

宋兆斌,岳平,李香云,等.草原生态系统土壤多功能性及影响机制研究进展[J].中国沙漠,2023,43(6):151-165.

草原生态系统土壤多功能性及影响机制研究进展

宋兆斌^{1,2}, 岳平¹, 李香云^{1,2}, 胡亚¹, 乔静娟^{1,2}, 左小安¹

(1.中国科学院西北生态环境资源研究院 乌拉特荒漠草原研究站/甘肃省寒区旱区逆境生理与生态重点实验室, 甘肃 兰州 730000; 2.中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:草原是陆地生态系统的关键组成部分,为维持区域生态安全发挥着极为重要的作用。土壤多功能性(soil multifunctionality, SMF)是衡量土壤系统提供多种功能的综合指标,对评估草原生态系统功能和区域可持续发展具有重要指导意义。然而,目前SMF研究仍处于初步阶段,研究对象多为农田生态系统,对于草原等自然生态系统的研究较少。此外,对草原生态系统SMF与植物和土壤微生物的关系以及全球变化对草原生态系统SMF影响机制的认识十分有限。因此,本文从SMF的概念和内涵、量化指标及方法、植物和土壤微生物与SMF的关系、全球变化对SMF的影响以及SMF的空间变异性5个方面论述SMF的研究进展,梳理了草原生态系统SMF的变化特征及影响机制。根据当前研究中存在的问题提出了今后研究应重点关注的内容:(1)统一规整SMF量化体系;(2)SMF在不同空间尺度上的转换机制;(3)不同类型草原生态系统SMF驱动机制;(4)土地利用变化、降水增加、气候变暖和氮沉降等全球变化交互作用对SMF的影响;(5)地上植物功能与SMF的联系和互馈机制;(6)根系功能性状对SMF的影响和植物在不同组织水平对SMF的贡献;(7)微生物稀有种群以及植物-土壤动物-土壤微生物多营养级联动对SMF的影响。

关键词:草原生态系统;全球变化;土壤多功能性;土壤质量

文章编号: 1000-694X(2023)06-151-15

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2023.00049

中图分类号: S154.1

文献标志码: A

0 引言

土壤是人类和许多动植物赖以生存的物质基础,并为人类和动植物提供了食物和活动场所^[1]。此外,土壤还为土壤生物提供栖息地,维持土壤生物多样性^[2]。土壤生物对土壤过程和功能(如凋落物分解和土壤呼吸等)也至关重要^[3]。土壤具有重要且复杂的生物-土壤反馈机制^[4-5],土壤退化会使生物多样性减少,土壤功能退化,进而使生态系统服务功能减弱。所以,土壤对维持生态系统功能的动态稳定极为重要。同时,土壤在解决全球环境可持续性(缓解气候变化、维持生物多样性、净化水源、消除饥饿和粮食安全等)中发挥着关键作用^[6-7]。因此,在全球变化背景下研究土壤功能驱动机制对于维护土壤生态安全和实现可持续发展均

具有重要意义。

土壤多功能性(soil multifunctionality, SMF)指土壤生态系统所提供的多种功能^[8],以生态系统多功能性(ecosystem multifunctionality, EMF)为基础发展而来。EMF指生态系统同时提供多个功能的能力^[9-11],由Sanderson等^[12]于2004年提出。直到2007年,Hector等^[13]在探讨生物多样性与生态系统功能时提出不同物种通常会影生态系统的不同功能,因此仅仅关注物种多样性与单一生态功能的关系会低估生物多样性维持EMF的能力,该研究通过首次量化EMF,使有关EMF的研究得以发展,随后有关SMF的研究也逐步展开。不同的学科领域对SMF的定义和认识也有所不同,这与研究者的研究目的、研究对象本身的差异等有关。广义的SMF

收稿日期:2022-12-02; 改回日期:2023-05-10

资助项目:第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0305);国家自然科学基金项目(41622103,41571106);中国科学院青年创新促进会项目(E229880105)

作者简介:宋兆斌(1996—),男,山东潍坊人,博士研究生,主要从事土壤生态学研究。E-mail: songzhaobin@nieer.ac.cn

通信作者:左小安(E-mail: zuoxa@lzb.ac.cn)

概念涉及较广的生态系统过程,比如初级生产力、养分循环、水资源的调节和净化、碳固存和气候调节、生物多样性栖息地的提供、病虫害的管理和调控等^[8,14-15],狭义的SMF概念则主要关注碳、氮和磷等物质循环过程^[16]。

草原是陆地主要的生态系统类型,面积约占陆地表面面积的40.5%,占全球陆地近三分之一的碳储量,是重要的陆地碳汇^[17]。但当前许多研究认为土地利用变化、降水变化、气候变暖和氮沉降升高等为主的全球变化可以直接或间接影响土壤功能,已经对草原SMF的维持带来了巨大挑战^[18]。虽然当下SMF的认识和量化指标仍未统一,但绝大部分生态学研究采用与碳和养分循环的有关指标进行量化,这一定程度上为不同研究间的比较提供了基础。近年来,生态学家们已经开始重视全球变化对草原生态系统SMF的影响及其驱动机制。Fry等^[19]开展的草地恢复试验表明干旱事件会降低恢复初期草原生态系统的SMF,其中SMF的变化与群落植物高度和根系性状联系密切。Valencia等^[20]的研究表明升温会使草原SMF升高,且这种变化可以通过植物和微生物进行介导。对黄土高原的研究表明,随着草地恢复时间的延长,SMF显著增强,并发现恢复年限和土壤pH通过改变植物和细菌群落间接影响了SMF^[21]。可见,全球变化可以通过影响植物和微生物群落属性和土壤的理化性质进而对土壤功能产生影响。尽管有关SMF研究工作在不断加深,但对草原系统SMF仍缺乏系统认识。因此,本

文通过论述SMF的概念、内涵,使用文献计量方法统计2000—2021年SMF文章总结其量化指标及方法,分析植物和微生物与草原SMF的关系,研究全球变化对草原SMF的影响和SMF的空间变异性,以期提出草原SMF研究当前应重点关注的问题以及未来发展方向。

1 SMF的概念、度量指标及方法

1.1 SMF的概念

Mausel^[22]提出土壤质量的概念后,人们对土壤的认识不断加深,Doran等^[23]专注于生产力对于土壤质量的影响研究,随后几年,土壤质量开始涉及到除生产力以外与物质循环和环境保护的相关指标,如环境、土壤物理稳定性、过滤和缓冲作用以及对于生物多样性的保护等^[24]。2007年,Andrews等^[24]论述土壤管理评价体系时将土壤的功能概括为支持水流、保持溶质运输、保持土壤稳定性、支持养分循环、缓冲和过滤潜在有毒物质以及维持生物多样性和栖息地的能力。Bünemann等^[25]探讨土壤质量的概念时,认为土壤的生态系统服务功能由土壤物理、化学和生物特性相互作用产生。Creamer等^[8]总结了先前学者对SMF的认识,将SMF概括为气候和碳的管理、水源的涵养和净化、养分循环、病虫害的调控(图1)。李亦赞等^[26]对农田土壤生态系统多功能性有关研究进行归纳时,已经对SMF的发展等做了详细的论述。尽管当下SMF的概念日益

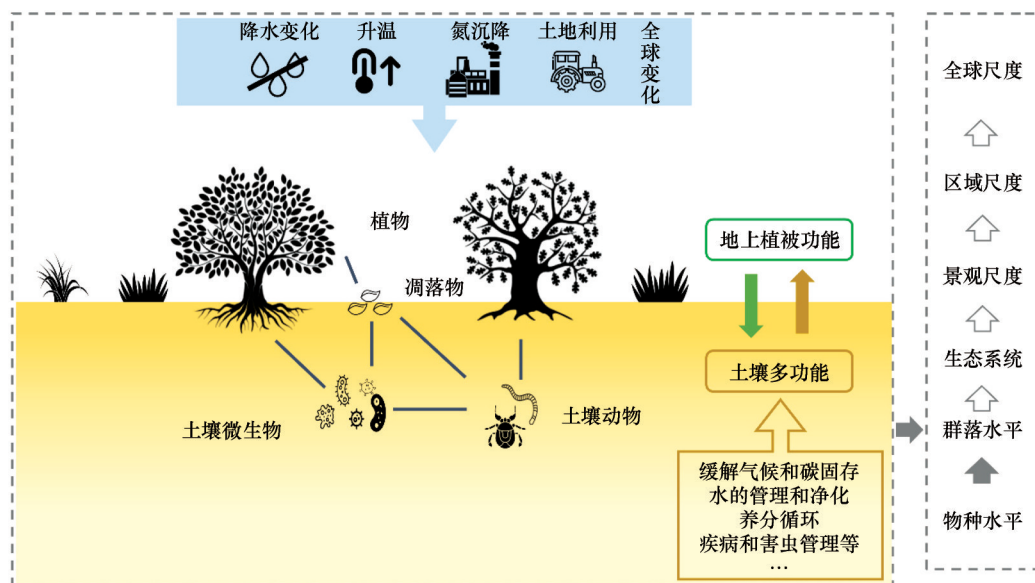


图1 草原生态系统SMF驱动机制

Fig.1 SMF driving mechanism of grassland ecosystem

完善,但是在进行具体研究时多数指标难以量化。因此,在生态学领域SMF常被概括为有关物质和能量流动、营养储量和转化率的某些可量化指标^[16],如与碳、氮和磷等养分循环有关的指标。这不仅可以对SMF进行量化,还可以探究SMF的影响因素及驱动机制。

