

DOI: 10.11766/trxb202505230236

CSTR: 32215.14.trxb202505230236

杨壹, 李燕, 孙继斌, 邱开阳, 王国会, 郑翔, 海旭莹, 薛斌, 郭艳菊, 马玉龙, 谢应忠. 荒漠草原土壤微生物多样性及其与环境因子对地上生物量的影响[J]. 土壤学报, 2026,

YANG Yi, LI Yan, SUN Jibin, QIU Kaiyang, WANG Guohui, ZHENG Xiang, HAI Xuying, XUE Bin, GUO Yanju, MA Yulong, XIE Yingzhong. Effects of Soil Microbial Diversity and Environmental Factors on Aboveground Biomass in Desert Steppe[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

荒漠草原土壤微生物多样性及其与环境因子对地上生物量的影响*

杨壹^{1,2,3}, 李燕⁴, 孙继斌⁵, 邱开阳^{1,3†}, 王国会^{1,3}, 郑翔^{1,3},
海旭莹^{1,3}, 薛斌^{1,6}, 郭艳菊^{1,3}, 马玉龙^{1,3}, 谢应忠^{1,3}

(1. 宁夏大学林业与草业学院, 银川 750021; 2. 宁夏回族自治区农业宣传教育展览中心, 银川 750001; 3. 宁夏草牧业工程技术研究中心, 银川 750021; 4. 银川市林业(园林)有害生物检疫检验站, 银川 750021; 5. 宁夏回族自治区退耕还林与三北工作站, 银川 750001; 6. 宁夏大学生态环境学院, 银川 750021)

摘要: 植物-土壤微生物相互作用是维持草地生态系统功能与稳定性的基础。阐明植物生物量与土壤微生物多样性的关系及其环境响应特征, 对于理解生态系统的维持机制及预测其未来变化趋势至关重要。然而, 当前研究多聚焦于非根际土壤微生物, 整合非根际与根际土壤微生物以解析其对植物生物量的影响及相对重要性的研究仍较为缺乏。以贺兰山东麓荒漠草原为研究对象, 分析不同植物群落非根际土壤及其优势植物根际微生物群落特征, 揭示生物和非生物因子综合作用下土壤微生物对植物地上生物量(AGB)的驱动作用。结果表明: 1) 非根际与根际土壤间微生物 α 多样性无显著差异 ($P > 0.05$), 而 β 多样性具有显著差异 ($P < 0.05$); 所有优势植物根际土壤细菌(除短花针茅 *Stipa breviflora* 外)、真菌绝对丰度均高于其非根际土壤; 随机性过程主导非根际、根际土壤微生物群落组装。2) AGB 与生物因子植物多样性、非根际土壤真菌 Faith 系统发育多样性, 及非生物因子根围土壤 pH 和全氮含量呈显著正相关 ($P < 0.05$), 而与年平均温度、土壤含水量、非根际土壤有效磷含量呈显著负相关 ($P < 0.05$)。3) 植物多样性是解释 AGB 变异的最主要因子, 其解释方差占比 41.5%, 土壤理化性质则次之。4) 与根际微生物相比, 非根际土壤微生物多样性是连接环境因子与 AGB 的关键中介, 气候因子和土壤理化性质对 AGB 的影响主要通过该中介路径间接产生。综上, 植物和非根际土壤微生物多样性是维持荒漠草原生态系统 AGB 的关键生物调节因子, 而它们的作用又受到气候因子和土壤理化性质的调控。

关键词: 非根际土壤微生物; 根际微生物; 植物生物量; 微生物多样性; 群落组装; 荒漠草原

中图分类号: S812.2

文献标志码: A

Effects of Soil Microbial Diversity and Environmental Factors on Aboveground Biomass

* 国家自然科学基金项目(42001095)、宁夏青年拔尖人才培养项目(宁人社函〔2024〕236号)和宁夏青年科技托举人才培养项目(宁科协发组字〔2025〕2号)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 42001095), the Ningxia Young Top-Notch Talent Cultivation Program (Document No. 236 [2024] of Ningxia Human Resources and Social Security Department), and the Ningxia Young Elite Scientists Sponsorship Program (Document No. 2 [2025] of Ningxia Association for Science and Technology)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: kaiyangqiu@nxu.edu.cn

作者简介: 杨壹(1995—), 女, 浙江诸暨人, 博士研究生, 高级农艺师, 主要从事退化生态系统多功能性的微生物驱动机制研究。
E-mail: yy950602@163.com

