



•综述•

青藏高原高寒草地地下生物多样性： 进展、问题与展望

刘安榕¹ 杨腾² 徐炜¹ 上官子健¹ 王金洲¹
刘慧颖¹ 时玉² 褚海燕² 贺金生^{1,3*}

1 (北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871)

2 (中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008)

3 (兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730020)

摘要: 栖息于土壤中的微生物和微型动物种类繁多、数量巨大, 在对地上生物多样性的调控和在生态系统功能与服务的维系中, 具有举足轻重的作用。虽然对土壤微生物以及土壤动物已经开展了广泛的调查, 但是整体上对于地下生物多样性的分布格局、驱动机制及其对全球变化的响应与适应过程, 仍缺乏深刻的认识。青藏高原是全球变化的敏感区域, 其中高寒草地是高原最主要的植被类型, 占高原面积的60%左右, 在高寒生态系统生物多样性维持中具有重要意义。近年来, 已有大量研究关注于高寒草地地下生物多样性, 但是缺乏系统的总结与论述。基于此, 本文从细菌、真菌、古菌、线虫、节肢动物五大土壤生物类群出发, 阐述了青藏高原高寒草地的地下物种丰富度、分布格局及其影响因素, 重点探讨了它们对气候变化和人类活动的响应, 并就未来高寒草地地下生物多样性亟需关注的关键问题进行了展望, 包括: (1) 地下各个生物类群的分布格局、各类群之间的联系及驱动机制; (2) 地上与地下生物多样性耦联的机制; (3) 地下生物多样性对生态系统功能和健康的影响; (4) 地下生物多样性的调控实验研究。

关键词: 土壤微生物; 土壤动物; 生物多样性; 物种丰富度; 气候变化; 人类活动

Status, issues and prospects of belowground biodiversity on the Tibetan alpine grassland

Anrong Liu¹, Teng Yang², Wei Xu¹, Zijian Shangguan¹, Jinzhou Wang¹, Huiying Liu¹, Yu Shi², Haiyan Chu², Jin-Sheng He^{1,3*}

1 Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871

2 Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008

3 State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, Lanzhou University, Lanzhou 730020

Abstract: The diversity and abundance of below-ground microorganisms and animals play an important role in shaping above-ground biodiversity and helps maintain ecosystem function. Yet, we have a limited understanding of belowground biodiversity, e.g. its spatial/temporal patterns, driving factors and responses to global change and human activities. This knowledge gap is particularly acute for the Tibetan alpine grassland that is sensitive to climate change and occupies 60% of the area of the Tibetan Plateau. Here, we first review recent studies that reported the drivers of patterns in five major soil organism groups, including fungi, bacteria, archaea, nematodes and arthropods on Tibetan alpine grassland. We then focus on the responses of soil biodiversity to climate change and human activities. Finally, we highlight some open questions for future research of soil diversity on the Tibetan alpine grassland. Specifically, we recommend that future studies examine (1) The mechanisms underlying distribution patterns of belowground biodiversity; (2) Links between aboveground and belowground biodiversity; (3) Effects of belowground biodiversity on the health and functioning of ecosystems; (4) Manipulative experiments of belowground biodiversity.

收稿日期: 2018-04-16; 接受日期: 2018-05-25

基金项目: 国家自然科学基金(31630009)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jshe@pku.edu.cn

Key words: soil microorganisms; soil animals; biodiversity; species richness; climate change; human activities

地下生物类群复杂多样, 包括肉眼不可见的细菌、真菌、古菌, 也涵盖个体微小的线虫、原生动物, 中型的节肢动物、蚯蚓, 以及大型的鼯鼠等 (Decaëns, 2010), 它们作为生态系统的重要组分, 通过共同协作, 在维持土壤物理结构并驱动土壤养分循环等过程中具有重要作用 (傅声雷, 2007; Wall et al, 2015)。就生态系统而言, 地下生物多样性调节了地上生物多样性和生态系统功能, 并且在陆地生态系统响应环境变化这一过程中起着决定性作用 (De Deyn & van der Putten, 2005; Wall et al, 2013)。然而, 相较于地上生物多样性的研究 (张中华等, 2018), 我们对地下生物多样性仍然缺乏充分的认知 (贺金生等, 2004; Bardgett & van der Putten, 2014)。

青藏高原作为“世界屋脊”, 被称为地球的“第三极” (Qiu, 2008), 是生物多样性的敏感区域 (张宪洲等, 2015), 其主要的高寒草地生态系统, 面积达160万平方公里, 占整个青藏高原总面积的60% (丁明军等, 2012), 主要包括高寒草甸 (alpine meadow) 和高寒草原 (alpine steppe) 两种植被类型。气候变化和人类活动对青藏高原的影响与日俱增 (Yu et al, 2012), 不仅直接影响地上生物多样性, 对地下生物多样性同样有着重要作用。已有的研究表明, 模拟增温会显著地降低高寒草地植物的物种丰富度, 进而对当地的生物多样性造成威胁 (Klein et al, 2004, 2008; Ma et al, 2017)。此外, 高寒草地生态系统对青藏高原的气候调节、水源涵养、土壤形成与保护等生态系统服务的维持有着重要影响, 贡献了整个青藏高原生态系统服务价值的48.3% (谢高地等, 2003)。因此, 高寒草地生物多样性的变化对整个青藏高原生物多样性维持乃至生态系统服务具有重大影响。

虽然已有大量研究对高寒草地地上生物多样性进行了探讨, 包括植物多样性的分布格局、影响因素以及与其与生态系统功能的关系等 (Klein et al, 2004; 杨元合等, 2004; Ma et al, 2010; Jing et al, 2015), 但与之形成鲜明对比的是, 地下生物多样性的研究相对缺乏, 故而在近年来 (2014–2017年) 越发受到重视 (图1)。据此, 本文系统梳理了青藏高原高

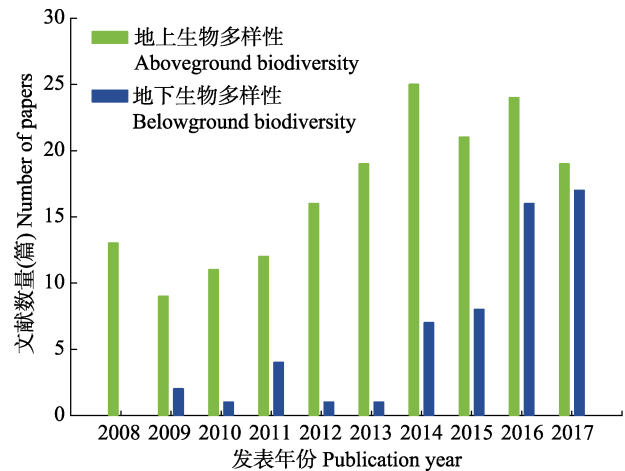


图1 近十年来(2008–2017年)高寒草地地上和地下生物多样性的相关文献数量。数据来源: Web of Science, 中国知网。

Fig. 1 The number of papers related to above- and belowground biodiversity on Tibetan alpine grassland in the last ten years (2008–2017). Data source: Web of Science, CNKI.

寒草地地下生物多样性 (主要指动物的物种丰富度和微生物可操作分类单元 (operational taxonomic unit, OTU) 的多样性) 的研究报道, 重点关注了土壤微生物和土壤动物的时空分布格局、影响机制以及其对气候变化和人类活动响应的研究进展。我们主要聚焦于 α 多样性中物种丰富度在样点和样带尺度上的研究, 其中, 样点研究关注青藏高原地区发表文章中单个样点的独立数据 (Li et al, 2016; Zhang K et al, 2016; Zhang Y et al, 2016), 样带研究的结果则主要来自于青藏高原东北部和中部超过100万 km^2 区域中在植物生长旺季 (2011年7–8月) 60个样点的采集数据 (Jing et al, 2015; Shi et al, 2016; Yang et al, 2017; Zhao et al, 2017)。

1 青藏高原高寒草地土壤微生物多样性

土壤微生物在土壤有机质分解和养分循环等一系列关键的生态系统功能和过程中起主导作用, 进而影响植物群落物种多样性 (van der Heijden et al, 1998, 2008; Wardle et al, 2004) 和土壤结构的形成 (Feeney et al, 2006)。虽然大多数土壤微生物难以分离和培养, 但分子生物学尤其是高通量测序技术的发展使得微生物多样性的研究取得了巨大突破 (贺

纪正等, 2013)。微生物多样性测定中可操作分类单元的概念如今被广泛接受, 其具体含义是, 通过测序获得复杂土壤中微生物群落的DNA序列后, 利用统计算法对其进行聚类分析, 在一定的序列相似度下(通常97%)聚类形成可操作的分类单元, 每个单元代表1个假设种, 从而较为准确地度量微生物的物种多样性(Edgar, 2013; Kõljalg et al, 2013)。

青藏高原土壤具有较高的微生物多样性, 这些微生物已较好地适应了极端环境(孔维栋, 2013)。目前高寒草地的微生物多样性研究多为样点水平, 样带尺度的研究较少, 且由于各个样点的微生物多样性研究中测序深度存在一定差异, 需要进行相关统计处理才能对这些结果进行横向比较。现有的空间分布格局的研究已对青藏高原微生物生物量这一指标进行了深入探讨, 样带研究表明微生物生物量从高原东南部到西北部逐渐降低, 且高寒草甸微生物生物量明显高于高寒草原, 这种空间变异主要受土壤属性尤其是土壤有机碳含量驱动(Chen et al, 2016)。就微生物多样性而言, 我们以青藏高原高寒草地3种不同的微生物类群, 即真菌、细菌和古菌的多样性及其影响因素分别展开讨论。