1.2 SMF的度量指标和方法

当下,SMF的研究尚处于发展阶段,SMF量化所选取指标的种类、数量和计算方法仍待商榷。因此,本文通过文献计量方法分析了现阶段SMF的研究趋势和量化体系并进行归纳和总结,为今后研究提供参考。通过ISI Web of Science网站和“中国知网”分别以“soil multifunctionality”和“土壤多功能性”为“标题”检索,对2000—2021年发表的有关文献进行检索,检索到SCI论文73篇和中文论文25篇,经筛选获得与SMF有关文献68篇,分析了其研究趋势,以①研究过程中构建SMF量化指标体系,②研究过程中对SMF指标进行整合量化为标准筛选出36篇研究论文,然后对其研究对象、选取指标

种类和数量及计算方法进行了统计分析。

从发表年份来看,2009年才开始发表相关论文,至2021年的发表论文数量呈现增加趋势,2021年论文发表达到32篇(图2)。从研究对象来看,农田生态系统最多,其次是旱地生态系统,再次是草原和森林生态系统(图3)。这说明未来应增加对草原和森林等自然生态系统的研究,特别是加强不同草原类型间SMF的研究,以全面理解草原生态系统SMF驱动机制。

当下学者们对表征SMF养分循环所选取指标的种类和数量上仍有较大争议。通过整理指标的种类发现,大部分指标与土壤的物质循环(碳、氮和

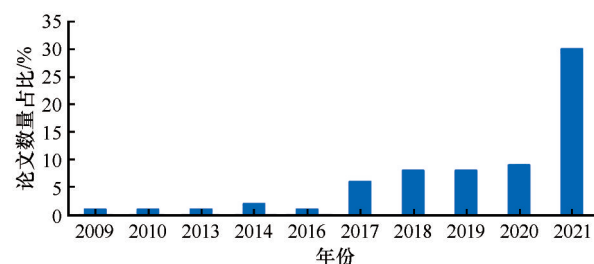


图2 2009—2021年SMF论文发表数量统计

Fig.2 Statistics of SMF papers published from 2009 to 2021

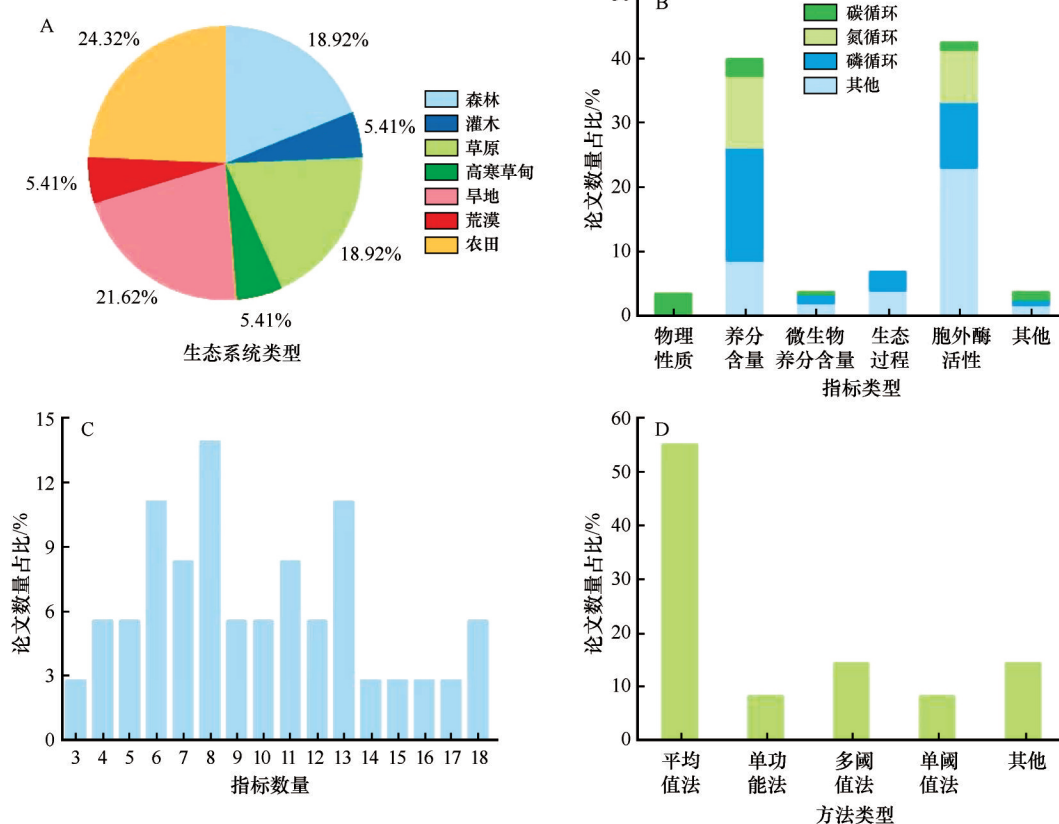


图3 SMF研究对象、指标及方法统计

Fig.3 Statistics of SMF research objects, indicators and methods

磷循环)有关。其中,有关土壤胞外酶活性和土壤养分的指标采用较多,土壤微生物养分含量和其他方面的指标也有所涉及,如土壤的物理性质^[27]、功能基因^[28]和土壤呼吸^[29]等。从采用的指标数量来看,纳入指标较多的数量为8个,再次是6个或13个,对指标数量的选择存在较大差异。不同研究间量化体系的差异可能是因为在不同的生态系统中,土壤理化性质差异较大,导致其所承载的功能的指标也不同;另一方面,由于学者们解决的科学问题和研究目的不同,采用指标的种类和数量也会有所差异。

通过相关SMF研究的指标分析和归纳,建议未来研究选取指标表征SMF时,应结合其概念充分利用土壤中较稳定的全量养分表征养分储量,选取胞外酶活性表征养分转化率,选取速效养分表征养分状态(图4)。同时,还要兼顾碳、氮和磷等主要的物质循环过程。例如,土壤养分方面可以选择土壤有

机碳和可溶性有机碳表征碳循环,选择土壤全氮、铵态氮和硝态氮来表征氮循环,选择土壤全磷和速效磷来表征磷循环。土壤胞外酶方面,可以选择 α 葡萄糖苷酶、 β 葡萄糖苷酶、 β 木糖苷酶和纤维素二糖水解酶指征碳循环,选择土壤 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶来表征氮循环,选择土壤磷酸酶表征磷循环,还可选择合适数量的氧化酶作为指标;将以上指标作为常规指标进行考量。此外,也可以根据研究对象及研究目的结合个性指标,如将凋落物分解速率、土壤呼吸过程和碳、氮矿化速率等(表1)作为补充。这样可以保证SMF指标选择的科学性、代表性和全面性。关于指标数量,统计显示超一半数量(52.78%)的文章选取指标数量大于等于9个。因此,建议未来进行SMF研究时选取指标数量应尽可能纳入较多指标,以此增加SMF量化的稳健性。