收稿日期: 2025-05-24; 收到修改稿日期: 2025-09-08; 网络首发日期(www.cnki.net):

in Desert Steppe

YANG Yi^{1,2,3}, LI Yan⁴, SUN Jibin⁵, QIU Kaiyang^{1,3†}, WANG Guohui^{1,3}, ZHENG Xiang^{1,3}, HAI Xuying^{1,3}, XUE Bin^{1,6}, GUO Yanju^{1,3}, MA Yulong^{1,3}, XIE Yingzhong^{1,3}

(1. School of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. Ningxia Hui Autonomous Region Agricultural Publicity and Education Exhibition Center, Yinchuan 750001, China; 3. Ningxia Grassland and Animal Husbandry Engineering Technology Research Center, Yinchuan 750021, China; 4. Yinchuan Forestry Pest Quarantine and Inspection Station, Yinchuan 750021, China; 5. Ningxia Hui Autonomous Region Grain for Green and Three North Work Station, Yinchuan 750001, China; 6. School of Ecology and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: 【Objective】 Plant-soil microbe interactions are the cornerstone of grassland ecosystem function and stability. Elucidating the relationship between plant biomass and soil microbial diversity, along with its environmental dependencies, is essential for understanding ecosystem maintenance mechanisms and predicting future dynamics. However, most studies focus primarily on bulk soil microbes, while integrated investigations examining the effects and relative contributions of both bulk and rhizosphere soil microbes on plant biomass remain scarce. Therefore, this study aimed to elucidate the effects of soil microbes on aboveground biomass (AGB) under the combined influence of biotic and abiotic factors. 【Method】 This study was conducted in the desert steppe on the eastern foothills of the Helan Mountains. The characteristics of soil microbial communities in both bulk soil and the rhizosphere soil of dominant plants across different plant communities were analyzed. The effects of soil microbes on aboveground biomass (AGB) under the combined influence of biotic and abiotic factors were elucidated. 【Result】 The results revealed that: 1) No significant difference was observed in microbial alpha diversity between bulk and rhizosphere soils ($P > 0.05$), whereas beta diversity showed significant differences ($P < 0.05$). The absolute abundance of both bacteria and fungi in the rhizosphere soil of all dominant plants was higher than that in the corresponding bulk soil, except for bacterial abundance in the rhizosphere of *Stipa breviflora*. Stochastic processes dominated the microbial community assembly in both bulk and rhizosphere soils. 2) AGB was significantly positively correlated with the biotic factors of plant diversity and Faith's phylogenetic diversity of fungi in bulk soil, as well as the abiotic factors of ectorhizosphere soil pH and total nitrogen content ($P < 0.05$). Conversely, it was significantly negatively correlated with mean annual temperature, soil moisture content, and available phosphorus in bulk soil ($P < 0.05$). 3) Plant diversity was the primary factor explaining the variation in AGB, accounting for 41.5% of the explained variance, followed by soil physicochemical properties. 4) In contrast to rhizosphere microbes, bulk soil microbial diversity acted as the key mediator linking environmental factors to AGB. The effects of climatic and soil physicochemical factors on AGB were primarily indirect, transmitted through this mediating pathway. 【Conclusion】 In conclusion, the diversity of plant and bulk soil microbiomes is a key biological regulator in maintaining plant AGB of the desert steppe ecosystem, a role that is modulated by climatic factors and soil physicochemical properties.

Key words: Bulk soil microbiomes; Rhizosphere microbiomes; Plant biomass; Microbial diversity; Community assembly; Desert steppe

土壤微生物多样性与植物生物量关系的研究是理解和预测全球变化与人类干扰双重驱动下草地生态系统稳定性维持机制和服务功能演变的关键^[1]。现有研究虽已揭示植物物种多样性（如通过生态位互补和提升资源利用效率）对植物生物量的促进作用^[2]，但对于土壤微生物多样性的贡献与机制却未得到充分探索，尤其是整合非根际和根际土壤微生物多样性以解析其对植物生物量的相对重要性方面也鲜有报道。作为土壤生态系统中最重要的一部分，土壤微生物数量丰富，通过庞大的生物量基数、多样的功能属性及活跃的代谢特性，在维系地上-地下互作及生态系统环境响应中发挥着不可或缺的“枢纽”作用^[3]。基于生态位分化理论，非根际和根际土壤微生物对植物生物量的影响可能