1.1 真菌多样性

真菌不仅在植物凋落物分解和土壤养分循环过程中起主导作用(Mcguire et al, 2010; Treseder & Holden, 2013), 而且可以通过共生或寄生方式与宿主植物形成紧密联系(García-Guzmán & Heil, 2014; van der Heijden et al, 2017)。全球尺度的土壤真菌多样性研究表明, 气候因子而非植物多样性主要驱动了土壤真菌多样性的变化(Tedersoo et al, 2014)。与全球结果不同, Yang等(2017)基于青藏高原东部和中部的样带研究发现高寒草地土壤真菌多样性主要受地上植物多样性和土壤属性而非气候因素决定, 这可能与研究的尺度和高原地区的极端环境有关。Zhang Y等(2016)研究发现青藏高原真菌多样性与高寒草地植被类型有关, 其中, 高寒草原高于高寒草甸(那曲地区: 435 OTUs > 270 OTUs)。相较于其他土壤微生物类群, 真菌对贫瘠干旱的土壤环境有着更强的适应性(Bardgett, 2007), 因此, 养分可利用性和水分环境较差的高寒草原土壤比高寒草甸土壤拥有更高的真菌多样性, 这可能是由于真菌能与植物形成共生体而更能适应干旱的环境。

在样点尺度, 大多数研究关注气候变化和人类

活动对真菌多样性的影响, 包括以下几种类型: (1)草地退化: 高寒草甸退化显著增加了真菌多样性, 尤其是座囊菌纲的多样性, 可能与土壤中可利用钾含量的减少有关(Li et al, 2016)。(2)模拟增温: 短期增温(1-3年)对高寒草地真菌多样性无显著影响, 表明了真菌多样性对于未来气候变暖可能具有一定的抵抗力(Xiong et al, 2014; Zhang K et al, 2016; Zhang Y et al, 2016)。(3)模拟降水: 短期降水实验(1-3年)对高寒草地真菌的多样性无显著影响(Xiong et al, 2014; Zhang Y et al, 2016), 表明了真菌多样性在未来降雨增加的环境中会保持相对稳定。(4)施肥: 施氮肥对高寒草甸真菌多样性无显著影响, 但磷肥和氮磷混施显著降低真菌多样性(He et al, 2016), 这主要与土壤氮磷比有关, 由于土壤中磷含量较为缺乏, 施磷更显著地降低了氮磷比, 而土壤氮磷比降低或更有利于细菌的分解作用, 从而抑制真菌的生长(Guesewell & Gessner, 2009)。(5)过度放牧: 高原中部的三年实验表明, 过度放牧对高寒草地真菌多样性无显著影响(Zhang Y et al, 2016)。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)作为一种特殊的真菌功能类群, 通过与植物根系的内共生获取养分, 反之也会帮助宿主植物吸收矿质营养和水分, 增强植物对于逆境胁迫的抵抗能力(陈保冬等, 2018), 因而成为微生物研究的重点关注对象。大尺度的青藏高原样带调查表明, 高寒草地AMF的多样性与根系生物量、地上部分的磷含量正相关, 与土壤磷含量负相关(Jing et al, 2015)。Yang等(2017)借助多元回归和真菌功能类群分类发现土壤属性、气候因子和植物因素对AMF多样性变化累积解释52.1%, 大于对总体真菌群落多样性的解释率(46.3%)。

在样点尺度上, 大部分研究关注了AMF物种多样性对气候变化和人类活动的响应, 主要包括: (1)草地退化: 草地退化降低了AMF多样性, 表现为优势类群球囊霉属(*Glomus*)的比例大幅增加, 而盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)消失(Cai et al, 2014)。(2)增温: 短期增温(3年)降低了高寒草甸AMF多样性, 可能是由于增温降低了植物多样性, 进一步降低了与相应植物共生的AMF多样性(Shi et al, 2017)。(3)施肥: 氮肥单施和氮磷混施均显著提高了高寒草甸AMF多样性(Zheng et al, 2014a; Xiang et al, 2016), 主要是由于施肥增加了土壤养分, 通过改变植物的

群落结构和生物量进而间接影响AMF多样性(Liu et al, 2012)。(4)刈割: 刈割降低了高寒草甸AMF多样性(Shi et al, 2017), 主要是通过地上生物量移除带走了生态系统(尤其是土壤)中可利用氮磷养分, 从而限制了地下可利用资源(Johnson, 2010)。因此, 相比于土壤中总体真菌群落, 功能真菌类群AMF多样性对气候变化和人类活动更为敏感。

1.2 细菌多样性

细菌是土壤微生物中数量最大、种类最多的类群(厉桂香和马克明, 2018)。青藏高原细菌多样性的研究早期集中在高原湖泊, 有研究发现地理距离和pH值是沉积物中细菌多样性的主要驱动因子(Xiong et al, 2012)。近年来, 关于高原高寒草地细菌多样性的研究也在陆续展开。Jing等(2015)基于青藏高原东北部和中部60个样点的样带研究表明, 高寒草地细菌多样性与植物根生物量、土壤有机碳、土壤氮含量和地上生物量的氮磷含量呈显著正相关。对于固氮细菌, Wang等(2017)通过9个样点的采样结果发现高寒草甸固氮细菌多样性变异的主要驱动因子是土壤pH, 其中高pH值(7.0–8.0)下土壤中固氮细菌多样性比低pH值土壤(5.0–7.0)要高, 这表明固氮细菌可能更适合偏碱性的土壤。

样点尺度研究(Zhang Y et al, 2016; Zhang et al, 2017)表明, 不同植被类型对高寒草地的细菌多样性有重要影响, 其中高寒草甸细菌多样性高于高寒草原(那曲地区: 5,558 OTUs > 5,145 OTUs; 祁连地区: 26,500 OTUs > 18,400 OTUs)。这是由于高寒草甸土壤养分和水分优于高寒草原(Wang et al, 2007), 而潮湿肥沃的土壤有利于细菌生长(Bardgett & Cook, 1998; Drenovsky et al, 2004)。

气候变化和人为活动对高寒草地细菌多样性的影响也进行了广泛研究: (1)草地退化: 对于土壤属性和植物群落结构已发生明显改变的退化高寒草甸, 细菌多样性随着高寒草甸退化程度的加剧而升高(Li et al, 2016)。这主要是由于退化高寒草甸含沙量较高, 砂粒与水构成的微环境为细菌提供了更多独立的生境, 从而维持了更高的多样性(Chau et al, 2011)。(2)模拟增温: 高寒草地细菌多样性对短期模拟增温(1–3年)响应不显著(Zhang K et al, 2016; Zhang Y et al, 2016), 表明细菌群落多样性对于变暖能保持一定稳定性。(3)模拟降水/水分梯度: 高寒草甸细菌多样性对模拟降水的响应不显著

(Zhang K et al, 2016); 同时, Li等(2017)基于自然水分梯度观测发现细菌多样性在不同水分有效性的土壤中保持相对稳定, 这都表明了细菌群落多样性对于水分改变不敏感(Bachar et al, 2010)。(4)过度放牧: 短期(3年)过度放牧对高寒草地的细菌多样性影响不显著(Zhang Y et al, 2016)。(5)围封: 短期(3年)围封对高寒草甸土壤细菌多样性的影响不显著(高凤等, 2017), 已有结果表明短期围封(1年、4年)对细菌生物量影响不明显, 但长期围封(7年)提高了细菌生物量(斯贵才等, 2015), 故而长期围封可能会影响细菌的多样性。

1.3 古菌多样性

古菌在青藏高原高寒地区中广泛存在(郭良栋, 2012), 然而目前高寒草地土壤古菌物种多样性研究相对缺乏。基于高原东北部和中部的样带研究(Jing et al, 2015; Shi et al, 2016)发现, 奇古菌门和盐杆菌门是当地古菌的优势菌门, 土壤含水量和碳氮比是影响土壤古菌空间分布的主要因素; 此外, 古菌的物种多样性与土壤可利用总氮、地上生物量均呈显著负相关。与样带研究类似, 样点研究(Li et al, 2017)表明高原东北部地区高寒草甸古菌多样性主要受水分驱动, 且与土壤碳氮比和可溶性有机碳含量正相关。

氨氧化作用是硝化作用的第一步, 是氮元素生物地球化学循环的关键步骤。早期研究认为其主要驱动者是氨氧化细菌(Purkhold et al, 2000), 而近年来发现, 氨氧化古菌在氨氧化过程中也发挥了重要作用(贾仲君等, 2010)。关于青藏高原高寒草地氨氧化古菌的研究目前已经展开。高寒草地的氨氧化古菌均属于泉古菌门(孟祥伟等, 2009; 郑有坤等, 2014), 其物种多样性与土壤中氨态氮和硝态氮含量显著相关(郑有坤等, 2014), 表明了氨氧化古菌与氮循环之间的密切联系, 但其多样性在青藏高原高寒草地对氮磷添加响应不显著(Zheng et al, 2014b)。

2 青藏高原高寒草地土壤动物多样性

土壤动物种类占到了全球动物种类的近1/4(Decaëns et al, 2006), 包括长期生活在土壤中的地下动物和部分生活史在土壤中的地表动物(Wolters, 2001), 例如原生动物、线虫、节肢动物、蚯蚓等(Wall et al, 2013)。目前, 青藏高原高寒草地土壤动物多样

性的研究对象主要集中在线虫和节肢动物上。全球尺度的研究表明, 森林的土壤动物优势类群是节肢动物, 而草地的优势类群是线虫(Wu et al, 2011)。与全球草地研究一致, 高寒草地的主要优势类群也是线虫, 占当地土壤动物数量的90%以上(吴鹏飞和杨大星, 2011; 肖红艳等, 2012)。

青藏高原高寒草地土壤动物的多样性度量方法与土壤微生物不同, 多数参考地上生物的多样性度量方法, 比如物种丰富度。由于缺少传统分类专家, 且高通量测序技术的应用尚未普及, 大大限制了大尺度的土壤动物生物地理研究。故而土壤动物分类是难点, 多数研究只能到属一级, 甚至只到目一级(Zhao et al, 2017)。在此, 我们就线虫和节肢动物分别展开讨论。

