liu XC, Jia JQ (2012) Research progress of the effect of global change on soil microbial diversity in the grassland. *Progress in Geography*, 31, 1715–1723. (in Chinese) [孙良杰, 齐玉春, 董云社, 彭琴, 何亚婷, 刘欣超, 贾军强 (2012) 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响研究进展. *地理科学进展*, 31, 1715–1723.]
- Thakur MP, Geisen S (2019) Trophic regulations of the soil microbiome. *Trends in Microbiology*, 27, 771–780.
- Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718–720.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglou P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR

- (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69–72.
- van Dorst J, Siciliano SD, Winsley T, Snape I, Ferrari BC (2014) Bacterial targets as potential indicators of diesel fuel toxicity in subantarctic soils. *Applied Environment Microbiology*, 80, 4021–4033.
- Waldrop MP, Zak DR, Blackwood CB, Curtis CD, Tilman D (2006) Resource availability controls fungal diversity across a plant diversity gradient. *Ecology Letters*, 9, 1127–1135.
- Wang C, Liu DW, Bai E (2018) Decreasing soil microbial diversity is associated with decreasing microbial biomass under nitrogen addition. *Soil Biology and Biochemistry*, 120, 126–133.
- Wang DL, Wang L, Liu JS, Zhu H, Zhong ZW (2018) Grassland ecology in China: Perspectives and challenges. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 5, 24–43.
- Wang XB, Lü XT, Yao J, Wang ZW, Deng Y, Cheng WX, Zhou JZ, Han XG (2017) Habitat-specific patterns and drivers of bacterial beta-diversity in China's drylands. *The ISME Journal*, 11, 1345–1358.
- Wu DS (1994) The Atlas of Soil Environmental Background Value in the People's Republic of China. China Environmental Science Press, Beijing.
- Xu B, Zhang DY (2014) Progress on the biodiversity of microorganisms: Patterns and processes. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 26, 144–152. (in Chinese with English abstract) [徐冰, 张大勇 (2014) 微生物多样性及其分布的研究进展: 模式与过程. *生命科学*, 26, 144–152.]
- Yu ZH, Hu XJ, Wei D, Liu JJ, Zhou BK, Jin J, Liu XB, Wang GH (2019) Long-term inorganic fertilizer use influences bacterial communities in Mollisols of Northeast China based on high-throughput sequencing and network analyses. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 65, 1331–1340.
- Zhang CJ, Yang ZL, Shen JP, Sun YF, Wang JT, Han HY, Wan SQ, Zhang LM, He JZ (2018) Impacts of long-term nitrogen addition, watering and mowing on ammonia oxidizers, denitrifiers and plant communities in a temperate steppe. *Applied Soil Ecology*, 130, 241–250.
- Zhang HF, Wang LL, Liu HM, Zhao JN, Li G, Wang H, Lai X, Li J, Xiu WM, Yang DL (2018) Nitrogen deposition combined with elevated precipitation is conducive to maintaining the stability of the soil fungal diversity on the *Stipa baicalensis* steppe. *Soil Biology and Biochemistry*, 117, 135–138.
- Zhang XM, Liu W, Bai YF, Zhang GM, Han XG (2011) Nitrogen deposition mediates the effects and importance of chance in changing biodiversity. *Molecular Ecology*, 20, 429–438.
- Zhang XM, Han XG (2012) Nitrogen deposition alters soil chemical properties and bacterial communities in the Inner Mongolia grassland. *Journal of Environmental Sciences*, 24, 1483–1491.
- Zhang XM, Chen QS, Han XG (2013a) Soil bacterial communities respond to mowing and nutrient addition in a steppe ecosystem. *PLoS ONE*, 8, e84210.
- Zhang XM, Liu W, Schlöter M, Zhang GM, Chen QS, Huang JH, Li LH, Elser JJ, Han XG (2013b) Response of the abundance of key soil microbial nitrogen-cycling genes to multi-factorial global changes. *PLoS ONE*, 8, e76500.
- Zhang XM, Zhang GM, Chen QS, Han XG (2013c) Soil bacterial communities respond to climate changes in a temperate steppe. *PLoS ONE*, 8, e78616.
- Zhang XM, Barberán A, Zhu XZ, Zhang GM, Han XG (2014a) Water content differences have stronger effects than plant functional groups on soil bacteria in a steppe ecosystem. *PLoS ONE*, 9, e115798.
- Zhang XM, Wei HW, Chen QS, Han XG (2014b) The counteractive effects of nitrogen addition and watering on soil bacterial communities in a steppe ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 72, 26–34.
- Zhang XM, Liu W, Zhang GM, Jiang L, Han XG (2015) Mechanisms of soil acidification reducing bacterial diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 81, 275–281.
- Zhang XM, Johnston ER, Liu W, Li LH, Han XG (2016a) Environmental changes affect the assembly of soil bacterial community primarily by mediating stochastic processes. *Global Change Biology*, 22, 198–207.
- Zhang XM, Pu ZC, Li YH, Han XG (2016b) Stochastic processes play more important roles in driving the dynamics of rarer species. *Journal of Plant Ecology*, 9, 328–332.
- Zhang XM, Johnston ER, Barberán A, Ren Y, Lü XT, Han XG (2017a) Decreased plant productivity resulting from plant group removal experiment constrains soil microbial functional diversity. *Global Change Biology*, 23, 4318–4332.
- Zhang XM, Johnston ER, Li LH, Konstantinidis KT, Han XG (2017b) Experimental warming reveals positive feedbacks to climate change in the Eurasian Steppe. *The ISME Journal*, 11, 885–895.
- Zhang XM, Johnston ER, Barberán A, Ren Y, Wang ZP, Han XG (2018) Effect of intermediate disturbance on soil microbial functional diversity depends on the amount of effective resources. *Environmental Microbiology*, 20, 3862–3875.
- Zhang XM, Johnston ER, Wang YS, Yu Q, Tian DS, Wang ZP, Zhang YQ, Gong DZ, Luo C, Liu W, Yang JJ, Han XG (2019) Distinct drivers of core and accessory components of soil microbial community functional diversity under environmental changes. *mSystems*, 4, e00374-19.
- Zhou JZ, Deng Y, Shen LN, Wen CQ, Yan QY, Ning DL, Qin YJ, Xue K, Wu LY, He ZL, Voordeckers JW, Van Nostrand JD, Buzzard V, Michaletz ST, Enquist BJ, Weiser MD, Kaspari M, Waide R, Yang YF, Brown JH (2016) Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nature Communications*, 7, 12083.
- Zhou JZ, Xue K, Xie JP, Deng Y, Wu LY, Cheng XH, Fei SF, Deng SP, He ZL, Van Nostrand JD, Luo YQ (2012) Microbial mediation of carbon-cycle feedbacks to climate warming. *Nature Climate Change*, 2, 106–110.
- Zhou ZH, Wang CK, Zheng MH, Jiang LF, Luo YQ (2017) Patterns and mechanisms of responses by soil microbial communities to nitrogen addition. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 433–441.