不同。其中,非根际土壤微生物通常主要参与凋落物分解和土壤有机质矿化等过程,驱动生态系统养分循环,从而影响植物生物量。而根际微生物则通过共生固氮、磷酸盐溶解、病原菌抑制及非生物胁迫响应等机制,调控宿主植物的资源获取和逆境适应能力^[4-5],进而维持植物生物量生产的稳定性。随着全球气候变化不断加剧,土壤微生物在维持植物生物量方面的作用也愈发关键。研究显示,土壤微生物极具环境敏感性,环境变化下微生物群落结构和多样性的改变可能会破坏关键养分循环过程,降低植物养分可利用性,不利于植物生物量的积累^[6]。因此,系统解析土壤中这两类微生物群落结构特征及其影响植物生物量的相对重要性,不仅有助于深化气候变化背景下对地下-地上互作机制的理解,也对构建基于土壤微生物调控的生态系统恢复策略具有重要的科学意义。

我国旱区面积广阔^[7],生态系统脆弱性突出,降水稀少、土壤质地粗糙、养分贫瘠和植被覆盖度低等共同导致植物生产力持续低下。在气候变暖与干旱事件频发的态势下,该类生态系统面临着结构与功能进一步退化的风险。因此,当前亟需系统解析土壤微生物与植物生物量之间的关系及其环境响应特征,这是推动土壤微生物介导的旱区退化生态系统恢复力提升的关键。本研究以贺兰山东麓荒漠草原为研究对象,基于扩增子绝对定量测序技术,对比分析非根际土壤和优势植物根际微生物多样性、物种组成及群落组装特征,旨在探讨:(1)不同位置(非根际和根际)土壤微生物多样性与植物地上生物量的关系;(2)生物和非生物因子影响植物地上生物量的相对重要性;(3)土壤微生物在生物和非生物因子综合作用下对植物地上生物量的驱动作用,以期干旱地区脆弱草地生态恢复和适应性管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于贺兰山东麓洪积扇荒漠草原区(38°39'21"—38°47'20"N, 105°57'54"—106°03'49"E),具有典型大陆性季风气候特征,属温暖干旱草原化荒漠气候带,全年日照充足,干旱少雨,蒸发量大。地貌为山前洪积倾斜平原、低山丘陵,地势坎坷不平,沙砾混杂,地表剥蚀严重。土壤类型为灰钙土、棕钙土,养分贫瘠。植物稀疏,植被覆盖度低,生物量积累少,生长季为5—9月。

1.2 样地设置与植物学调查

于2021年、2022年8月植物生长旺盛时期,在贺兰山典型沟道:苏峪口(SYK)、大水渠(DSQ)、贺兰口(HLK)和插旗口(CQK)荒漠草原区共选取4个以不同植物群落组成为代表的典型样地作为研究对象,在每个样地中随机布设9个间距不小于50 m且海拔、地形相近的灌、草植物嵌套样方,即1个5 m×5 m灌木植物样方内设置1个1 m×1 m草本植物样方。DSQ样地因无灌木生长仅布设草本植物样方,4个样地共设置63个样方,其中灌木植物样方27个,草本植物样方36个,记录每个样方的海拔(Elevation, ELE)和经纬度坐标信息。分别调查嵌套样方内灌、草植物群落组成,测定每种植物的高度、密度、盖度、频度以及灌木冠幅,按照杨壹等^[8]的方法分别计算灌、草植物样方内不同植物物种的重要值,结合植物群落特点确定优势植物用于后续研究(表1)。

1.3 样品采集与气象、地形数据获取

确定灌木植物样方内各个灌木种的标准株,将每一非标准株按比例大小转化为标准株数,并计算出样方内各个灌木种的标准株数。采用“收获法”剪取其具有代表性的标准枝,记录标准枝对标准株的占比,同时齐地刈割草本植物样方内所有植物地上部分,带回实验室分别称取灌木标准枝和草本植物的鲜重,然后置于烘箱中在65℃条件下烘至恒重,称取其干重。利用灌木标准枝干重及其对标准株的占比以及标准株数,计算样方内该种灌木的地上生物量,样方内各个灌木种的地上生物量之和为所有灌木的总生物量,草本植物地上生物量为所有草本植物干重之和(表1)。样方内灌木植物与草本植物地上生物量之和,即为总地上生物量(Aboveground biomass, AGB)。