2.1 线虫多样性

线虫可以分解土壤有机质, 促进营养元素循环, 是土壤环境质量的重要指示因子(Bongers & Bongers, 1998; Bongers & Ferris, 1999)。已有研究表明, 青藏高原天然草地的线虫多样性在42属左右(武崎等, 2016; 薛会英等, 2017)。样带尺度研究(Zhao et al, 2017)表明, 线虫多样性与植物多样性、土壤有机质和年平均降水量呈正相关, 与土壤pH和温度季节变化呈负相关, 其中, 环境要素(如土壤pH、年平均降水量、温度季节变化和土壤有机质)是线虫多样性的最佳预测因子。

多数样点研究关注于人类活动对线虫多样性的影响, 主要包括以下3个方面: (1)施肥: 氮磷配施提高了线虫的多样性(王静等, 2015; Hu et al, 2017), 主要是因为施肥为线虫提供了更多的基质(Bjornlund et al, 2006)。(2)放牧: Hu等(2015)和武崎等(2016)的研究表明放牧会增加线虫多样性, 这主要是由于放牧导致可利用食物来源增加所致。这些食物来源包括牛羊尿液和粪便、昆虫粪便、植物凋落物等, 而多的食物种类有利于满足多种线虫的取食需求(Bardgett & Cook, 1998)。(3)围封: 薛会英等(2016, 2017)报道, 短期围封(3年)提高线虫的多样性, 这与围封增加了土壤养分(N、P、K)含量、含水量及土壤有机质有关。

2.2 节肢动物多样性

节肢动物是真核生物中多样性最高的一个类群, 包括螨类、跳虫以及活跃于地表的大型节肢动物(蜘蛛、甲虫等)(Basset et al, 2012)。由于青藏高原

高寒草地节肢动物较难取样和分类, 目前的研究相对较少, 且一般鉴定到属, 少数具体到科。青藏高原地区天然草地的节肢动物多样性在48属左右(肖红艳等, 2012; 武崎等, 2016)。高原东北部和中部的样带尺度研究(Zhao et al, 2017)表明, 节肢动物的多样性与植物多样性、土壤有机质、年均降水量正相关, 与土壤pH和温度季节变化负相关, 其中生物因素(植物多样性)是节肢动物多样性最好的预测因子。

对于青藏高原高寒草地土壤节肢动物多样性的研究主要集中在草地退化的影响。已有的研究表明草甸退化对不同大小的地表和地下的节肢动物多样性均有明显的负效应(吴鹏飞和杨大星, 2011; 吴鹏飞等, 2013; Wu et al, 2015; 高艳美和吴鹏飞, 2016; 龙伟等, 2017), 主要是由于草甸退化降低了植物的初级生产力和群落多样性, 无法为节肢动物提供充足的食物来源和良好的栖息环境, 从而间接降低节肢动物多样性(Cole et al, 2005; Viketoft et al, 2005; Viketoft, 2008)。

高寒草甸的研究表明, 节肢动物多样性具有季节动态(张洪芝等, 2011; 肖红艳等, 2012; 和润莲等, 2015)。目前的研究一致表明节肢动物多样性在生长季末期(10–11月份)高于生长季初期(4–5月份)(张洪芝等, 2011; 肖红艳等, 2012; Wu et al, 2014; 和润莲等, 2015), 这主要得益于生长季植物生物量的累积, 为节肢动物之后的活动提供了丰富的食物来源(和润莲等, 2015)。

由于较难分类, 目前高寒草地地下生物多样性的研究主要集中在微生物, 对线虫和节肢动物的研究仍较少。然而, 由于两者对于分解土壤有机质和生物残体、加速养分循环、指示土壤生态环境和增加土壤肥力等生态系统功能有重要作用(Bongers & Bongers, 1998; Bongers & Ferris, 1999; 武海涛等, 2006), 在今后的研究中应当加以重视。

3 存在的问题

目前, 青藏高原高寒草地地下生物多样性的研究主要集中在样点水平, 尚需更多大尺度的样带调查和长期联网控制实验来进行深入理解。当下, 地下生物多样性研究应重点关注以下4个关键问题(图2): (1)地下各个生物类群的分布格局、各类群之间的联系及驱动机制; (2)地上与地下生物多样性耦联

的机制; (3)地下生物多样性对生态系统功能和健康的影响; (4)地下生物多样性的调控实验研究。

3.1 地下各个生物类群的分布格局、各类群之间的联系及驱动机制

随着近年来大量实验的展开,对青藏高原高寒草地地下生物多样性的分布格局及驱动机制已经有了整体认识。就分布格局而言,我们结合青藏高原和内蒙古高原地区细菌、真菌、古菌、线虫和节肢动物多样性研究的结果,对5种不同植被类型(青藏高原:高寒草原、高寒草甸、沼泽草甸;内蒙古高原:典型草原、荒漠草原)地下生物多样性进行了比较(图3)。整体来看,细菌多样性在典型草原相对较低,高寒草原、高寒草甸、沼泽草甸3种植被类型之间差异不大;真菌多样性在高寒草甸低于高寒草原;古菌多样性在高寒草甸低于沼泽草甸;线虫和节肢动物多样性在沼泽草甸中相对较高。青藏高原作为世界第三极,不仅海拔高、温度低而且含氧量仅有海平面水平的40%(Qiu, 2008)。然而,即使处在如此恶劣的生境下,地下生物多样性也并没有显

著降低。早期研究发现青藏高原的湖泊(Liu et al, 2009, 2013; Xiong et al, 2012)和冰川地区(Xiang et al, 2005; Yao et al, 2006)具有较高的地下生物多样性,而我们总结的研究结果表明高寒草地同样具有较高的地下生物多样性(表2)。青藏高原如何维持这么高的地下生物多样性?地下生物如何在恶劣条件下生存,如何有效地获取和利用资源?这些问题均值得我们进一步探讨。

就驱动机制而言,高寒草地地下生物多样性主要由地上植物、土壤环境和当地气候条件决定,同时也会受到气候变化和人类活动的影响(表1)。全球变化对青藏高原影响的两个重要方面分别是温度的升高(Chen et al, 2013)和氮沉降导致的土壤酸化(Yang et al, 2015)。在高寒草地的模拟增温实验表明,增温对真菌和细菌的多样性无显著影响(Xiong et al, 2014; Zhang K et al, 2016; Zhang Y et al, 2016),但这些增温实验持续时间较短(1-3年),地下生物多样性可能需要较长时间才会对温度升高产生显著响应(Simmons et al, 2009)。此外,自1980年以来青

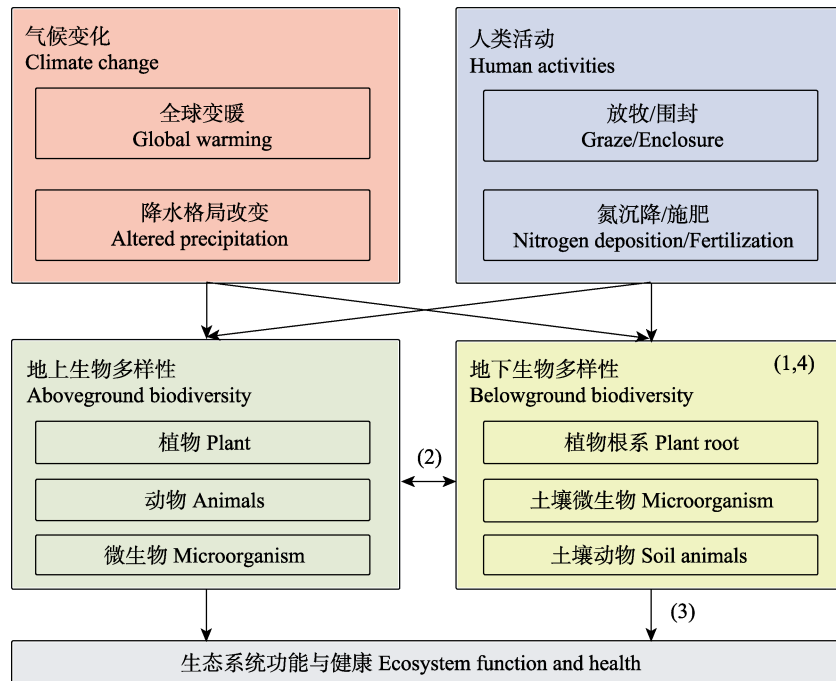


图2 气候变化和人类活动通过调控生物多样性影响生态系统功能和健康。(1)地下各个生物类群的分布格局、各类群之间的联系及驱动机制;(2)地上与地下生物多样性耦联的机制;(3)地下生物多样性对生态系统功能和健康的影响;(4)地下生物多样性的调控实验研究。

Fig. 2 Climate change and human activities affect ecosystem function and health through regulating biodiversity. (1) Distribution pattern and underlying mechanism of belowground biodiversity; (2) The linkage between aboveground and belowground biodiversity; (3) Effect of belowground biodiversity on the ecosystem functions and health; (4) Manipulative experiments of belowground biodiversity.