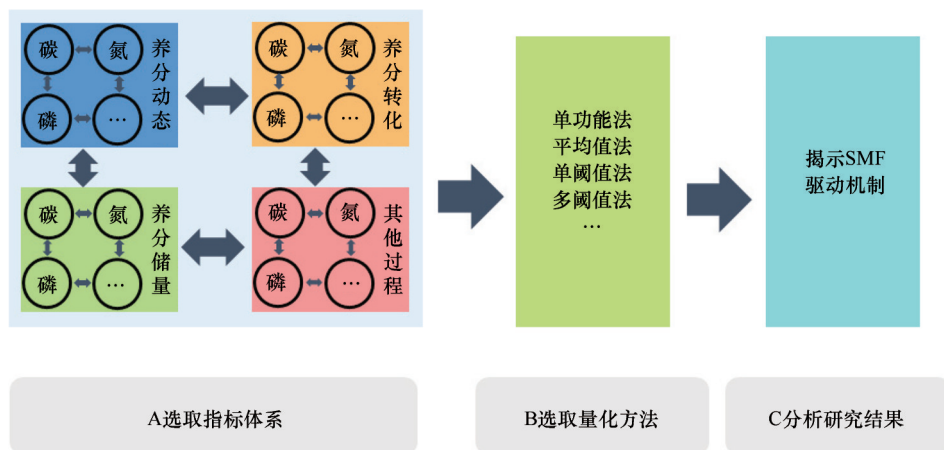


图4 SMF量化体系的选择流程

Fig.4 The selection process of the SMF quantification system

表1 SMF量化指标

Table 1 Assessment indicators for SMF

指标内容	指标类型	养分储量	养分状态	养分转化率	生态过程
养分循环	碳循环	有机碳*、土壤微生物碳...	可溶性有机碳*	α 葡萄糖苷酶*、 β 葡萄糖苷酶*、 β 木糖苷酶*、纤维素二糖水解酶*	土壤呼吸、 CO_2 通量、凋落物分解速率、代谢熵...
	氮循环	土壤全氮*、土壤微生物氮...	铵态氮*、硝态氮*	β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶*、亮氨酸氨基肽酶*	CH_4 通量、 N_2O 通量...
	磷循环	土壤全磷*、土壤微生物磷...	速效磷*	酸/中/碱性磷酸酶*	
	硫循环	土壤硫含量...		硫酸酯酶*	
水分涵养	土壤水稳性团聚体、土壤持水量、土壤含水量、土壤水力传导度...				
物理性质	pH、土壤团聚体、孔隙度、阳离子交换量...				

*表示建议选择为基础指标,其他指标可根据研究目的进行增补。

SMF的量化方法主要有单功能法、平均值法、单阈值法和多阈值法,但各种方法存在不同程度的

优势和不足。尽管单功能法可以阐明多功能性的主要驱动因素,但难以评估SMF整体效应,对于功

能间的联系以及功能权重考虑不足^[30]。平均值法是使用最广泛的方法,计算相对简单,可以表征SMF的平均水平,但缺失同一个对象对不同功能影响的信息^[31]。单阈值法适用范围广、应用较灵活,便于获取超过阈值的功能数,但阈值的选择缺乏客观性,对功能间的联系和权重也未作考虑^[29]。多阈值法本质上与单阈值法相同,尽管将所有的阈值都进行了计算,相对可以提供更多的信息^[32],但同样它也具有单阈值法未考虑到功能之间联系和权重等问题^[30]。有关量化方法的详细分析可以参考徐炜等^[33]对EMF量化方法所作评述。由于每种方法的侧重点不同,提倡今后进行SMF计算时采纳多种计算方法,而非局限于某一种(图4)。结合研究目的整合多种计算方法分析SMF的影响因素,不仅有利于全面理解SMF的驱动机制,增加研究的可信度,还可以增强与他人研究的可比性。

2 植物和微生物与SMF的关系

2.1 植物与SMF的关系

植物是生态系统的生产者,对能量流动和物质循环具有促进作用,也是驱动SMF的重要动力^[16]。植物可以通过光合作用、呼吸作用、养分吸收和凋落物的分解在不同组织层次影响养分循环的过程^[34],进而影响SMF^[35];此外,植物还可以通过与土壤微生物相互作用间接影响SMF^[36-37]。植物影响SMF的机制十分复杂,因为植物可以在不同组织水平从结构和功能等多方面对其产生影响。在物种水平,植物叶片和根系的功能性状与SMF联系紧密^[38]。Fry等^[19]发现植株高度和根系结构与SMF关系显著。植株较高的植物组合其SMF较低。这是因为当植物的生物量达到峰值后,土壤氮循环速率会降低,进而使SMF降低。细根结构复杂的植物组合其SMF较高,因为细根不但可以增加植物与土壤的接触面积,分泌物还可以刺激微生物活性来促进养分循环,进而提高SMF^[39]。先前已有较多研究表明根系对土壤功能的影响是多方面的。复杂的根系结构可以提高土壤的水力传导度、减少水分流失^[40-41],根系分泌物可以刺激根际微生物活性来改变土壤微生物群落和促进养分循环^[42-44]。所以,未来进行SMF有关研究时,应重点关注根系性状对维持SMF发挥的作用。在群落水平,植物群落结构和

多样性等对维持SMF具有重要意义,这也是当下研究的主要层次。黄土高原的研究表明特定的植物组成可以提供更多的凋落物和根系分泌物来促进养分循环,最终提高SMF^[21]。同时,植物多样性较高的群落可以提供更丰富的资源供应、刺激土壤微生物的活性、改变土壤微生物群落组成,促进土壤胞外酶的产生和有效养分的释放,进而提高SMF^[39]。Valencia等^[20]的研究也表明植物群落丰富度增加可以使SMF提高,这种效应通过植物的功能性状发挥作用,以快速生长植物(植株较高、叶面积大、花期较早、叶片短小等特征)为主的群落通常具有快速获取资源的策略,可以通过刺激根系促进微生物的产生和养分的释放来提高SMF。此外,植物群落的 β 多样性也会影响SMF。内蒙古草原的研究表明 β 多样性在维持SMF方面发挥重要作用^[45],较高的 β 多样性可以促进群落间的资源流动和交换来维持高水平的SMF^[46]。由于植物在群落中的地位和生存策略不一样,气候变化通过物种效应和群落效应间接影响SMF的结果会有所差异^[47]。因此,未来应重点关注植物在不同组织层次对SMF的影响,以便全面理解植物在全球变化背景下对维持SMF所发挥的作用。

植物多样性对维持生态系统地上功能发挥着关键作用^[48-49],先前开展的大量多样性和生态系统功能(biodiversity and ecosystem functioning, BEF)研究已经证实了这一点。此外,相关研究也表明微生物对于维持地上功能具有重要作用^[50],如Liu等^[51]研究表明在全球尺度微生物(真菌)多样性可以促进植被生产力稳定性。所以,植物和微生物对地上-地下生态系统功能均具有重要作用。其中,植物凋落物的质量和植物的生产力密切相关,同时,凋落物的质量和微生物主导的凋落物分解速率对促进养分循环具有重要作用^[52-53]。由此说明植物-微生物可以作为联结地上和地下功能的“桥梁”。在全球变化背景下,了解和认识地上和地下功能的关系和互馈机制十分必要,但目前有关研究较少。因此,通过探究植物和微生物对不同层面生态系统功能的作用以揭示地上-地下生态系统功能的关系应是未来加强研究的方向。

2.2 微生物和SMF的关系

除植物外,土壤微生物也是驱动SMF的重要生

物因素^[16]。土壤微生物群落多样性是维持多种生态系统功能的基础^[54-55]。另外,土壤微生物在驱动地球生物地球化学循环和维持 SMF 方面发挥着重要作用^[56-57]。微生物群落的变化可以通过影响养分循环、凋落物分解、初级生产和气候变化等对 SMF 产生重要影响^[36,58]。因此,理解微生物与 SMF 的关系是探究 SMF 驱动机制的关键,也是当下研究热点。

细菌或真菌与 SMF 的关系在不同区域或生态系统内并不一致。高寒草甸生态系统的研究表明,细菌种类的增加会导致 SMF 下降,这是因为该区仅有约 12% 的细菌种类与 SMF 相关,过高的细菌功能冗余会改变其与 SMF 的关系。细菌功能冗余可能是影响细菌多样性与潜在土壤多功能性负相关的重要因素^[59]。荒漠生态系统的研究也表明特定的细菌分支(酸杆菌门)并非整体微生物的多样性是预测和解释 SMF 变化的最佳因子^[28]。但在澳大利亚东南部 1 200 km 的样带调查结合室内试验探究细菌与 SMF 的关系的结果显示,细菌的丰富度和组成均是十分重要的 SMF 的驱动因素。这可能与其背后的“互补效应^[60]”和“抽样效应^[61]”有关。“互补效应”可以解释为某些分解过程需要依赖多种细菌的合作来实现,所以较高的细菌丰富度可以促进 SMF。“抽样效应”可以解释为某些关键种群具有强大的多功能性,一定程度可以支持抽样效应的存在,两者并不冲突^[62]。最近, Ma 等^[63]分析了中国北方不同类型草原微生物多样性和 SMF 的关系,研究发现真菌多样对 SMF 具有更重要的促进作用,认为真菌在干旱环境抗性更强,在调控有机质的动态过程中发挥重要作用;优势细菌分支(放线菌和变形菌)对促进 SMF 也有一定作用,对于有机质的分解有一定贡献,同时,研究强调了土壤微生物量对维持 SMF 的贡献。在半干旱草原的研究也认为真菌在调控 SMF 方面比细菌的作用更重要^[64]。但由于以上研究的区域、气候尺度、生境、群落类型、土壤存在不同程度的差异,SMF 量化体系和计算方法也有差别,导致研究结论不同。将微生物多样性与土壤单功能的关系进行分析是增加研究间可比性的有效方法。同时,这也反映了未来研究时统一 SMF 量化体系的必要性。