采用“五点法”和“抖根法”分别采集 0~10 cm 土层的非根际土壤 (Bulk soil, BS)、优势植物的根围土壤 (Ectorrhizosphere soil, ES) 及其根际土壤 (Rhizosphere soil, RS) 样品。其中, BS 采集于远离植物、无根系生长的裸露区域。ES 采集是在每个样方中选取 5 株健康且长势一致的优势植物植株, 挖掘其根系后轻抖, 收集脱离根系但未直接黏附的土壤, 随后用无菌毛刷仔细刷取黏附在细根 (<2 mm) 表面的 RS, ES 与 RS 按与根系的紧密程度分级获取。将同一样方内采集的同类土壤样品均匀混合为一个混合样, 并统一过 2 mm 筛。样品随即分装处理: 用于微生物测序的 BS 和 RS 样品迅速装入 15 mL 无菌离心管中, 置于干冰桶内, 尽快带回实验室于 -80 °C 储存; 剩余的 BS 和全部的 ES 样品则在室内自然风干, 研磨过筛后用于土壤理化性质测定。本次采样共获得 108 个土壤样品。

使用 ArcGIS v10.8.2 提取每个采样点 2000—2021/2022 年度的年平均温度 (Mean annual temperature, MAT)、年平均降水量 (Mean annual precipitation, MAP), 及坡度 (Slope degree, DEG)、坡向 (Slope aspect, ASP)。其中, 气象数据来源于国家青藏高原科学数据中心 (<https://data.tpdc.ac.cn/>) 中国 1 km 分辨率逐月平均气温、逐月降水量数据集。DEG 和 ASP 提取自地理空间数据云 DEM 数据 (<https://www.gscloud.cn/>)。详细信息见表 1。

表 1 研究样地概况

Table 1 Overview of the study site

样地 Site	地理坐标 Geographic coordinates	采样 年份 Sampling year	海拔 ELE/m	坡度 DEG/°	坡向 ASP	年平均 温度 MAT/°C	年平均 降水量 MAP/mm	植物群落 Plant community	科属种数 No. of families, genera, species	地上 生物量 AGB/ (g·m ⁻²)	优势植物 (重要值) Dominant plants (Importance value)
SYK	38°42' 05"N 106°00' 03"E	2021	1350	4.86	南	8.88	198.85	松叶猪毛菜— 短花针茅群丛	8/10/10	149.62± 15.50ab	短花针茅 ^① (0.88)
DSQ	38°39' 23"N 105°58' 03"E	2022	1365	4.09	南、 东南	9.15	206.83	九顶草—狗尾 草群丛	12/17/17	40.62± 3.38c	九顶草 ^② (0.45)
HLK	38°44' 47"N 106°01' 54"E	2022	1430	4.22	东、 东北	8.80	219.90	内蒙野丁香— 碱蒿群丛	9/17/19	155.39± 19.30a	内蒙野丁香 ^③ (0.82)
CQK	38°47' 20"N 106°03' 49"E	2021	1460	4.94	南、 东南	8.53	224.66	狭叶锦鸡儿— 长芒草群丛	8/14/14	104.93± 16.98b	狭叶锦鸡儿 ^④ (1.00)

注: SYK: 苏峪口样地; DSQ: 大水渠样地; HLK: 贺兰口样地; CQK: 插旗口样地。地上生物量以平均值±标准误差表示 ($n = 9$), 同列不同小写字母表示不同样地间在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。Note: SYK: Suyukou site; DSQ: Dashuiqu site; HLK: Helankou site; CQK: Chaqikou site. Aboveground biomass is presented as mean ± SE ($n = 9$). Different lowercase letters within the same column indicate significant differences among sample sites at the $P < 0.05$ level. ① *Stipa breviflora*; ② *Enneapogon desvauxii*; ③ *Leptodermis ordosica*; ④ *Caragana stenophylla*.

1.4 土壤理化性质测定

非根际土壤和优势植物根围土壤含水量 (Soil moisture, SM) 和 pH 分别采用烘干称重法和浸提电极法 (水土比为 2.5:1) 测定; 有机碳 (Soil organic carbon, SOC)、全氮 (Total nitrogen, TN)、全磷 (Total phosphorus, TP) 含量分别采用 K₂Cr₂O₇ 氧化外加热法、全自动半微量凯氏定氮法、NaOH 熔融—钼锑抗比色法测定; 碱解氮 (Alkaline hydrolysis nitrogen, AN)、有效磷 (Available phosphorus, AP) 和速效钾 (Available potassium, AK) 含量分别采用碱解扩散法、NaHCO₃ 浸提—钼锑抗比色法和 NH₄OAc 浸提—火焰光度法测定。

1.5 土壤微生物绝对定量测序和信息学数据处理

使用 FastDNA® SPIN Kit (MP Biomedicals, 美国) 土壤基因组试剂盒提取土壤样品总 DNA, 并检测其完整性、浓度和质量。为实现微生物群落的绝对定量, 在提取的 DNA 中加入 9 种已知拷贝