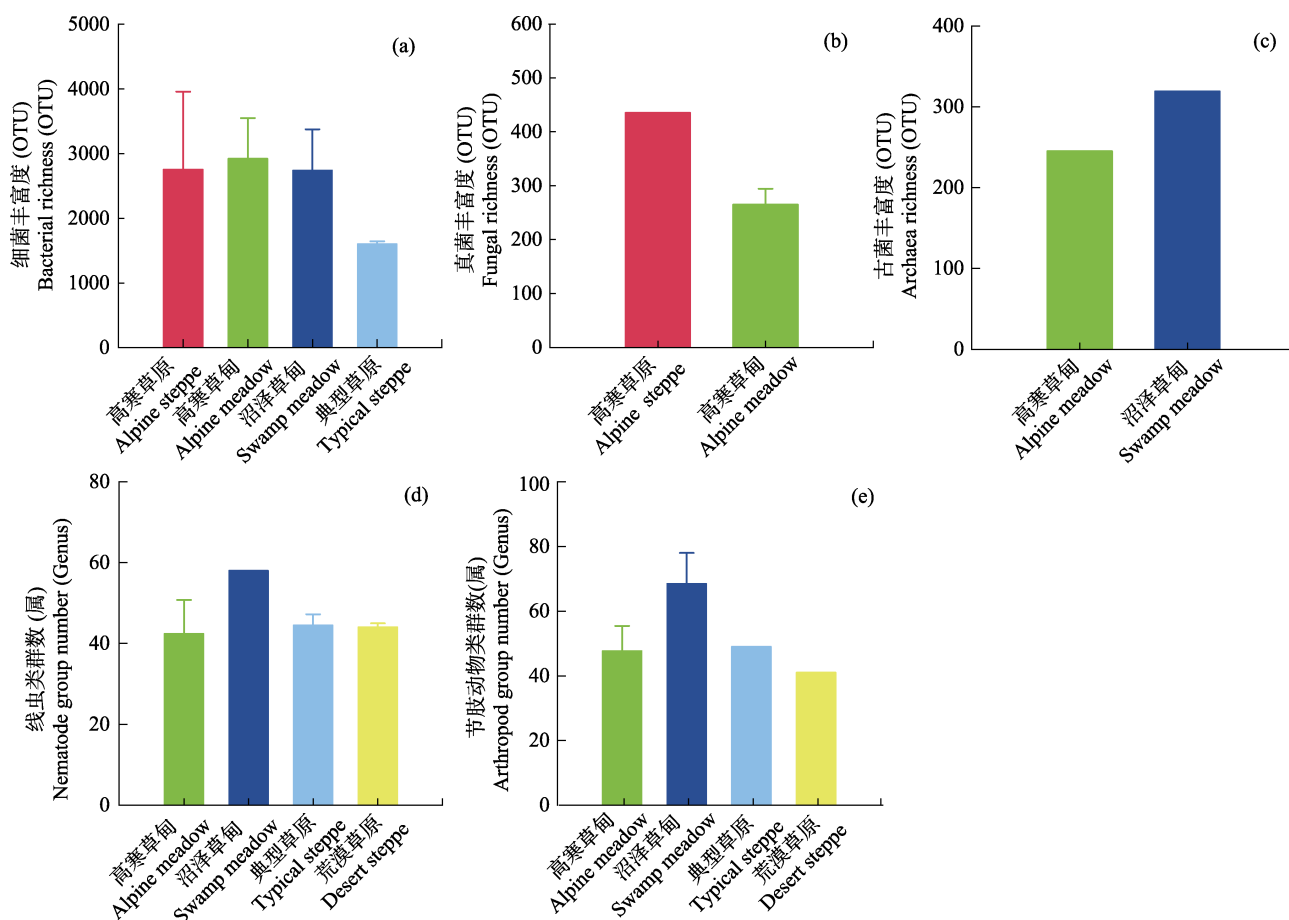


图3 青藏高原和内蒙古高原地区不同植被类型下的地下生物多样性(平均值 ± 标准误差)

Fig. 3 The belowground biodiversity of different grassland types in Qinghai-Tibetan Plateau and Inner Mongolia Plateau (mean ± SE)
 数据来源(Data source): 细菌(Bacteria): Zhang et al, 2013a, b; Zhang Y et al, 2016; Zhang et al, 2017; Li et al, 2016, 2017; Yang et al, 2017; Yao et al, 2017; Zhou et al, 2017; 朱平等, 2017; 真菌(Fungus): Xiong et al, 2014; Li et al, 2016; Zhang K et al, 2016; Zhang Y et al, 2016; Yang et al, 2017; 古菌(Archaea): Li et al, 2017; 线虫(Nematode): Liang et al, 2007; 阮维斌等, 2007; 侯建华等, 2008; 吴建波等, 2008a, b; Hu et al, 2015; 武崎等, 2016; 薛会英等, 2016, 2017; Wu et al, 2017; 节肢动物(Arthropod): 吴鹏飞和杨大星, 2011; 肖红艳等, 2012; 赵哈林等, 2013; 吴鹏飞等, 2013; 和润莲等, 2015; 武崎等, 2016; 刘霞等, 2017; 龙伟等, 2017.

藏高原高寒草地的土壤pH呈显著降低的趋势(Yang et al, 2012), 在未来氮沉降增加的情景下高寒草地土壤会更加趋于酸化(Lü & Tian, 2007)。而土壤pH与地下生物多样性联系密切, 例如, Lanzen等(2015)对西班牙Gorbeia山区草地的研究表明, 地下生物多样性总体随土壤pH的降低而降低。因此, 对于土壤普遍偏碱性的青藏高原高寒草地, 土壤酸化是否会降低地下生物多样性, 值得深入研究。

3.2 地上与地下生物多样性耦联的机制

地上和地下生物在食物链与食物网、土壤营养的输入与输出、植物传粉等生态过程中有着紧密联系, 进而在多样性上产生关联(Wardle et al, 2004; De Deyn & van der Putten, 2005)。已有研究表明高

寒草地地上生物多样性会影响地下生物多样性, 例如植物多样性会影响真菌(Yang et al, 2017)和节肢动物多样性(Zhao et al, 2017), 而高寒草地地下生物多样性如何影响地上生物多样性, 目前仍不清楚。当下对于高寒草地地下生物多样性响应气候变化和人类活动的研究已全面展开, 但今后需加强作用机制上的探讨。例如, 通过控制地下生物多样性, 来研究地上生物多样性的响应, 并进一步建立地上、地下生物多样性和相关生物环境变量的关联模型, 从而更好地预测地上与地下生物多样性对未来全球变化的响应。

3.3 地下生物多样性对生态系统功能和健康的影响

地下生物多样性对维持生态系统功能, 如碳循

表1 青藏高原高寒草地地下生物多样性的影响因素及其对气候变化和人类活动的响应

Table 1 The driving factors of soil biodiversity and its responses to climate change and human activities on the Tibetan alpine grassland

研究尺度 Research scale	影响因素 Influencing factors	真菌 Fungus	细菌 Bacteria	古菌 Archaea	线虫 Nematode	节肢动物 Arthropod
样带 Transect	主导因子 Dominant factors	植物多样性 Plant diversity (Yang et al, 2017)	—	土壤含水量; 土壤 碳氮比 Soil water content; Soil carbon-nitrogen ratio (Shi et al, 2016)	年均降水量; 土壤有 机质; 土壤pH; 温度 季节变化 Mean annual precipi- tation; Soil organic carbon content; Soil pH; Temperature seasonality (Zhao et al, 2017)	植物多样性 Plant diversity (Zhao et al, 2017)
	其他因素 Other factors	年均降水量; 碳氮比; 土壤总磷; 溶解性有 机碳 Carbon : nitrogen ratio; Soil total phos- phorus; Dissolved organic carbon content (Yang et al, 2017)	植物根生物量; 土壤 有机碳; 土壤氮; 土 壤磷; 地上生物量的 氮磷含量 Root biomass; Soil organic carbon; Soil nitrogen; Soil phos- phorus; Nitrogen and phosphorus in above- ground biomass (Jing et al, 2015)	土壤可利用氮; 地 上生物量 Soil total available nitrogen; Above- ground biomass (Jing et al, 2015)	植物多样性 Plant diversity (Zhao et al, 2017)	年均降水量; 土壤有 机质; 土壤pH; 温度 季节变化 Mean annual precipi- tation; Soil organic carbon; Soil pH; Te- mperature seasonality (Zhao et al, 2017)
样点 Site	植被类型 Vegetation type	高寒草原 > 高寒草 甸 Alpine steppe > Alpine meadow (Zhang Y et al, 2016)	高寒草甸 > 高寒草地 Alpine meadow > Alpine steppe (Zhang Y et al, 2016; Zhang et al, 2017)	—	—	—
	草地退化 Grassland degradation	增加 Increase (Li et al, 2016)	增加 Increase (Li et al, 2016)	—	—	减少 Decrease (吴鹏 飞和杨大星, 2011; 吴鹏飞等, 2013; Wu et al, 2015; 高艳美和 吴鹏飞, 2016; 龙伟 等, 2017)
	短期增温实验 Short-term warming	不显著 Not signifi- cant (Xiong et al, 2014; Zhang K et al, 2016; Zhang Y et al, 2016)	不显著 Not signifi- cant (Zhang K et al, 2016; Zhang Y et al, 2016)	—	—	—
	降水实验/ 水分梯度 Altered precipitation	不显著 Not significant (Xiong et al, 2014; Zhang Y et al, 2016)	不显著 Not significant (Zhang K et al, 2016; Li et al, 2017)	增加 Increase (Li et al, 2017)	—	—
	外源养分输入 Nutrient input	氮肥不显著, 磷肥降 低 Nitrogen not sig- nificant; Phosphorus decrease (He et al, 2016)	—	—	增加 Increase (王静等, 2015; Hu et al, 2017)	—
	放牧 Graze	不显著 Not significant (Zhang Y et al, 2016)	不显著 Not significant (Zhang Y et al, 2016)	—	增加 Increase (Hu et al, 2015; 武崎等, 2016)	—
	围封 Enclosed	—	不显著 Not significant (高凤等, 2017)	—	增加 Increase (薛会 英等, 2016, 2017)	—

— 无数据 No data.