相对于草原生态系统,在森林生态系统中真菌促进 SMF 的现象更为普遍。北方针叶林的研究表

明 SMF 与真菌丰富度呈正相关。这是因为真菌在有机物分解、与根系形成联系中起着至关重要的作用^[65-66]。此外,反硝化活性随着真菌多样性的增加而增加,表明真菌在促进该区土壤的氮循环过程中也发挥一定的作用^[67]。有关比较单作人工林和混交林 SMF 差异的研究也表明真菌对驱动养分循环和促进 SMF 具有重要作用^[68]。此外,旱地生态系统的研究还表明丛植菌根真菌(*Arbuscular mycorrhizal fungi*, AMF)与 SMF 有很强的相关性。AMF 可以通过建立植物与土壤之间的联系、养分循环、土壤肥力和微生物群落等来提高植物对土壤的影响^[69]。毛乌素沙地的研究也表明 AMF 比植物细根性状可以更好地反映荒漠系统 SMF^[70]。因此,未来进行 SMF 研究时可以考虑 AMF 在解释 SMF 时发挥的积极作用。以上研究加深了对微生物与 SMF 关系之间的理解,但目前研究多聚焦于优势细菌和真菌对 SMF 的影响,忽视了微生物稀有种群对生态系统功能的作用^[71-73]。Li 等^[64]研究表明稀有种群对维持半干旱草原 SMF 具有重要作用。此外,稀有种群在缓解土地退化导致的土壤功能下降^[74]、维持胁迫环境下生态系统功能稳定方面也具有重要作用^[75]。其次,当下大部分研究很少考虑植物、土壤动物和微生物等多营养级效应对 SMF 的影响,也可能是导致对微生物和 SMF 的关系了解不全面的因素。因为土壤动物多样性在全球生物多样性中占据重要比重,在促进能量流动和物质循环方面也发挥十分重要的作用^[76],如在土壤表层,在稀疏草原的研究表明凋落物的分解速率与土壤表层动物(半翅目、弹尾目和蚁科)的多样性联系密切^[50]。在土壤内部,土壤线虫在土壤食物网中占据多个营养级,与植物根系和微生物活动联系十分密切^[77-78]。这些可能会对 SMF 产生直接或间接影响(图 1)。因此,稀有种微生物和多营养级互作效应对 SMF 影响应是未来全面理解 SMF 驱动机制的重要方向。

3 全球变化对 SMF 的影响

3.1 气候变化

气候变化主要包括降雨模式改变、气温升高、极端气候和氮沉降等,例如短期严重的干旱^[79-80]可以对 SMF 产生直接影响,也可以通过改变植物结构、物种组成和植被格局影响 SMF^[81-83]。此外,土壤

微生物等对气候变化也十分敏感,降水变化和升温也可以通过微生物对SMF产生影响^[84-86]。

不同地区或生态系统SMF对气候变化的响应程度和方式有所差异。Durán等^[82]基于六大洲的236个旱地生态系统,评估了干旱和年平均温度空间变异性对驱动SMF的相对重要性,发现在全球尺度,气温和干旱的增会提高SMF,气候变化可以直接影响SMF,可以通过植被和土壤沙粒含量间接影响SMF。其中,温度和干旱可以直接和间接调控土壤氮循环,对碳和磷循环的影响是通过植被进行的。Valencia等^[20]研究表明气候变化(增温和降水减少)会通过植物功能多样性和土壤细菌和原生动物的多样性来驱动SMF。气候变暖会使植物群落的平均高度增加,降低高度功能多样性,同时增加细菌多样性,进而提高原动物多样性来促进SMF。但并不是所有研究结果都表明气候变化会影响SMF。Dacal等^[87]分析了降水减少、增温以及其交互作用对SMF的影响,结果表明,气候变化的遗留效应仅影响微生物对后续干旱事件的抵御能力和恢复力,并没有影响SMF,这可能是因为关键微生物群落在整个过程中对维持SMF发挥了重要的作用。这说明植物^[88]和微生物可以缓解气候变化对SMF的影响。此外,干旱可以强烈改变土壤条件和植物动态^[89-90],进而影响SMF。如Lozano等^[91]研究干旱对草地SMF的影响时发现干旱对养分循环的影响较大,主要通过使土壤胞外酶活性下降来实现。也有研究发现土壤的抗旱能力与植物的生根深度联系也十分的密切。这是因为更深的根系可以利用深层土壤层的水,可通过“液压升降机”的方式将水重新分配给浅层土壤中的“邻居”^[92]。干旱对SMF造成的影响途径十分广泛,植物-土壤生物-土壤连续体的反馈机制也十分复杂。在极端气候频发的当下,加强对极端气候驱动SMF机制的理解十分有必要。

在过去十年中,大气氮沉降使向陆地生态系统输入的氮增加了近一倍^[93-95]。由于氮是大多数陆地生态系统中的限制性营养物质^[96],增加氮的输入可以调控土壤理化环境、植物和土壤生物的组成^[97-98]。因此,氮沉降可以通过直接影响非生物因素^[99-100]、直接或间接影响植物^[101-102]和微生物^[103]等来影响SMF。虽然有关不同类型的草原SMF对于氮沉降的响应机制的研究相对较少,但先前研究表明,在

不同地区氮添加处理对SMF的影响有所差异。Liu等^[104]发现氮添加($\leq 15 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)对青藏高原草甸土壤功能具有积极影响。这是因为酶主要是由氮元素等构成的化合物,适量的氮添加会促进增加酶的生产 and 活性^[99,105];此外,由于土壤微生物的化学计量比相对稳定,氮添加可能提高微生物对碳和磷的利用效率^[106]。这两种途径均可以促进养分的循环进而提高SMF。此外有研究表明过高的氮添加会降低温带草原的多样性和功能^[107-108],这主要是由于过量的氮添加会导致土壤pH值降低和酸化以及养分限制从氮限制到磷限制的转变^[99,107]。Cui等^[109]分析了氮添加和磷添加对温带草原SMF的影响,认为氮磷化学计量比和植物多样性对SMF起主导作用,氮、磷添加量为2:1时有助于维持该温带草原SMF的峰值,氮添加过量($> 10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)会降低SMF。但在实际大气氮沉降背景下很少能达到人工试验氮添加剂量,建议未来研究关注自然背景下氮沉降对SMF的影响,以准确评估氮沉降对SMF的作用。同时,加强对大气氮沉降对不同类型草原生态系统SMF影响机制的理解,以便采取精准、科学的措施管理草原,保障草原生态安全。

气候变化是由降水和温度等因素交错产生的,有关研究表明在多因素协变的背景下产生的效应是复杂的^[110],主要可以归纳为累加效应(交互效应等于两个单独效应之和)、协同效应(交互效应大于两个单独效应之和)和拮抗效应(交互效应小于两个单独效应之和)^[111]。植物在单个或多个环境因素协变的情况下采取的生存策略并不一致^[112]。这些因素都会影响对气候变化驱动SMF机制的理解。因此,未来进行SMF研究时,多加关注因素的独立效应和综合效应对SMF的影响,准确评估气候变化对SMF驱动机制。

3.2 土地利用强度和方式的改变

土地利用强度和方式的转变是全球变化的主要形式,可以影响多种生态系统功能。土地利用强度和方式改变可以直接影响土壤功能,比如碳和氮的转化速率^[113-114],也可以通过改变土壤微生物间接调控SMF^[31,115]。

草地的退化或恢复是土地利用强度转变造成的主要形式,处于退化或者恢复时期的草地,SMF的驱动因素会随其演化阶段发生改变。Wang等^[59]

分析了不同退化梯度下青藏高寒草甸 SMF 的变化趋势及驱动因素,发现 SMF 随着退化梯度呈下降趋势,研究还表明土壤水分和有机碳是驱动 SMF 的重要因素。这说明在退化过程中,生物因素对 SMF 的影响较小,以非生物因素为主。有关草原恢复的试验也得出类似结论,在草地恢复早期,SMF 与植物的功能性状联系十分密切,特别是根的性状对 SMF 的影响十分强烈。但土壤微生物并没有和 SMF 有显著的联系,这可能是因为在草原恢复初期,植被和微生物尚未建立起密切的联系^[19]。Guo 等^[21]以 30 年自然恢复草地为研究对象研究了黄土高原植物和微生物群落与 SMF 的关系,发现随着草地恢复周期的延长,SMF 显著增强,植物和细菌多样性与 SMF 呈显著正相关,恢复时间和土壤 pH 值可以通过改变植物和细菌群落间接影响 SMF,这表明在草地恢复后期 SMF 会受到生物和非生物因素的共同影响。