数的人工合成内标序列 (Synthetic spike-in) [9]。随后, 分别对细菌和真菌特征序列进行 PCR 扩增: 使用引物对 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGG-3') / 907R (5'-CCGTCAATTCMTTTRAGTTT-3') 扩增细菌 16S rRNA 基因的 V4-V5 高变区; 使用引物对 ITS3F (5'-GCATCGATGAAGAACGCAGC-3') / ITS4R (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') 扩增真菌 ITS2 区。扩增产物经回收、纯化、定量和均一化后构建测序文库, 文库经质控合格后于 Illumina NovaSeq 6000 平台进行 2×250 bp 双端测序。使用 QIIME 2™ v2022.8 处理测序原始下机序列, 经过质控、过滤、降噪、拼接及去除嵌合体等步骤, 生成扩增序列变体 (Amplicon sequence variant, ASV)。随后, 基于 spike-in 序列制作标准曲线方程, 计算每个土壤样品中细菌、真菌 ASVs 的绝对丰度 (以每克冻干土壤的拷贝数计), 利用 rrnDB v5.6 数据库校正细菌 16S rRNA 基因拷贝数。最后, 使用 RDP v11.5 和 UNITE v9.0 数据库分别对细菌和真菌 ASVs 进行物种分类注释。

1.6 数据处理

不同样地土壤理化性质、alpha 微生物多样性的差异, 根据数据的正态性和方差齐性检验结果, 采用单因素方差分析或 Kruskal-Wallis 检验进行评估。若检验结果显著 ($P < 0.05$), 则进行多重比较: 参数检验数据根据方差是否齐性分别采用 LSD 法或 Games-Howell 检验, 非参数检验数据则采用 Dunn 法。同一样地土壤各指标的差异, 根据数据特征采用 t 检验或 Wilcoxon 符号秩检验。所有 P 值均经错误发现率校正。基于 Bray-Curtis 距离、平均成对系统发育距离 (Beta Mean Pairwise Distance, β MPD) 矩阵分别量化土壤微生物群落组成、系统发育结构特征, 利用主坐标分析 (Principal Coordinates Analysis, PCoA) 进行可视化, 并采用置换多元方差分析 (Permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA) 检验差异显著性。基于系统发育分箱的零模型分析 (infer Community Assembly Mechanisms by Phylogenetic-bin-based null model analysis, iCAMP) 确定土壤微生物群落组装特征 [10]。参考 Ning 等 [11] 的方法, 计算每对样本之间所有 bin 的 β 净亲缘指数 (beta Net Relatedness Index, β NRI) 和修正的 Raup-Crick 指数 (RC_{bray}), 从群落水平上评估不同生态过程的相对重要性。

采用线性混合效应模型 (Linear Mixed Effects Models, LMM; 样地设置为随机因子) 和 Spearman 相关性分析分别研究植物、土壤微生物多样性与 AGB 的关系, 以及二者与地形、气候、土壤理化因子的关系。随后, 利用层次分割 (Hierarchical Partitioning, HP) 分析评估地形、气候、植物、土壤、土壤微生物在解释 AGB 变异中的相对重要性。在分析前, 为控制多重共线性, 利用主成分分析 (Principal component analysis, PCA) 提取气候、土壤理化性质的前两个主成分, 并计算所有影响因子的方差膨胀因子 (Variance inflation factor, VIF), 剔除强共线性的指标 ($VIF > 5$)。最后, 构建分段结构方程模型 (Piecewise Structural Equation Model, Piecewise-SEM) 系统揭示生物和非生物因子综合作用下土壤微生物对 AGB 的影响。以上分析基于 R 语言 “iCAMP” “psych” “lme4” “lmerTest” “multifunc” “piecewiseSEM” 包实现。

2 结果

2.1 非根际土壤和优势植物根围土壤理化性质

4 个样地非根际土壤及其优势植物根围土壤理化性质如表 2 所示, 8 个指标在不同样地所有土壤样品间均具有显著性差异 ($P < 0.05$)。其中, 除短花针茅 (SYK 样地) 外, 其他优势植物根围土壤 SM 均高于其非根际土壤, 土壤 pH 除内蒙野丁香 (HLK 样地) 外, 均表现为根围土壤低于其非根际土壤。SOC、TP 含量在 SYK、DSQ 样地中表现为非根际土壤高于其优势植物根围土壤, HLK、CQK 样地则相反; 短花针茅、内蒙野丁香和狭叶锦鸡儿 (CQK 样地) 根围土壤 TN 含量高于其非根际土壤。同一样地非根际与根围土壤两两比较发现, 所有样地中优势植物根围土壤 AN 含量均显著高于其非根际土壤 ($P < 0.05$), 短花针茅根围土壤 AP 含量显著高于其非根际土壤 ($P < 0.05$), AK 含