环、养分循环等方面具有重要作用(Philippot et al, 2013; Delgado-Baquerizo et al, 2013; Wagg et al, 2014; Liu et al, 2017)。目前的研究集中在地上生物

多样性降低对于生态系统功能的影响, 但地下生物多样性降低对于生态系统功能的影响尚不清楚 (Wall et al, 2010)。未来应结合地上和地下生物多样

性的相互作用,探究地上和地下生物多样性改变对于生态系统功能维持的共同影响(Bardgett & van der Putten, 2014)。

除了生态系统功能,地下生物多样性对生态系统健康也有重要影响。生态系统健康是指生态系统能够稳定和可持续的发展,且在外界干扰下能够自我恢复的能力(Mageau et al, 1998),主要由生态系统的活力、组织结构的维持和恢复力三方面指标组成。其中,活力包括系统活力、新陈代谢和初级生产力;组织结构的维持通过生物的多样性和种间的关联程度测定;恢复力则是指生态系统在胁迫下对结构和功能的维持能力(Wilkins, 1999)。生态系统健康的三大指标与生物多样性紧密相关,多样性改变之后,一方面会直接影响生态系统组织结构的维持(Wilkins, 1999)和恢复力(Isbell et al, 2015),另一方面会改变初级生产力(Tilman et al, 1996, 2001; Duffy et al, 2017),间接影响生态系统活力。生态系统健康离不开地下生物多样性,目前的研究主要关注地上生物多样性与生态系统健康的关系(Tilman et al, 2014),而地下生物多样性可以通过影响地上生物多样性(De Deyn & van der Putten, 2005)、初级生产力(Heijden et al, 1998; De Deyn et al, 2003)等间接影响生态系统健康,对于生态系统的稳定和可持续发展具有重要意义。在气候变化和人类活动日益加剧的背景下,亟需针对性的研究来揭示地下生物多样性的改变如何影响生态系统健康。

3.4 地下生物多样性的调控实验研究

生物的多样性决定了生态系统的功能和稳定性。地下生物多样性作为整体生物多样性的重要组成部分,其对生态系统主要的维持和调节机制尚不清楚。研究者利用调控实验,可以更系统和深入地了解其关键机制。已有研究通过调控地下AMF的物种多样性,发现其对地上植物和生态系统功能有显著影响:在AMF多样性较低的情况下,欧洲钙质草原模拟系统内的物种组成和整个生态系统结构波动很大;在北美原始草原模拟系统中,植物的多样性、养分吸收和生物量随着AMF多样性的增加显著增加(van der Heijden et al, 1998)。在相同起始物种数量的AMF调控实验中,研究者发现培养一年后,起始AMF系统发育距离越远的模拟系统有着更高的实际物种数和更大的植物生产力,表明对地下AMF系统发育多样性的调控同样显著影响地上植

物和生态系统功能(Maherali & Klironomos, 2007)。

随着微生物组学研究的深入,通过组建微生物人工合成群落(synthetic microbial communities, SMCs)或新型稳定混合微生物组(new stable mixed microbiomes)进而调控生态系统功能,帮助沿海树木应对盐碱土壤环境,或促进土壤污染物的生物降解已成为地下生物多样性调控助力生态环境保护 and 修复的重要途径(Qin et al, 2016; Wang et al, 2018)。借助强大的生物信息分析手段和微生物新型培养技术,研究者能够在鉴别环境中核心微生物组的基础上,根据地下生物多样性、群落组成和种间关系网设置不同的模拟系统,在比较和总结地下生物多样性与植物生长、抗病性、抗逆性等一般规律的同时,逐步建立起稳定有效的地下生物调控策略,最终为农业生产、林牧业经营提供重要的科学参考(Wei et al, 2015; De Boer, 2017; Toju et al, 2018)。

4 研究展望

随着分子生物学技术的广泛应用,使得研究者对于地下生物多样性的研究不断深入。未来,地下生物多样性研究将从以下几个方面不断深入:

(1)对于地下生物多样性的分布格局及驱动机制而言,多样性空间格局的描述性研究转向多样性维持机制的机理探求,如多组学技术手段的应用、生态位模型、物种共存网络模型等的构建。

(2)对于生物多样性在地上与地下的耦联而言,研究将从传统生态学向系统发育和进化生物学过渡,更加关注协同进化、种间互作等。

(3)对于地下生物多样性与生态系统功能和健康的关系而言,完整的地下微生物多样性的监测体系对生态系统健康评价的重要性被逐步认知,今后可以通过调控地下生物多样性提高生态系统健康和稳定性,这也是多样性研究“从理论走向实践”的重要一步。

(4)对于地下生物多样性的调控实验研究而言,很大部分尚处在起步阶段,随着生物组学和生物信息学中新方法新思想的涌现,今后将基于精准的多多样性控制实验,从物种多样性、遗传多样性和种间关系的角度验证地下生物对地上植物和生态系统功能的直接单向的作用,最终建立起绿色高效的地下生物多样性调控策略。

(5)对地下生物多样性的预测,也是未来的一

个重要方向。生态学研究正从格局、机制走向预测。我们对地下生物多样性的认识, 只有达到了可以预测的阶段, 才是成熟的标志。

已有的研究揭示了高度多样的地下生物类群, 在产生海量多样性数据的同时, 也发现了大量未鉴定和分类不明确的生物种类(主要是微生物), 同时绝大部分土壤生物的功能尚未可知。此外, 基于宏观动植物的经典生态学理论如何通过改进, 从而更好地应用于地下生物的研究; 多组学技术的融合、生物信息平台和新统计模型的构建如何进一步服务多样性研究本身等, 这些挑战也等待我们去征服。地下生物多样性研究的大门已经敞开, 期待大家新的发现。

致谢: 感谢美国 Vermont 大学的井新博士对文章提出的修改建议。

参考文献

- Bachar A, Al-Ashhab A, Soares MIM, Sklarz MY, Angel R, Ungar ED, Gillor O (2010) Soil microbial abundance and diversity along a low precipitation gradient. *Microbial Ecology*, 60, 453–461.
- Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Bardgett RD (2007) *The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Bardgett RD, Cook R (1998) Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology*, 10, 263–276.
- Basset Y, Cizek L, Cuenoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Odegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc H, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castano-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Da Rocha WD, de Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, de Oliveira EG, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sorensen L, Leponce M (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338, 1481–1484.
- Bjornlund L, Mork S, Vestergard M, Ronn R (2006) Trophic interactions between rhizosphere bacteria and bacterial feeders influenced by phosphate and aphids in barley. *Biology and Fertility of Soils*, 43, 1–11.
- Bongers T, Ferris H (1999) Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 224–228.
- Bongers T, Bongers M (1998) Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 10, 239–251.
- Cai XB, Peng YL, Yang MN, Zhang T, Zhang Q (2014) Grassland degradation decrease the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi species in Tibet Plateau. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 42, 333–339.
- Chau JF, Bagtzoglou AC, Willig MR (2011) The effect of soil texture on richness and diversity of bacterial communities. *Environmental Forensics*, 12, 333–341.
- Chen BD, Li XJ, Xu TL, Xie W (2018) Advances in the biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 1167–1175. (in Chinese with English abstract) [陈保冬, 李雪静, 徐天乐, 谢伟 (2018) 丛枝菌根真菌生物地理学研究进展. *生态学报*, 38, 1167–1175.]
- Chen H, Zhu Q, Peng C, Wu N, Wang Y, Fang X, Gao Y, Zhu D, Yang G, Tian J, Kang X, Piao S, Ouyang H, Xiang W, Luo Z, Jiang H, Song X, Zhang Y, Yu G, Zhao X, Gong P, Yao T, Wu J (2013) The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 19, 2940–2955.
- Chen Y, Ding J, Peng Y, Li F, Yang G, Liu L, Qin S, Fang K, Yang Y (2016) Patterns and drivers of soil microbial communities in Tibetan alpine and global terrestrial ecosystems. *Journal of Biogeography*, 43, 2027–2039.
- Cole L, Buckland SM, Bardgett RD (2005) Relating microarthropod community structure and diversity to soil fertility manipulations in temperate grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 1707–1717.
- De Deyn GB, van der Putten WH (2005) Linking aboveground and belowground diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 625–633.
- De Deyn GB, Raaijmakers CE, Zoomer HR, Berg MP, de Ruyter PC, Verhoef HA, Bezemer TM, van der Putten WH (2003) Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature*, 422, 711–713.
- De Boer W (2017) Upscaling of fungal–bacterial interactions: From the lab to the field. *Current Opinion in Microbiology*, 37, 35–41.
- Decaens T (2010) Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 287–302.
- Decaens T, Jiménez JJ, Gioia C, Measey GJ, Lavelle P (2006) The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology*, 42, S23–S38.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Gallardol A, Bowker MA, Wallenstein MD, Luis Quero J, Ochoa V, Gozalo B, Garcia-Gomez M, Soliveres S, Garcia-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Escolar C, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Antonio Carreiral J, Chaieb M, Conceicao AA, Derak M, Eldridge DJ, Escudero A, Espinosa CI, Gaitan J, Gatica MG, Gomez-Gonzalez S, Guzman E, Gutierrez JR, Florentino A, Hepper E, Hernandez RM, Huber-Sannwald E, Jankju M, Liu J, Mau RL, Miriti M, Moneris J, Naseri K, Noumi Z, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramirez E, Ramirez-Collantes DA, Romao R, Tighe M, Torres D,