对草地进行不同方式的改造也会使 SMF 发生不同程度的变化。Ding 等^[116]研究了亚热带高原草地造林后微生物群落的结构和功能及其对 SMF 的影响,发现草地造林显著降低了 SMF。Chen 等^[117]探讨了温带草原改造为单种人工草地对 SMF 的影响,发现人工草地的 SMF 较低,土壤 pH 在人工草地 SMF 的影响中起重要作用。这说明了保护自然草原生态系统对维持 SMF 的重要性。但是在其他生态系统中,土地利用方式的改变可能会对 SMF 产生积极影响。如 Liu 等^[118]基于 1983—2015 野外观测,分析了飞播对流动沙丘 SMF 的影响,发现飞播对 SMF 有显著提高,细菌是驱动 SMF 提高的主要因素,植物可以通过土壤微生物间接驱动 SMF。这些研究可以为当地生态恢复建设提供重要的指导意义,但由于不同研究的土地利用方式和强度差异较大,导致研究间的可比性较低,缺乏借鉴意义。建议未来重点关注规整土地利用强度和方式的量化体系,进而实现不同地区、土地利用方式和强度转变下 SMF 的可比性,提高研究价值和研究意义。

4 SMF 的空间变异性

SMF 空间变异性受多种物理、化学和生物过程在多个尺度上相互作用的控制^[119–121]。随着环境的变化,土壤和植被的变化会导致 SMF 在空间上的变异^[82,122]。此外,植被群落间物种组成的变化可以通

过影响生态相互作用来影响 SMF。如植物多样性的空间同质化通过减少物种组成的差异性和对特定土壤微生物群落的选择降低了 SMF^[20,46,83]。

目前已有较多研究探索了 SMF 在不同尺度上的空间变异性,并揭示了部分 SMF 在空间尺度变化规律及机制。在区域尺度,Su 等^[29]研究了中国北方干旱区植物、生物结皮、微生物和 SMF 随干旱梯度的变化趋势及其关系,发现 SMF 随干旱程度的增加呈线性下降,虽然干旱区和半干旱区生物结皮对 SMF 的影响及其影响途径存在差异,但总体而言,生物结皮的发展对 SMF 起促进作用。Hu 等^[16]分析了中国北方 130 个旱地样点在干旱梯度下 SMF 的变化趋势及其与植物和微生物多样性的关系,发现 SMF 随着干旱梯度呈下降趋势,在干旱程度较低的地区,植物物种丰富度与 SMF 之间存在很强的正相关,而在干旱程度较高的地区,微生物多样性(尤其是真菌)与 SMF 之间存在正相关。在其他生态系统中 SMF 也具有十分明显的空间变异性。Ding 等^[123]调查了澳大利亚东部气候梯度上的 150 个样点以探索 SMF 随干旱梯度的空间变化,发现随着干旱程度的增加,SMF 对干旱性增加的响应在不同植被斑块类型间存在差异。SMF 变异随干旱程度的增加而增加,这主要受气候(干旱、降雨季节性)、土壤(pH 值、含沙量)的影响。总之,SMF 空间变异性比较明显,会随着干旱程度增加逐渐降低。有关草原 SMF 在群落尺度内的变异性的研究仍待补充,但其他生态系统的研究表明 SMF 在群落内也具有空间变异性。Wang 等^[28]研究了荒漠生态系统土壤剖面 0~100 cm 微生物群落和 SMF 的变化趋势及其关系,发现随着土壤深度的增加,SMF 呈现下降趋势。此外,研究认为酸性细菌对未来维持荒漠 SMF 和防治沙漠化具有重要研究意义。SMF 在不同空间尺度存在一定规律的变异性,但 SMF 由局域尺度到区域尺度的变化机制及规律仍不明确,因此 SMF 在不同尺度的转变机制应是未来研究关注的重点。

5 问题和展望

土壤是人类赖以生存的基础,研究 SMF 是实现土壤可持续利用的重要途径。随着科学技术的发展,人们对 SMF 的认知正不断加深,但由于草原生态系统的多样性、复杂性和全球变化的不确定性,当下对草原系统 SMF 的驱动机制和影响因素仍缺

乏完整的理解。为了实现这一目标,未来研究工作可以从以下几方面进行深度展开。

SMF 量化体系的统一。从上述统计结果可知,在进行 SMF 研究时,研究指标选择的种类和数量均差异较大,且不同研究的研究方法也存在不一致。如 Hu 等^[16]在研究沿干旱梯度植物和微生物多样性与 SMF 的关系时,选择土壤微生物 DNA 浓度、土壤有机碳、土壤全氮、土壤铵态氮和硝态氮、土壤全磷和速效磷构建 SMF 量化体系,并使用单功能法、均值法和多國值法相互补充作为量化方法进行研究。Ma 等^[63]在研究土壤细菌和真菌群落对中国不同类型草原 SMF 的贡献时,选择了土壤有机碳、可溶性有机碳、氮矿化速率、全氮、全磷速效磷和磷酸酶表征 SMF,主要使用均值法作为量化方法。虽然这些研究拓宽了我们对于 SMF 维持机制的认识,但研究之间量化体系及量化方法的差异降低了不同研究之间的可比性,难以形成对 SMF 研究的一致认识。因此,未来如何从生态学角度出发规整一套客观、公认、可操作性的指标体系是进行 SMF 研究亟待解决的问题。

SMF 在空间尺度上的转换机制。当下有关 SMF 的研究,多在不同尺度进行,因此研究结果的可比性较低。比如,在高寒草甸的研究表明该地区的 SMF 主要与细菌群落相关,与真菌并无联系^[68]。但跨草原类型的尺度研究表明真菌对于 SMF 的贡献强于细菌^[63]。这可能是因为局地尺度,气候、植被类型和土壤的差异较小,而区域尺度的研究涵盖了不同的草原类型、气候、植被和土壤等,这些环境因素可能会调控土壤微生物和 SMF 之间的关系,使生态系统功能的关键驱动因素及维持机制在空间尺度上发生改变。因此,未来应在多尺度上分析全球变化等对 SMF 的影响机制,以全面评估全球变化在不同尺度下对 SMF 的影响程度。

加强不同类型草原生态系统 SMF 研究。草原作为陆地生态系统重要的碳汇,分布广泛且类型多样,比如有草甸草原、典型草原、荒漠草原和高寒草甸等。但当下对不同草原等自然生态系统 SMF 的驱动机制理解相对较少。气候和土壤等条件可能会调节局地生态系统功能对气候的响应程度^[124],这说明不同草原类型 SMF 对气候变化的响应程度及驱动机制可能存在差异。再次,不同类型草原的 SMF 研究受关注程度并不一样,比如荒漠草原作为

荒漠到草原的生态过渡带^[125],目前有关 SMF 的研究较少。因此,未来加强不同类型草原 SMF 的研究,对全面理解全球变化对草原 SMF 的影响和维系草原生态系统稳定性均具有重要意义。

全球变化因子的交互作用对 SMF 的影响。全球变化往往是同时发生的,虽然单因子或者双因子实验探究了某些全球变化对 SMF 的影响,但对于准确评估全球变化对 SMF 的影响仍存在挑战,当下研究可能会低估全球变化对 SMF 的真实影响。目前,国内外学者愈发关注多种全球气候变化对生态系统功能的影响,deGee 等^[110]指出全球变化交互作用对 SMF 的影响及其开展有关研究的必要性。近期研究也指出了全球变化因子交互作用对生态系统功能具有更复杂和深远的影响。如, Rillig 等^[126]通过整合分析发现全球气候变化数量因子的增加会削减 SMF 及其服务。此外, Yang 等^[127]的控制实验还表明随着全球变化因子数量的增加,土壤微生物多样性对 SMF 的积极贡献降低。考虑到全球变化因子的多发性和同步性,未来研究应考虑更多的全球变化因子变化(如人为干扰叠加气候变化)对 SMF 的影响进行实验设计^[128],以提高研究的准确性。

地上生态系统功能与 SMF 的关系。植物和微生物在维持生态系统多功能发挥着重要的作用,大量研究表明了植物和土壤微生物对维持地上生产力稳定性以及 SMF 的作用^[51, 129-131]。考虑到植物群落生产力对植物群落产生直接影响, SMF 可能首先依赖土壤微生物的作用。所以,建立植物-土壤微生物-地上植被功能-SMF 关系的理论框架,明确植物和微生物对不同层面功能的具体贡献以及地上-地下功能的互馈机制应是未来开展相关研究的重要内容,这对维持整个生态系统的功能具有重要意义。