量则显著低于非根际土壤 ($P < 0.05$)，九顶草 (DSQ 样地)、内蒙野丁香和狭叶锦鸡儿根围土壤 AP 含量低于其非根际土壤，九顶草和内蒙野丁香根围土壤 AK 含量则高于其非根际土壤。

表 2 不同样地非根际和优势植物根围土壤理化性质

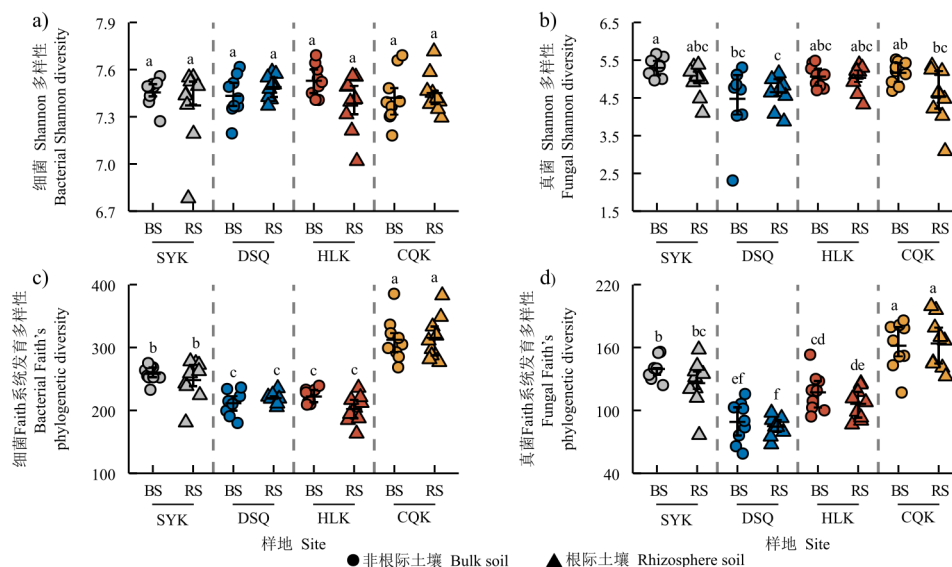
Table 2 Physicochemical properties of bulk soil and dominant plant ectorhizosphere soil across various sampling sites

样地 Site	土壤位置 Soil location	含水量 SM/%	pH	有机碳 SOC/(g·kg ⁻¹)	全氮 TN/(g·kg ⁻¹)	全磷 TP/(g·kg ⁻¹)	碱解氮 AN/(mg·g ⁻¹)	有效磷 AP/(mg·g ⁻¹)	速效钾 AK/(mg·g ⁻¹)
SYK	BS	0.15±0.02c	8.26±0.02a	19.23±0.80a	1.27±0.04b	3.53±0.82a	25.66±0.84c	2.57±0.29cd	289.9±31.2a
	ES	0.13±0.02c	7.83±0.02b***	11.81±0.34b**	1.93±0.0.09a***	3.08±0.59a	38.07±2.01a***	4.75±0.31ab***	190.7±4.8b*
DSQ	BS	2.99±0.05a	7.44±0.09cde	12.70±3.71b	0.91±0.14bc	0.28±0.02c	2.07±0.14d	4.24±0.31ab	110.0±6.8c
	ES	3.05±0.09a	7.23±0.02e	11.35±0.87b	0.64±0.01c	0.27±0.01c	2.57±0.05d**	3.61±0.19bc	110.3±4.8c
HLK	BS	2.83±0.04a	7.37±0.02d	7.12±1.18c	1.12±0.15bc	0.16±0.01d	2.25±0.10d	2.26±0.44cd	55.5±2.3d
	ES	3.05±0.10a	7.66±0.03c***	7.13±0.45c	1.32±0.23abc	0.17±0.01d	2.55±0.10d*	2.14±0.11d	63.5±1.4d*
CQK	BS	0.22±0.03c	7.83±0.04b	11.55±0.78b	1.50±0.12ab	0.45±0.02b	30.07±0.39b	4.59±0.19a	311.3±20.6a
	ES	0.53±0.07b*	7.68±0.05bc	14.37±1.17ab	1.58±0.15ab	0.47±0.02b	34.91±1.242ab**	4.59±0.26ab	277.4±13.6a