- Torres-Diaz C, Ungar ED, Val J, Wamiti W, Wang D, Zaady E (2013) Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, 502, 672–676.
- Ding MJ, Zhang YL, Sun XM, Liu LS, Wang ZF (2012) Spatiotemporal variation in alpine grassland phenology in the Qinghai-Tibetan Plateau from 1999 to 2009. *Chinese Science Bulletin*, 57, 3185–3194. (in Chinese with English abstract) [丁明军, 张懿铨, 孙晓敏, 刘林山, 王兆锋 (2012) 近10年青藏高原高寒草地物候时空变化特征分析. *科学通报*, 57, 3185–3194.]
- Drenovsky RE, Vo D, Graham KJ, Scow KM (2004) Soil water content and organic carbon availability are major determinants of soil microbial community composition. *Microbial Ecology*, 48, 424–430.
- Duffy JE, Godwin CM, Cardinale BJ (2017) Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 549, 261–264.
- Edgar RC (2013) UPARSE: Highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 10, 996–998.
- Feeney DS, Crawford JW, Daniell T, Hallett PD, Nunan N, Ritz K, Rivers M, Young IM (2006) Three-dimensional microorganization of the soil-root-microbe system. *Microbial Ecology*, 52, 151–158.
- Fu SL (2007) A review and perspective on soil biodiversity research. *Biodiversity Science*, 15, 109–115. (in Chinese with English abstract) [傅声雷 (2007) 土壤生物多样性的研究概况与发展趋势. *生物多样性*, 15, 109–115.]
- Gao F, Wang B, Shi YX, Zhang GX, Wang J, Si GC, Han CH, Yuan YL, Hu A (2017) The response of alpine grasslands ecosystem in the north Tibet to short-term enclosure. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 4366–4374. (in Chinese with English abstract) [高凤, 王斌, 石玉祥, 张更新, 王建, 斯贵才, 韩丛海, 袁艳丽, 胡盎 (2017) 藏北古露高寒草地生态系统对短期围封的响应. *生态学报*, 37, 4366–4374.]
- Gao YM, Wu PF (2016) Effects of alpine meadow degradation on soil insect diversity in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 2327–2336. (in Chinese with English abstract) [高艳美, 吴鹏飞 (2016) 高寒草甸退化对土壤昆虫多样性的影响. *生态学报*, 36, 2327–2336.]
- García-Guzmán G, Heil M (2014) Life histories of hosts and pathogens predict patterns in tropical fungal plant diseases. *New Phytologist*, 201, 1106–1120.
- Gusewell S, Gessner MO (2009) N:P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Functional Ecology*, 23, 211–219.
- Guo LD (2012) Progress of microbial species diversity research in China. *Biodiversity Science*, 20, 572–580. (in Chinese with English abstract) [郭良栋 (2012) 中国微生物物种多样性研究进展. *生物多样性*, 20, 572–580.]
- He D, Xiang X, He J, Wang C, Cao G, Adams J, Chu H (2016) Composition of the soil fungal community is more sensitive to phosphorus than nitrogen addition in the alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Biology and Fertility of Soils*, 52, 1059–1072.
- He JZ, Li J, Zheng YM (2013) Thoughts on the microbial diversity–stability relationship in soil ecosystems. *Biodiversity Science*, 21, 411–420. (in Chinese with English abstract) [贺纪正, 李晶, 郑袁明 (2013) 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*, 21, 411–420.]
- He JS, Wang ZQ, Fang JY (2004) Issues and prospects of belowground ecology with special reference to global climate change. *Chinese Science Bulletin*, 49, 1226–1233. (in Chinese) [贺金生, 王政权, 方精云 (2004) 全球变化下的地下生态学: 问题与展望. *科学通报*, 49, 1226–1233.]
- He RL, Chen YM, Deng CC, Yang WQ, Zhang J, Liu Y (2015) Seasonal responses of the soil meso- and microfauna to litter decomposition in alpine meadow of western Sichuan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 350–357. (in Chinese with English abstract) [和润莲, 陈亚梅, 邓长春, 杨万勤, 张健, 刘洋 (2015) 中小型土壤动物对川西高山草甸枯落物分解的季节响应. *应用与环境生物学报*, 21, 350–357.]
- Heijden MGAV, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis 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.
- Hou JH, Gao BJ, Dong JX, Gao LJ, Liu YH, Li LH (2008) Community diversity of arthropod in forest-steppe ecotone in southeast edge of Inner Mongolia tableland. *Scientia Silvae Sinicae*, 44(3), 94–101. (in Chinese with English abstract) [侯建华, 高宝嘉, 董建新, 高立杰, 刘颖华, 李兰会 (2008) 内蒙古高原东南缘森林–草原交错带节肢动物群落多样性特征. *林业科学*, 44(3), 94–101.]
- Hu J, Chen G, Hassan WM, Chen H, Li J, Du G (2017) Fertilization influences the nematode community through changing the plant community in the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 78, 7–16.
- Hu J, Wu J, Ma M, Nielsen UN, Wang J, Du G (2015) Nematode communities response to long-term grazing disturbance on Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 69, 24–32.
- Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer TM, Bonin C, Bruelheide H, de Luca E, Ebeling A, Griffin JN, Guo Q, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer ST, Mori AS, Naeem S, Niklaus PA, Polley HW, Reich PB, Roscher C, Seabloom EW, Smith MD, Thakur MP, Tilman D, Tracy BF, van der Putten WH, van Ruijven J, Weigelt A, Weisser WW, Wilsey B, Eisenhauer N (2015) Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526, 574–577.
- Jia ZJ, Weng JH, Lin XG, Ralf C (2010) Microbial ecology of archaeal ammonia oxidation—A review. *Acta Microbiologica Sinica*, 50, 431–437. (in Chinese with English

- abstract) [贾仲君, 翁佳华, 林先贵, Ralf C (2010) 氨氧化古菌的生态学研究进展. 微生物学报, 50, 431–437.]
- Jing X, Sanders NJ, Shi Y, Chu H, Classen AT, Zhao K, Chen L, Shi Y, Jiang Y, He J (2015) The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 6, 8159.
- Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 185, 631–647.
- Kõljalg U, Nilsson RH, Abarenkov K, Tedersoo L, Taylor AF, Bahram M, Bates ST, Bruns TD, Bengtsson-Palme J, Calaghan TM (2013) Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, 22, 5271–5277.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ (2004) Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 7, 1170–1179.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ (2008) Decline in medicinal and forage species with warming is mediated by plant traits on the Tibetan Plateau. *Ecosystems*, 11, 775–789.
- Kong WD (2013) A review of microbial diversity in polar terrestrial environments. *Biodiversity Science*, 21, 456–467. (in Chinese with English abstract) [孔维栋 (2013) 极地陆域生物多样性研究进展. 生物多样性, 21, 456–467.]
- Lanzen A, Epelde L, Garbisu C, Anza M, Martin-Sanchez I, Blanco F, Mijangos I (2015) The community structures of prokaryotes and fungi in mountain pasture soils are highly correlated and primarily influenced by pH. *Frontiers in Microbiology*, 6, 1321.
- Li GX, Ma KM (2018) Progress in the study of elevational patterns of soil microbial diversity. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 1521–1529. (in Chinese with English abstract) [厉桂香, 马克明 (2018) 土壤微生物多样性海拔格局研究进展. 生态学报, 38, 1521–1529.]
- Li Y, Wang S, Jiang L, Zhang L, Cui S, Meng F, Wang Q, Li X, Zhou Y (2016) Changes of soil microbial community under different degraded gradients of alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 222, 213–222.
- Li Y, Adams J, Shi Y, Wang H, He J, Chu H (2017) Distinct soil microbial communities in habitats of differing soil water balance on the Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 7, 46407.
- Liang W, Zhong S, Hua J, Cao C, Jiang Y (2007) Nematode faunal response to grassland degradation in Horqin sandy land. *Pedosphere*, 17, 611–618.
- Liu X, Zhao D, Cheng JW, Chen HY, Liu XM, Baoyin TGT, Li YH (2017) Effects of grazing and mowing on macrofauna communities in a typical steppe of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 1869–1878. (in Chinese with English abstract) [刘霞, 赵东, 程建伟, 陈海燕, 刘新民, 宝音陶格涛, 李永宏 (2017) 放牧和刘割对内蒙古典型草原大型土壤动物的影响. 应用生态学报, 28, 1869–1878.]
- Liu Y, Shi G, Mao L, Cheng G, Jiang S, Ma X, An L, Du G, Johnson NC, Feng H (2012) Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem. *New Phytologist*, 194, 523–535.
- Liu Y, Yao T, Jiao N, Liu X, Kang S, Luo T (2013) Seasonal dynamics of the bacterial community in Lake Namco, the largest Tibetan lake. *Geomicrobiology Journal*, 30, 17–28.
- Liu Y, Yao T, Zhu L, Jiao N, Liu X, Zeng Y, Jiang H (2009) Bacterial diversity of freshwater alpine Lake Puma Yumco on the Tibetan Plateau. *Geomicrobiology Journal*, 26, 131–145.
- Liu Y, Delgado-Baquerizo M, Trivedi P, He J, Wang J, Singh BK (2017) Identity of biocrust species and microbial communities drive the response of soil multifunctionality to simulated global change. *Soil Biology and Biochemistry*, 107, 208–217.
- Long W, Gao YM, Wu PF (2017) Effects of alpine meadow degradation on epigeic arthropod communities in Zoigê. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 128–138. (in Chinese with English abstract) [龙伟, 高艳美, 吴鹏飞 (2017) 若尔盖高寒草甸退化对表栖节肢动物群落的影响. 生态学杂志, 37, 128–138.]
- Lü C, Tian H (2007) Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: Synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 112(D22S05).
- Ma W, He J, Yang Y, Wang X, Liang C, Anwar M, Zeng H, Fang J, Schmid B (2010) Environmental factors covary with plant diversity–productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 233–243.
- Ma ZY, Liu HY, Mi ZR, Zhang ZH, Wang YH, Xu W, Jiang L, He J-S (2017) Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. *Nature Communications*, 8, 15378.
- Mageau MT, Costanza R, Ulanowicz RE (1998) Quantifying the trends expected in developing ecosystems. *Ecological Modelling*, 112, 1–22.
- Maherali H, Klironomos JN (2007) Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, 316, 1746–1748.
- Mcguire KL, Bent E, Borneman J, Majumder A, Allison SD, Treseder KK (2010) Functional diversity in resource use by fungi. *Ecology*, 91, 2324–2332.
- Meng XW, Mao ZC, Chen GH, Yang YH, Xie BY (2009) Diversity of soil Archaea in Tibetan Mila Mountains. *Acta Microbiologica Sinica*, 49, 994–1002. (in Chinese with English abstract) [孟祥伟, 茆振川, 陈国华, 杨宇红, 谢丙炎 (2009) 西藏米拉山土壤古菌 16s rRNA 及 amoA 基因多样性分析. 微生物学报, 49, 994–1002.]
- Philippot L, Spor A, Henault C, Bru D, Bizouard F, Jones CM, Sarr A, Maron P (2013) Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *Isme Journal*, 7, 1609–1619.