植物在不同组织层次和根系功能性状对 SMF 的驱动机制。植物在个体、种群和群落水平对 SMF 产生的影响是不同的。在个体水平,某些植物的根系功能性状可以对土壤的养分循环产生深远影响,进而驱动 SMF^[19]。但是,在群落水平,植物群落对 SMF 的作用可能受到物种组成、物种多样性(均匀度和丰富度)等的影响。比如,根系发达的植物为优势种的群落相对于根系不发达的物种为优势种的群落可能对驱动 SMF 具有更多的贡献。因此,在

群落水平研究时,将根的功能性状纳入分析对全面理解植物对 SMF 的影响、比较植物和微生物对 SMF 的相对贡献都十分有必要。

微生物稀有种群和多营养级联动对 SMF 的影响。现在对 SMF 的研究以植物或优势微生物为主,这是因为微生物群落通常功能冗余,优势微生物群落对 SMF 的贡献较大。这可能会忽略微生物稀有种群、植物和微生物之间的联系及其他营养级对 SMF 影响的重要性。近期研究表明,稀有真菌对于 SMF 有一定比例的贡献,这可能是因为稀有菌群在胁迫环境下可以发挥独特的作用^[64]。其次,土壤动物对于维持 SMF 具有重要的贡献,土壤动物可以通过自身的直接作用和通过微生物的间接作用驱动 SMF^[77-78],但当下很少有研究分析胁迫环境下稀有微生物种群对 SMF 的作用或从食物网的角度分析多营养级联动对 SMF 的影响。这说明未来研究应进一步考虑在全球变化背景下稀有种群和更多营养级的级联效应对 SMF 的影响,完善对 SMF 维持机制的理解。

参考文献:

- [1] Wall D H, Nielsen U N, Six J. Soil biodiversity and human health[J]. *Nature*, 2015, 528(7580): 69–76.
- [2] Karlen D L, Ditzler C A, Andrews S S. Soil quality: why and how? [J]. *Geoderma*, 2003, 114: 145–156.
- [3] Brussaard L. Biodiversity and ecosystem functioning in soil [J]. *Ambio*, 1997, 26(8): 563–570.
- [4] Bennett J A, Klironomos J. Mechanisms of plant-soil feedback: interactions among biotic and abiotic drivers [J]. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 91–96.
- [5] Xi N, Adler P B, Chen D, et al. Relationships between plant-soil feedbacks and functional traits [J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(9): 3411–3423.
- [6] Bouma J, Mc Bratney A. Framing soils as an actor when dealing with wicked environmental problems [J]. *Geoderma*, 2013, 200: 130–139.
- [7] Hartemink A E, Mc Bratney A. A soil science renaissance [J]. *Geoderma*, 2008, 148: 123–129.
- [8] Creamer R E, Barel J M, Bongiorno G, et al. The life of soils: Integrating the who and how of multifunctionality [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 166: 108561.
- [9] Manning P, van der Plas F, Jonathan S, et al. Redefining ecosystem multifunctionality [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(3): 427–436.
- [10] Lefcheck J S, Byrnes J E K, Isbell F, et al. Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats [J]. *Nature Communications*, 2015, 6(1): 1–7.
- [11] Zhang J Z, Li T T, Jia J Y, et al. Bacterial taxa and fungal diversity are the key factors determining soil multifunctionality in different cropping systems [J]. *Land Degradation & Development*, 2021, 32: 5012–5022.
- [12] Sanderson M A, Skinner R H, Barker D J, et al. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems [J]. *Crop Science*, 2004, 44(4): 1132–1144.
- [13] Hector A, Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality [J]. *Nature*, 2007, 448(7150): 188–190.
- [14] Haygarth P M, Ritz K. The future of soils and land use in the UK: soil systems for the provision of land-based ecosystem services [J]. *Land Use Policy*, 2009, 26: 187–197.
- [15] Schulte R P O, Creamer R E, Donnellan T, et al. Functional land management: a framework for managing soil-based ecosystem services for the sustainable intensification of agriculture [J]. *Environmental Science & Policy*, 2014, 38: 45–58.
- [16] Hu W, Ran J, Dong L, et al. Aridity-driven shift in biodiversity-soil multifunctionality relationships [J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 1–15.
- [17] Bai Y, Cotrufo M F. Grassland soil carbon sequestration: current understanding, challenges, and solutions [J]. *Science*, 2022, 377(6606): 603–608.
- [18] Liu Y R, Delgado-Baquerizo M, Trivedi P, et al. Identity of biocrust species and microbial communities drive the response of soil multifunctionality to simulated global change [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 107: 208–217.
- [19] Fry E L, Savage J, Hall A L, et al. Soil multifunctionality and drought resistance are determined by plant structural traits in restoring grassland [J]. *Ecology*, 2018, 99(10): 2260–2271.
- [20] Valencia E, Gross N, Quero J L, et al. Cascading effects from plants to soil microorganisms explain how plant species richness and simulated climate change affect soil multifunctionality [J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(12): 5642–5654.
- [21] Guo Y, Xu T, Cheng J, et al. Above- and belowground biodiversity drives soil multifunctionality along a long-term grassland restoration chronosequence [J]. *Science of The Total Environment*, 2021, 772: 145010.
- [22] Mausel P W. Soil quality in Illinois: an example of a soils geography resource analysis [J]. *The Professional Geographer*, 1971, 23(2): 127–136.
- [23] Doran J W, Parkin T B. Defining and assessing soil quality [J]. *Environmental Science*, 1994, 35: 1–21.
- [24] Andrews S S, Karlen D L, Cambardella C A. The soil management assessment framework [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68(6): 1945–1962.
- [25] Bünemann E K, Bongiorno G, Bai Z, et al. Soil quality: a critical review [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 120: 105–125.
- [26] 李奕赞, 张江周, 贾吉玉, 等. 农田土壤生态系统多功能性研

- 究进展[J].土壤学报,59(5):1187–1195.
- [27] Wen Z, Zheng H, Zhao H, et al. Land-use intensity indirectly affects soil multifunctionality via a cascade effect of plant diversity on soil bacterial diversity[J]. Global Ecology and Conservation, 2020, 23: e01061.
- [28] Wang H, Bu L, Tian J, et al. Particular microbial clades rather than total microbial diversity best predict the vertical profile variation in soil multifunctionality in desert ecosystems[J]. Land Degradation & Development, 2021, 32(6): 2157–2168.
- [29] Su Y G, Liu J, Zhang Y M, et al. More drought leads to a greater significance of biocrusts to soil multifunctionality[J]. Functional Ecology, 2021, 35: 989–1000.
- [30] Dooley A, Isbell F, Kirwan L, et al. Testing the effects of diversity on ecosystem multi-functionality using a multivariate model[J]. Ecology Letters, 2015, 18: 1242–1251.
- [31] Maestre F T, Delgado-Baquerizo M, Jeffries T C, et al. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2015, 112(51): 15684–15689.
- [32] Byrnes J E K, Gamfeldt L, Isbell F, et al. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2014, 5(2): 111–124.
- [33] 徐炜, 井新, 马志远, 等. 生态系统多功能性的测度方法[J]. 生物多样性, 2016, 24(1): 72–84.
- [34] Li J W, Liu Y L, Hai X Y, et al. Dynamics of soil microbial C:N:P stoichiometry and its driving mechanisms following natural vegetation restoration after farmland abandonment[J]. Science of Total Environment, 2019, 693: 133613.
- [35] Maestre F T, Quero J L, Gotelli N J, et al. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands[J]. Science, 2012, 335: 214–218.
- [36] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems[J]. Nature Communications, 2016, 7(1): 1–8.
- [37] Jing X, Sanders N J, Shi Y, et al. The links between ecosystem multifunctionality and above-and belowground biodiversity are mediated by climate[J]. Nature Communications, 2015, 6(Sep).
- [38] Orwin K H, Buckland S M, Johnson D, et al. Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland[J]. Journal of Ecology, 2010, 98(5): 1074–1083.
- [39] Dijkstra F A, Carrillo Y, Pendall E, et al. Rhizosphere priming: a nutrient perspective[J]. Frontiers in Microbiology, 2013, 4: 216.
- [40] Baets S D, Poesen J, Knapen A, et al. Impact of root architecture on the erosion-reducing potential of roots during concentrated flow[J]. Earth Surface Processes and Landforms, 2007, 32(9): 1323–1345.
- [41] Stokes A, Atger C, Bengough A G, et al. Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides[J]. Plant and Soil, 2009, 324(1): 1–30.
- [42] Kuzyakov Y. Priming effects: interactions between living and dead organic matter[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(9): 1363–1371.
- [43] Graf F, Frei M. Soil aggregate stability related to soil density, root length, and mycorrhiza using site-specific *Alnus incana* and *Melanogaster variegatus* s.l. [J]. Ecological Engineering, 2013, 57: 314–323.
- [44] Eisenhauer N, Lanoue A, Strecker T, et al. Root biomass and exudates link plant diversity with soil bacterial and fungal biomass[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 1–8.
- [45] Yan Y, Zhang Q, Buyantuev A, et al. Plant functional β diversity is an important mediator of effects of aridity on soil multifunctionality[J]. Science of the Total Environment, 2020, 726: 138529.
- [46] Hautier Y, Isbell F, Borer E T, et al. Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality[J]. Nature Ecology & Evolution, 2018, 2(1): 50–56.
- [47] Kardol P, Cregger M A, Campy C E, et al. Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects[J]. Ecology, 2010, 91(3): 767–781.
- [48] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity[J]. Nature, 2012, 486(7401): 59–67.
- [49] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by Phylotype diversity within soil fungal functional biodiversity in grassland ecosystems[J]. Nature, 1996, 379(6567): 718–720.
- [50] Inkotte J, Bomfim B, da Silva S C, et al. Linking soil biodiversity and ecosystem function in a Neotropical savanna[J]. Applied Soil Ecology, 2022, 169: 104209.
- [51] Liu S, Garcia-Palacios P, Tedersoo L, et al. Phylotype diversity within soil fungal functional groups drives ecosystem stability[J]. Nature Ecology & Evolution, 2022: 1–10.
- [52] Fanin N, Moorhead D, Bertrand I. Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient[J]. Biogeochemistry, 2016, 129(1): 21–36.
- [53] Garcia-Palacios P, Maestre F T, Kattge J, et al. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes[J]. Ecology letters, 2013, 16(8): 1045–1053.
- [54] Delgado-Baquerizo M, Eldridge D J, Ochoa V, et al. Soil microbial communities drive the resistance of ecosystem multifunctionality to global change in drylands across the globe[J]. Ecology Letters, 2017, 20(10): 1295–1305.
- [55] Wagg C, Bender S F, Widmer F, et al. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2014,