注：SYK、DSQ、HLK、CQK 样地优势植物分别为短花针茅、九顶草、内蒙野丁香、狭叶锦鸡儿。BS：非根际土壤；ES：根围土壤。数据以平均值±标准误差表示 ($n = 9$)。同列不同小写字母表示不同样地所有土壤样品间 Welch's ANOVA 或 Kruskal-Wallis 检验在 $P < 0.05$ 水平上的差异显著性；星号表示同一样地不同土壤位置 t 检验或 Wilcoxon 符号秩检验的差异显著性，*、**、***分别表示 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 。Note: The dominant plant species in the SYK, DSQ, HLK, and CQK sites were *S. breviflora*, *E. desvauxii*, *L. ordosica*, and *C. stenophylla*, respectively. BS: bulk soil; ES: ectorhizosphere soil. Data are expressed as mean ± standard error ($n=9$). Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among all soil samples from different sites, as determined by Welch's ANOVA or Kruskal-Wallis tests at $P < 0.05$. Asterisks indicate significant differences between soil locations within the same site, as determined by t-tests or Wilcoxon signed-rank tests: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; and ***, $P < 0.001$.

2.2 非根际和优势植物根际土壤微生物多样性

分别测定了土壤细菌、真菌 Shannon 多样性和 Faith 系统发育多样性 (图 1)。结果显示，4 个样地所有土壤样品仅有细菌 Shannon 多样性差异不显著 ($P > 0.05$; 图 1a)。非根际土壤之间，HLK 样地土壤细菌 Shannon 多样性最高，真菌 Shannon 多样性在 SYK 样地最高且显著高于 DSQ 样地 ($P < 0.05$)。CQK 样地非根际土壤细菌、真菌具有最高的 Faith 系统发育多样性，均显著高于 SYK、DSQ 和 HLK 样地 ($P < 0.05$)。相比于其他优势植物根际土壤，九顶草根际细菌 Shannon 多样性最高，内蒙野丁香根际真菌 Shannon 多样性最高，但与其他优势植物均无显著性差异 ($P > 0.05$)，狭叶锦鸡儿根际细菌、真菌 Faith 系统发育多样性最高，均显著高于其他优势植物 ($P < 0.05$)。同一样地非根际与根际土壤两两比较结果均未呈现显著性差异 ($P > 0.05$)。



注: RS: 根际土壤。不同小写字母表示不同样地所有土壤样品间单因素方差分析或 Kruskal-Wallis 检验在 $P < 0.05$ 水平上的差异显著性。Note: RS: rhizosphere soil. Different lowercase letters indicate significant differences among all soil samples from different sites, as determined by one-way ANOVA or Kruskal-Wallis tests at $P < 0.05$.

图 1 不同样地非根际和优势植物根际土壤细菌和真菌 alpha 多样性

Fig. 1 Alpha diversity of bacteria and fungi in bulk soil and dominant plant rhizosphere soil across various sampling sites

PCoA 分析显示, 前两轴累计解释了细菌 (图 2a)、真菌 (图 2b) 群落组成 34.6%、18.2% 的变异, 同一样地非根际和根际土壤细菌、真菌群落组成均明显分离。PERMANOVA 分析进一步发现, 4 个样地土壤细菌 ($R^2 = 0.44$, $P = 0.001$)、真菌 ($R^2 = 0.32$, $P = 0.001$) 群落组成呈极显著差异。相比之下, PCoA 分析显示, 前两轴累计仅分别解释了细菌 (图 2c)、真菌 (图 2d) 群落系统发育结构 9.1% 和 7.8% 的变异。PERMANOVA 分析显示, 4 个样地土壤细菌 ($R^2 = 0.11$, $P = 0.001$)、真菌 ($R^2 = 0.15$, $P = 0.001$) 群落系统发育结构呈极显著差异。由表 3 可见, 4 个优势植物根际细菌、真菌群落组成均与其非根际土壤呈极显著差异 ($P < 0.01$), 而狭叶锦鸡儿根际细菌群落组成、九顶草根际真菌群落系统发育结构均与其非根际土壤无显著差异 ($P > 0.05$)。