- Purkhold U, Pommerening-Roser A, Juretschko S, Schmid MC, Koops HP, Wagner M (2000) Phylogeny of all recognized species of ammonia oxidizers based on comparative 16s rRNA and amoA sequence analysis: Implications for molecular diversity surveys. *Applied and Environmental Microbiology*, 66, 5368–5382.
- Qiu J (2008) The third pole. *Nature*, 454, 393–396.
- Qin Y, Druzhinina IS, Pan XY, Yuan ZL (2016) Microbially mediated plant salt tolerance and microbiome-based solutions for saline agriculture. *Biotechnology Advances*, 34, 1245–1259.
- Ruan WB, Wu JB, Zhang X, Li J, Xu H, Zhao NX, Chen L, Duan YX, Chen LJ, Gao YB (2007) Soil nematode diversity in *Stipa grandis* community in the mid-east of Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 13, 333–337. (in Chinese with English abstract) [阮维斌, 吴建波, 张欣, 李晶, 许华, 赵念席, 陈磊, 段玉玺, 陈立洁, 高玉葆 (2007) 内蒙古中东部大针茅群落土壤线虫多样性研究. *应用与环境生物学报*, 13, 333–337.]
- Shi G, Yao B, Liu Y, Jiang S, Wang W, Pan J, Zhao X, Feng H, Zhou H (2017) The phylogenetic structure of AMF communities shifts in response to gradient warming with and without winter grazing on the Qinghai-Tibet Plateau. *Applied Soil Ecology*, 121, 31–40.
- Shi Y, Adams JM, Ni Y, Yang T, Jing X, Chen L, He J, Chu H (2016) The biogeography of soil archaeal communities on the eastern Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 6, 1–8.
- Si GC, Yuan YL, Wang J, Wang GP, Lei TZ, Zhang GX (2015) Effects of fencing on microbial communities and soil enzyme activities in Damxung alpine grassland. *Pratacultural Science*, 32, 1–10. (in Chinese with English abstract) [斯贵才, 袁艳丽, 王建, 王光鹏, 雷天柱, 张更新 (2015) 围封对当雄县高寒草原土壤微生物和酶活性的影响. *草业科学*, 32, 1–10.]
- Simmons BL, Wall DH, Adams BJ, Ayres E, Barrett JE, Virginia RA (2009) Long-term experimental warming reduces soil nematode populations in the Mcmurdo Dry Valleys, Antarctica. *Soil Biology and Biochemistry*, 41, 2052–2060.
- Tedersoo L, Bahram M, Polme S, Koljal U, Yorou NS, Wijesundera R, Ruiz LV, Vasco-Palacios AM, Thu PQ, Suija A, Smith ME, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Poldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Partel K, Otsing E, Nouhra E, Njounkou AL, Nilsson RH, Morgado LN, Mayor J, May TW, Majuakim L, Lodge DJ, Lee SS, Larsson KH, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel TW, Harend H, Guo LD, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, De Kesel A, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley FQ, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K (2014) Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346, 1–11.
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718–720.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843–845.
- Tilman D, Isbell F, Cowles JM (2014) Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 21, 998–1002.
- Toju H, Peay KG, Yamamichi M, Narisawa K, Hiruma K, Naito K, Fukuda S, Ushio M, Nakaoka S, Onoda Y, Yoshida K, Schlaeppi K, Bai Y, Sugiura R, Ichihashi Y, Minamisawa K, Kiers ET (2018) Core microbiomes for sustainable agroecosystems. *Nature Plants*, 4, 247–257.
- Treseder KK, Holden SR (2013) Fungal carbon sequestration. *Science*, 339, 1528–1529.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69–72.
- van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM (2008) The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 296–310.
- van der Heijden MGA, Dombrowski N, Schlaeppi K (2017) Continuum of root-fungal symbioses for plant nutrition. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 11574–11576.
- Viketoft M, Palmberg C, Sohlenius B, Huss-Danell K, Bengtsson J (2005) Plant species effects on soil nematode communities in experimental grasslands. *Applied Soil Ecology*, 30, 90–103.
- Viketoft M (2008) Effects of six grassland plant species on soil nematodes: A glasshouse experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 906–915.
- Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 5266–5270.
- Wall DH, Nielsen UN, Six J (2015) Soil biodiversity and human health. *Nature*, 528, 69–76.
- Wall DH, Bardgett RD, Behanpelletier V, Herrick JE, Hefin Jones T, Six J, Strong DR, Putten WHVD, Wall DH, Bardgett RD (2013) *Soil Ecology and Ecosystem Services*. Oxford University Press, Oxford.
- Wall DH, Bardgett RD, Kelly E (2010) Biodiversity in the dark. *Nature Geoscience*, 3, 297–298.
- Wang B, Teng Y, Xu Y, Chen W, Ren W, Li Y, Christie P, Luo Y (2018) Effect of mixed soil microbiomes on pyrene removal and the response of the soil microorganisms. *Science of the Total Environment*, 640/641, 9–17.
- Wang G, Wang Y, Li Y, Cheng H (2007) Influences of alpine ecosystem responses to climatic change on soil properties on the Qinghai-Tibet Plateau, China. *Catena*, 70, 506–514.
- Wang J, Hu J, Du GZ (2015) Effects of nitrogen and phosphorus on the soil nematode community in Tibetan Plateau

- alpine meadows. *Acta Prataculturae Sinica*, 24, 20–28. (in Chinese with English abstract) [王静, 胡靖, 杜国祯 (2015) 施氮磷肥对青藏高原高寒草甸土壤线虫群落组成的影响. *草业学报*, 24, 20–28.]
- Wang Y, Li C, Kou Y, Wang J, Tu B, Li H, Li X, Wang C, Yao M (2017) Soil pH is a major driver of soil diazotrophic community assembly in Qinghai-Tibet alpine meadows. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 547–555.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Wei Z, Yang TJ, Friman VP, Xu YC, Shen QR, Jousset A (2015) Trophic network architecture of root-associated bacterial communities determines pathogen invasion and plant health. *Nature Communication*, 6, 8413.
- Wilkins DA (1999) Assessing ecosystem health. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 397–402.
- Wolters V (2001) Biodiversity of soil animals and its function. *European Journal of Soil Biology*, 37, 221–227.
- Wu HT, Lü XG, Yang Q, Jiang M (2006) Ecological characteristics and functions of soil fauna community. *Acta Pedologica Sinica*, 43, 314–323. (in Chinese with English abstract) [武海涛, 吕宪国, 杨青, 姜明 (2006) 土壤动物主要生态特征与生态功能研究进展. *土壤学报*, 43, 314–323.]
- Wu JB, Ruan WB, Xie FX, Li J, Gao YB (2008a) Diversity and community analysis of soil nematodes associated with three plant species in Mu Us sandy land of Ordos Plateau. *Biodiversity Science*, 16, 547–554. (in Chinese with English abstract) [吴建波, 阮维斌, 谢凤行, 李晶, 高玉葆 (2008a) 毛乌素沙地三种植物根际土壤线虫群落和多样性分析. *生物多样性*, 16, 547–554.]
- Wu JB, Ruan WB, Zhang X, Li J, Guo HY, Li J, Gao YB (2008b) Diversity of soil nematode communities in roots of *Caragana* Fabr. in the Inner Mongolia Plateau, China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 14, 624–629. (in Chinese with English abstract) [吴建波, 阮维斌, 张欣, 李晶, 郭宏宇, 李晶, 高玉葆 (2008b) 内蒙古高原锦鸡儿属 (*Caragana* Fabr.) 植物根围线虫群落多样性研究. *应用与环境生物学报*, 14, 624–629.]
- Wu P, Zhang H, Wang Y (2015) The response of soil macro-invertebrates to alpine meadow degradation in the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Applied Soil Ecology*, 90, 60–67.
- Wu P, Liu X, Liu S, Wang J, Wang Y (2014) Composition and spatio-temporal variation of soil microarthropods in the biodiversity hotspot of northern Hengduan Mountains, China. *European Journal of Soil Biology*, 62, 30–38.
- Wu PF, Zhang HZ, Cui LW, Wickings KG, Fu SL, Wang CT (2017) Impacts of alpine wetland degradation on the composition, diversity and trophic structure of soil nematodes on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 7, 837.
- Wu PF, Yang DX (2011) Effect of habitat degradation on soil meso- and microfaunal communities in the Zoigê Alpine Meadow, Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3745–3757. (in Chinese with English abstract) [吴鹏飞, 杨大星 (2011) 若尔盖高寒草甸退化对中小型土壤动物群落的影响. *生态学报*, 31, 3745–3757.]
- Wu PF, Zhang HZ, Cui LW, Zhong HM, Wang Y (2013) Response of soil macrofauna communities to degradation of alpine meadow. *Acta Pedologica Sinica*, 50, 786–799. (in Chinese with English abstract) [吴鹏飞, 张洪芝, 崔丽巍, 钟红梅, 王永 (2013) 大型土壤动物群落对高寒草甸退化的响应. *土壤学报*, 50, 786–799.]
- Wu Q, Wu PF, Wang Q, Wen YL, Gao YM, Zhang RZ, Long W (2016) Effects of grazing intensity on the community structure and diversity of different soil fauna in alpine meadow. *Scientia Agricultura Sinica*, 49, 1826–1834. (in Chinese with English abstract) [武崎, 吴鹏飞, 王群, 文勇立, 高艳美, 张荣芝, 龙伟 (2016) 放牧强度对高寒草地不同类群土壤动物的群落结构和多样性的影响. *中国农业科学*, 49, 1826–1834.]
- Wu T, Ayres E, Bardgett RD, Wall DH, Garey JR (2011) Molecular study of worldwide distribution and diversity of soil animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 17720–17725.
- Xiang S, Yao T, An L, Xu B, Wang J (2005) 16s rRNA sequences and differences in bacteria isolated from the Muztag Ata glacier at increasing depths. *Applied & Environmental Microbiology*, 71, 4619–4627.
- Xiang X, Gibbons SM, He JS, Wang C, He D, Li Q, Ni YY, Chu HY (2016) Rapid response of arbuscular mycorrhizal fungal communities to short-term fertilization in an alpine grassland on the Qinghai-Tibet Plateau. *PeerJ*, 4, e2226.
- Xiao HY, Liu H, Li B, Yuan XZ, Sun SC, Chen ZL (2012) Soil fauna diversity in the rotational grazing pasture in subalpine meadow. *Scientia Agricultura Sinica*, 45, 292–301. (in Chinese with English abstract) [肖红艳, 刘红, 李波, 袁兴中, 孙书存, 陈忠礼 (2012) 亚高山草甸秋冬季牧场土壤动物群落多样性. *中国农业科学*, 45, 292–301.]
- Xie GD, Lu CX, Leng YF, Zheng D, Li SC (2003) Ecological assets valuation of the Tibetan Plateau. *Journal of Natural Resources*, 18, 189–196. [谢高地, 鲁春霞, 冷允法, 郑度, 李双成 (2003) 青藏高原生态资产的价值评估. *自然资源学报*, 18, 189–196.]
- Xiong J, Peng F, Sun H, Xue X, Chu H (2014) Divergent responses of soil fungi functional groups to short-term warming. *Microbial Ecology*, 68, 708–715.
- Xiong J, Liu Y, Lin X, Zhang H, Zeng J, Hou J, Yang Y, Yao T, Knight R, Chu H (2012) Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau. *Environmental Microbiology*, 14, 2457–2466.
- Xue HY, Luo DQ, Wang HY, Qu XL (2017) Effects of free grazing or enclosure on soil in alpine meadow in north