- 111(14):5266–5270.
- [56] Falkowski P G, Fenchel T, Delong E F. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles[J]. *Science*, 2008, 320 (5879): 1034–1039.
- [57] Fierer N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15(10): 579–590.
- [58] Philippot L, Spor A, Hénault C, et al. Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7 (8): 1609–1619.
- [59] Wang J, Wang X, Liu G, et al. Bacterial richness is negatively related to potential soil multifunctionality in a degraded alpine meadow[J]. *Ecological Indicators*, 2021, 121: 106996.
- [60] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments[J]. *Nature*, 2011, 412: 72–76.
- [61] Hooper D U, Chapin F S III, Ewel J J, et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning, a consensus of current knowledge[J]. *Ecological Monographs*, 2005, 75: 3–35.
- [62] Delgado-Baquerizo M, Trivedi P, Trivedi C, et al. Microbial richness and composition independently drive soil multifunctionality[J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(12): 2330–2343.
- [63] Ma L, Zhang C, Xu X, et al. Different facets of bacterial and fungal communities drive soil multifunctionality in grasslands spanning a 3,500 km transect[J]. *Functional Ecology*, 2017, 36(12): 3120–3133.
- [64] Li Z, Liu X, Zhang M, et al. Plant diversity and fungal richness regulate the changes in soil multifunctionality in a semi-arid grassland[J]. *Biology*, 2022, 11(6): 870.
- [65] Clemmensen K E, Bahr A, Ovaskainen O, et al. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest[J]. *Science*, 2013, 339(6127): 1615–1618.
- [66] Clemmensen K E, Finlay R D, Dahlberg A, et al. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1525–1536.
- [67] Li J, Delgado-Baquerizo M, Wang J T, et al. Fungal richness contributes to multifunctionality in boreal forest soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 136: 107526.
- [68] Xu H, Yu M, Cheng X. Abundant fungal and rare bacterial taxa jointly reveal soil nutrient cycling and multifunctionality in uneven-aged mixed plantations[J]. *Ecological Indicators*, 2021, 129: 107932.
- [69] Mahmoudi N, Caeiro M F, Mahdhi M, et al. Arbuscular mycorrhizal traits are good indicators of soil multifunctionality in drylands[J]. *Geoderma*, 2021, 397: 115099.
- [70] Qiao Y, Bai Y, She W, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi out-compete fine roots in determining soil multifunctionality and microbial diversity in a desert ecosystem[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 171: 104323.
- [71] Zhang Z, Lu Y, Wei G, et al. Rare species-driven diversity-ecosystem multifunctionality relationships are promoted by stochastic community assembly[J]. *mBio*, 2022: e0044922.
- [72] Xiong C, He J Z, Singh B K, et al. Rare taxa maintain the stability of crop mycobiomes and ecosystem functions[J]. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(4): 1907–1924.
- [73] Elshahed M S, Youssef N H, Spain A M, et al. Novelty and uniqueness patterns of rare members of the soil biosphere[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74 (17): 5422–5428.
- [74] Wu Y, Chen D, Saleem M, et al. Rare soil microbial taxa regulate the negative effects of land degradation drivers on soil organic matter decomposition[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2021, 58(8): 1658–1669.
- [75] Jousset A, Bienhold C, Chatzinotas A, et al. Where less may be more: how the rare biosphere pulls ecosystems strings[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(4): 853–862.
- [76] Van Den Hoogen J, Geisen S, Routh D, et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale[J]. *Nature*, 2019, 572(7768): 194–198.
- [77] Yeates G W. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, 37: 199–210.
- [78] Zhang C, Wang J, Ren Z, et al. Root traits mediate functional guilds of soil nematodes in an ex-arable field[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: 108038.
- [79] Gibelin A L, Déqué M. Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model[J]. *Climate Dynamics*, 2003, 20(4): 327–339.
- [80] Huntington T G. Evidence for intensification of the global water cycle: Review and synthesis[J]. *Journal of Hydrology*, 2006, 319(1): 83–95.
- [81] Meron E, Gilad E, Von Hardenberg J, et al. Vegetation patterns along a rainfall gradient[J]. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2004, 19(2): 367–376.
- [82] Durán J, Delgado-Baquerizo M, Dougill A J, et al. Temperature and aridity regulate spatial variability of soil multifunctionality in drylands across the globe[J]. *Ecology*, 2018, 99(5): 1184–1193.
- [83] Singh A K, Rai A, Banyal R, et al. Plant community regulates soil multifunctionality in a tropical dry forest[J]. *Ecological Indicators*, 2018, 95: 953–963.
- [84] De Vries F T, Shade A. Controls on soil microbial community stability under climate change[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 265.
- [85] Kaisermann A, De Vries F T, Griffiths R I, et al. Legacy effects of drought on plant-soil feedbacks and plant-plant interactions[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(4): 1413–1424.
- [86] Rousk J, Smith A R, Jones D L. Investigating the long-term legacy of drought and warming on the soil microbial community across five European shrubland ecosystems[J]. *Global Change*