- Tibet, China. *Acta Pedologica Sinica*, 54, 480–492. (in Chinese with English abstract) [薛会英, 罗大庆, 王鸿源, 屈兴乐 (2017) 藏北高寒草甸土壤线虫群落对围封及自由放牧的响应. *土壤学报*, 54, 480–492.]
- Xue HY, Luo DQ, Hu F, Li HX, Wang JS, Qu XL, Wang HY, Yu BZ, Sun Q (2016) Effect of short-term enclosure on soil nematode communities in an alpine meadow in Northern Tibet. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 6139–6148. (in Chinese with English abstract) [薛会英, 罗大庆, 胡锋, 李辉信, 王景升, 屈兴乐, 王鸿源, 于宝政, 孙巧 (2016) 短期围封对西藏北部高寒草甸土壤线虫群落的影响. *生态学报*, 36, 6139–6148.]
- Yang T, Adams JM, Shi Y, He JS, Jing X, Chen L, Tedersoo L, Chu H (2017) Soil fungal diversity in natural grasslands of the Tibetan Plateau: Associations with plant diversity and productivity. *New Phytologist*, 215, 756–765.
- Yang Y, Li P, He H, Zhao X, Datta A, Ma W, Zhang Y, Liu X, Han W, Wilson MC, Fang J (2015) Long-term changes in soil pH across major forest ecosystems in China. *Geophysical Research Letters*, 42, 933–940.
- Yang YH, Ji CJ, Ma WH, Wang SF, Wang SP (2012) Significant soil acidification across northern China's grasslands during 1980s–2000s. *Global Change Biology*, 7, 2292–2300.
- Yang YH, Rao S, Hu HF, Chen AP, Ji CJ, Zhu B, Zuo WY, Li XR, Shen HH, Wang ZH, Tang YH, Fang JY (2004) Plant species richness of alpine grasslands in relation to environmental factors and biomass on the Tibetan Plateau. *Biodiversity Science*, 12, 200–205. (in Chinese with English abstract) [杨元合, 饶胜, 胡会峰, 陈安平, 吉成均, 朱彪, 左闻韵, 李轩然, 沈海花, 王志恒, 唐艳鸿, 方精云 (2004) 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系. *生物多样性*, 12, 200–205.]
- Yao M, Rui J, Niu H, Heděnc P, Li J, He Z, Wang J, Cao W, Li X (2017) The differentiation of soil bacterial communities along a precipitation and temperature gradient in the eastern Inner Mongolia steppe. *Catena*, 152, 47–56.
- Yao TD, Xiang SR, Zhang XJ, Wang NL, Wang YQ (2006) Microorganisms in the Malan ice core and their relation to climatic and environmental changes. *Global Biogeochemical Cycles*, 20, GB1004.
- Yu C, Zhang Y, Claus H, Zeng R, Zhang X, Wang J (2012) Ecological and environmental issues faced by a developing Tibet. *Environmental Science & Technology*, 46, 1979–1980.
- Zhang B, Wu X, Zhang G, Zhang W, Liu G, Chen T, Qin Y, Zhang B, Sun L (2017) Response of soil bacterial community structure to permafrost degradation in the upstream regions of the Shule River Basin, Qinghai-Tibet Plateau. *Geomicrobiology Journal*, 34, 300–308.
- Zhang HZ, Wu PF, Yang DX, Cui LW, He XJ, Xiong YQ (2011) Dynamics of soil meso- and microfauna communities in Zoigê Alpine Meadows on the Qinghai-Tibet Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 4385–4397. (in Chinese with English abstract) [张洪芝, 吴鹏飞, 杨大星, 崔丽巍, 何先进, 熊远清 (2011) 青藏东缘若尔盖高寒草甸中小型土壤动物群落特征及季节变化. *生态学报*, 31, 4385–4397.]
- Zhang K, Shi Y, Jing X, He J, Sun R, Yang Y, Shade A, Chu H (2016) Effects of short-term warming and altered precipitation on soil microbial communities in alpine grassland of the Tibetan Plateau. *Frontiers in Microbiology*, 7, 104.
- Zhang X, Zhang G, Chen Q, Han X (2013a) Soil bacterial communities respond to climate changes in a temperate steppe. *PLoS ONE*, 8, e78616.
- Zhang X, Chen Q, Han X (2013b) Soil bacterial communities respond to mowing and nutrient addition in a steppe ecosystem. *PLoS ONE*, 8, e84210.
- Zhang Y, Dong S, Gao Q, Liu S, Zhou H, Ganjurjav H, Wang X (2016) Climate change and human activities altered the diversity and composition of soil microbial community in alpine grasslands of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 562, 353–363.
- Zhao HL, Liu RT, Zhou RL, Qu H, Pan CC, Wang Y, Li J (2013) Properties and mechanisms of change of soil macro-fauna communities in the desertification process of Horqin sandy grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 22, 70–77. (in Chinese with English abstract) [赵哈林, 刘任涛, 周瑞莲, 曲浩, 潘成臣, 王燕, 李瑾 (2013) 沙漠化对科尔沁沙质草地大型土壤动物群落的影响及其成因分析. *草业学报*, 22, 70–77.]
- Zhao K, Jing X, Sanders NJ, Chen L, Shi Y, Flynn DFB, Wang Y, Chu H, Liang W, He J (2017) On the controls of abundance for soil-dwelling organisms on the Tibetan Plateau. *Ecosphere*, 8, e0190.
- Zhang XZ, Yang YP, Piao SL, Bao WK, Wang SP, Wang GX, Sun H, Luo TX, Zhang YJ, Shi PL, Liang EY, Shen MG, Wang JS, Gao QZ, Zhang YL, Ouyang H (2015) Ecological change on the Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 60, 3048–3056. (in Chinese with English abstract) [张宪洲, 杨永平, 朴世龙, 包维楷, 汪诗平, 王根绪, 孙航, 罗天祥, 张扬建, 石培礼, 梁尔源, 沈妙根, 王景升, 高清竹, 张镡铨, 欧阳华 (2015) 青藏高原生态变化. *科学通报*, 60, 3048–3056.]
- Zhang ZH, Zhou HK, Zhao XQ, Yao BQ, Ma Z, Dong QM, Zhang ZH, Wang WY, Yang YW (2018) Relationship between biodiversity and ecosystem functioning in alpine meadows of the Qinghai-Tibet Plateau. *Biodiversity Science*, 26, 111–129. (in Chinese with English abstract) [张中华, 周华坤, 赵新全, 姚步青, 马真, 董全民, 张振华, 王文颖, 杨元武 (2018) 青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系. *生物多样性*, 26, 111–129.]
- Zheng Y, Kim Y, Tian X, Chen L, Yang W, Gao C, Song M, Xu X, Guo L (2014a) Differential responses of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen addition in a near pristine Tibetan alpine meadow. *FEMS Microbiology Ecology*, 89, 594–605.

- Zheng Y, Yang W, Hu H, Kim Y, Duan J, Luo C, Wang S, Guo L (2014b) Ammonia oxidizers and denitrifiers in response to reciprocal elevation translocation in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Journal of Soils and Sediments*, 14, 1189–1199.
- Zheng YK, Wang XB, Gu YF, Zhang XP (2014) Diversity of ammonia-oxidizing archaea in Tibetan Zoigê Plateau wetland. *Acta Microbiologica Sinica*, 54, 1090–1096. (in Chinese with English abstract) [郑有坤, 王宪斌, 辜运富, 张小平 (2014) 若尔盖高原湿地土壤氨氧化古菌的多样性. *微生物学报*, 54, 1090–1096.]
- Zhou J, Yang H, Tang F, Koide RT, Cui M, Liu Y, Sun Q, Insam H, Zhang Q (2017) Relative roles of competition, environmental selection and spatial processes in structuring soil bacterial communities in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Applied Soil Ecology*, 117, 223–232.
- Zhu P, Chen RS, Song YX, Han CT, Liu GX, Chen T, Zhang W (2017) Soil bacterial community composition and diversity of four representative vegetation types in the middle section of the Qilian Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3505–3514. (in Chinese with English abstract) [朱平, 陈仁升, 宋耀选, 韩春坛, 刘光琇, 陈拓, 张威 (2017) 祁连山中部4种典型植被类型土壤细菌群落结构差异. *生态学报*, 37, 3505–3514.]

(责任编辑: 傅声雷 责任编辑: 闫文杰)