- Biology, 2013, 19(12): 3872–3884.
- [87] Dacal M, Garcia-Palacios P, Asensio S, et al. Climate change legacies contrastingly affect the resistance and resilience of soil microbial communities and multifunctionality to extreme drought[J]. Functional Ecology, 2022, 36: 908–920.
- [88] Steinauer K, Tilman D, Wragg P D, et al. Plant diversity effects on soil microbial functions and enzymes are stronger than warming in a grassland experiment[J]. Ecology, 2015, 96(1): 99–112.
- [89] Schrama M, Bardgett R D. Grassland invasibility varies with drought effects on soil functioning [J]. Journal of Ecology, 2016, 104(5): 1250–1258.
- [90] Toberman H, Evans C D, Freeman C, et al. Summer drought effects upon soil and litter extracellular phenol oxidase activity and soluble carbon release in an upland Calluna heathland[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(6): 1519–1532.
- [91] Lozano Y M, Aguilar-Trigueros C A, Onandia G, et al. Effects of microplastics and drought on soil ecosystem functions and multifunctionality [J]. Journal of Applied Ecology, 2021, 58: 988–996.
- [92] Vadez V. Root hydraulics: the forgotten side of roots in drought adaptation[J]. Field Crops Research, 2014, 165: 15–24.
- [93] Fowler D, Coyle M, Skiba U, et al. The global nitrogen cycle in the twenty-first century [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 368 (1621): 20130164.
- [94] Galloway J N, Townsend A R, Erismann J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions[J]. Science, 2008, 320: 889–892.
- [95] Steffen W, Richardson K, Rockström J, et al. Planetary boundaries: guiding human development on a changing planet[J]. Science, 2015, 347(6223): 1259855.
- [96] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. Ecology Letters, 2007, 10: 1135–1142.
- [97] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, et al. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences[J]. Ecological Applications, 1997, 7: 737–750.
- [98] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34: 1309–1315.
- [99] Wei C, Yu Q, Bai E, et al. Nitrogen deposition weakens plant-microbe interactions in grassland ecosystems [J]. Global Change Biology, 2013, 19(12): 3688–3697.
- [100] Liu X, Lamb E G, Zhang S. Nitrogen addition impacts on soil microbial stoichiometry are driven by changes in plant resource stoichiometry not by the composition of main microbial groups in an alpine meadow[J]. Biology and Fertility of Soils, 2020, 56(2): 261–271.
- [101] Yuan Z, Ali A, Ruiz-Benito P, et al. Above- and below-ground biodiversity jointly regulate temperate forest multifunctionality along a local-scale environmental gradient[J]. Journal of Ecology, 2020, 108(5): 2012–2024.
- [102] Xu Z, Li M H, Zimmermann N E, et al. Plant functional diversity modulates global environmental change effects on grassland productivity[J]. Journal of Ecology, 2018, 106(5): 1941–1951.
- [103] Yuan X, Niu D, Gherardi L A, et al. Linkages of stoichiometric imbalances to soil microbial respiration with increasing nitrogen addition: evidence from a long-term grassland experiment [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 138: 107580.
- [104] Liu X, Shi X, Zhang S. Soil abiotic properties and plant functional diversity co-regulate the impacts of nitrogen addition on ecosystem multifunctionality in an alpine meadow [J]. Science of the Total Environment, 2021, 780: 146476.
- [105] Bell C, Carrillo Y, Boot C M, et al. Rhizosphere stoichiometry: are C:N:P ratios of plants, soils, and enzymes conserved at the plant species-level? [J]. New Phytologist, 2014, 201(2): 505–517.
- [106] Liu W, Liu L, Yang X, et al. Long-term nitrogen input alters plant and soil bacterial, but not fungal beta diversity in a semi-arid grassland[J]. Global Change Biology, 2021, 27(16): 3939–3950.
- [107] Bai Y, Wu J, Clark C M, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia grasslands [J]. Global Change Biology, 2010, 16: 358–372.
- [108] Liu X, Zhang S. Nitrogen addition shapes soil enzyme activity patterns by changing pH rather than the composition of the plant and microbial communities in an alpine meadow soil [J]. Plant and Soil, 2019, 440: 11–24.
- [109] Cui H Y, Sun W, Delgado-Baquerizo M, et al. Phosphorus addition regulates the responses of soil multifunctionality to nitrogen over-fertilization in a temperate grassland [J]. Plant and Soil, 2022, 473: 73–87.
- [110] de Gea A B, Hautier Y, Geisen S. Interactive effects of global change drivers as determinants of the link between soil biodiversity and ecosystem functioning [J]. Global Change Biology, 2023, 29(2): 296–307.
- [111] Crain C M, Kroeker K, Halpern B S. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems [J]. Ecology Letters, 2008, 11(12): 1304–1315.
- [112] Shovon T A, Rozendaal D M A, Gagnon D, et al. Plant communities on nitrogen-rich soil are less sensitive to soil moisture than plant communities on nitrogen-poor soil [J]. Journal of Ecology, 2020, 108(1): 133–144.
- [113] Klaus V H, Kleinebecker T, Busch V, et al. Land use intensity, rather than plant species richness, affects the leaching risk of multiple nutrients from permanent grasslands [J]. Global Change Biology, 2018, 24(7): 2828–2840.

- [114] Ren H, Eviner V T, Gui W, et al. Livestock grazing regulates ecosystem multifunctionality in semi arid grassland [J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(12): 2790–2800.
- [115] Newbold T, Hudson L N, Contu S, et al. Widespread winners and narrow-ranged losers: land use homogenizes biodiversity in local assemblages worldwide [J]. *PLoS Biology*, 2018, 16(12): e2006841.
- [116] Ding L, Wang P. Afforestation suppresses soil nitrogen availability and soil multifunctionality on a subtropical grassland [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 761: 143663.
- [117] Chen K, Zhou H, Lu B, et al. Single-species artificial grasslands decrease soil multifunctionality in a temperate steppe on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Agronomy*, 2021, 11(11): 2092.
- [118] Liu Q, Zhang Q, Jarvie S, et al. Ecosystem restoration through aerial seeding: interacting plant-soil microbiome effects on soil multifunctionality [J]. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(18): 5334–5347.
- [119] Jackson R B, Caldwell M M. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics [J]. *Ecology*, 1993, 74: 612–614.
- [120] Farley R A, Fitter A H. Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland [J]. *Journal of Ecology*, 1999, 87: 688–696.
- [121] Zuo X A, Zhao X Y, Zhao H L, et al. Spatial pattern and heterogeneity of soil organic carbon and nitrogen in sand dunes related to vegetation change and geomorphic position in Horqin Sandy Land, Northern China [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2010, 164: 29–42.
- [122] Zheng Q, Hu Y, Zhang S, et al. Soil multifunctionality is affected by the soil environment and by microbial community composition and diversity [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 136: 107521.
- [123] Ding J, Eldridge D J. Climate and plants regulate the spatial variation in soil multifunctionality across a climatic gradient [J]. *Catena*, 2021, 201: 105233.
- [124] Gilbert B, Macdougall A S, Kadoya T, et al. Climate and local environment structure asynchrony and the stability of primary production in grasslands [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29: 1177–1188.
- [125] 宋兆斌, 辛智鸣, 朱雅娟. 内蒙古荒漠-草原过渡带灌木群落特征 [J]. *中国沙漠*, 2022, 42(2): 104–112.
- [126] Rillig M C, van der Heijden M G A, Berdugo M, et al. Increasing the number of stressors reduces soil ecosystem services worldwide [J]. *Nature Climate Change*, 2023, 13(5): 478–483.
- [127] Yang G, Ryo M, Roy J, et al. Multiple anthropogenic pressures eliminate the effects of soil microbial diversity on ecosystem functions in experimental microcosms [J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 4260.
- [128] Zhou X, Gu X, Smaill S J. Rethinking experiments that explore multiple global change factors [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2023, 38(5): 399–401.
- [129] Hong P, Schmid B, Laender De F, et al. Biodiversity promotes ecosystem functioning despite environmental change [J]. *Ecology Letters*, 2022, 25: 555–569.
- [130] Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, et al. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning [J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 4841.
- [131] Eisenhauer N, Hines J, Isbell F, et al. Plant diversity maintains multiple soil functions in future environments [J]. *Elife*, 2018, 7: e41228.

Variation and influencing mechanism of soil multifunctionality in grassland ecosystem

Song Zhaobin^{1,2}, Yue Ping¹, Li Xiangyun^{1,2}, Hu Ya¹, Qiao Jingjuan^{1,2}, Zuo Xiaolan¹

(1. *Urat Desert-grassland Research Station / Gansu Province Key Laboratory of Stress Physiology and Ecology in Cold and Arid Region, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China*; 2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: Grassland is a crucial part of terrestrial ecosystem and plays an important role in maintaining regional ecological security. Soil multifunctionality (SMF) is a comprehensive index to measure the provided soil multiple functions, which has imperative significance for assessing grassland ecosystem function and regional sustainable development. However, the current SMF studies are still in the initial stage, and the objects in studies are mostly farmland ecosystems, while there are relatively few studies on grassland and other natural ecosystems. In addition, there is few ecologists to elucidate the relationship among SMF of grassland ecosystems, plant and soil microorganisms, as well as the effect of global change on SMF in grassland ecosystems. Therefore, this paper discusses the study progress of SMF from five aspects: the concept of SMF, quantitative indicators and methods, the relationship among plants and soil microorganisms and SMF, the impact of global changes on SMF and the spatial variability of SMF, and reviews the change and mechanisms of SMF in grassland ecosystems. Based on the existing problems in the existing studies, the following topics should be focused on: (1) Unified SMF quantitative methods; (2) The transformation mechanism of SMF at different spatial scales; (3) SMF driving mechanism of different grassland ecosystems; (4) Impacts of global changes such as precipitation increase, climate warming and nitrogen deposition, and land use change on SMF; (5) The relationships and interactions between above-ground ecological functions and SMF; (6) Effects of root functional traits on SMF and contributions of plants to SMF at different scale levels; (7) The contribution of rare species of microorganisms and plant-soil animal-soil microbial multitrophic linkage on SMF.

Key words: grassland ecosystem; global change; soil multifunctionality; soil quality