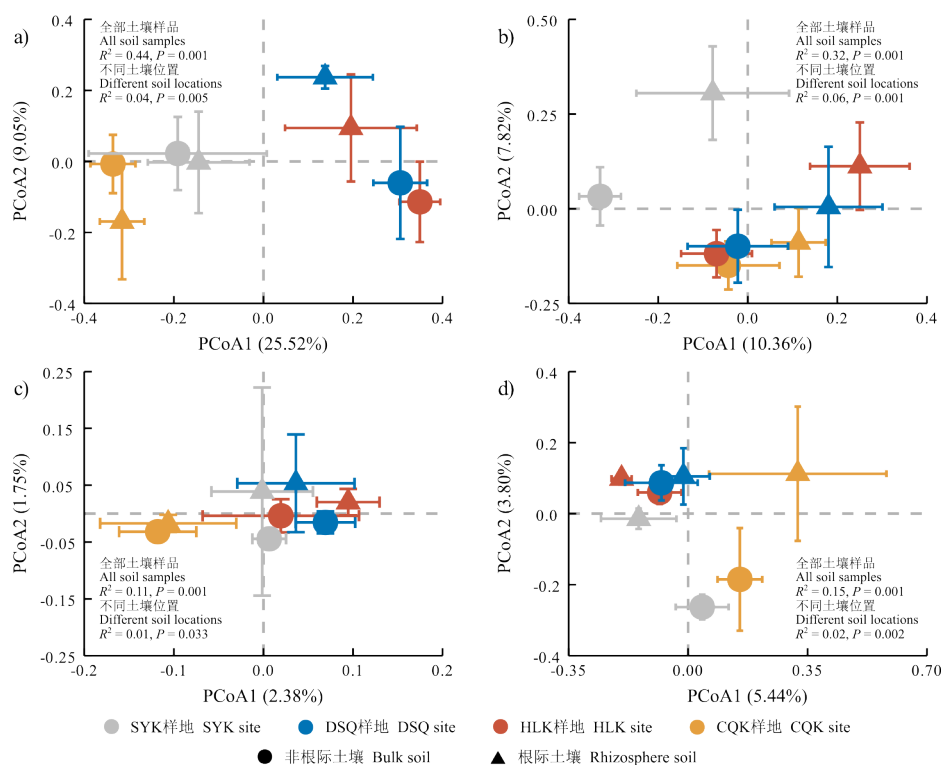


图 2 不同样地非根际和优势植物根际土壤细菌和真菌 β 多样性

Fig. 2 Beta diversity of bacteria and fungi in bulk soil and dominant plant rhizosphere soil across various sampling sites

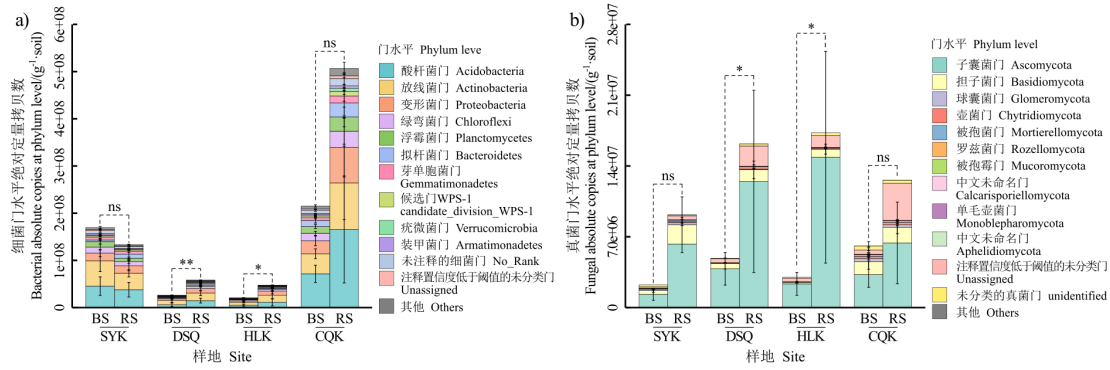
表 3 非根际与根际土壤微生物群落结构的置换多元方差分析

Table 3 PERMANOVA of microbial community composition between bulk soil and rhizosphere soil

样地	非根际和根际土壤	细菌群落组成		真菌群落组成		细菌群落系统发育结构		真菌群落系统发育结构	
		Bacterial community composition		Fungal community composition		Bacterial community phylogenetic structure		Fungal community phylogenetic structure	
Site	Bulk soil and rhizosphere soil	R^2	P	R^2	P	R^2	P	R^2	P
SYK	BS vs. RS	0.21	0.001	0.21	0.001	0.06	0.021	0.09	0.001
DSQ	BS vs. RS	0.21	0.001	0.13	0.001	0.06	0.001	0.06	0.269
HLK	BS vs. RS	0.17	0.001	0.23	0.001	0.06	0.005	0.07	0.002
CQK	BS vs. RS	0.15	0.005	0.12	0.002	0.06	0.368	0.08	0.001

2.3 非根际和优势植物根际土壤微生物绝对丰度及群落组成

不同样地非根际土壤细菌（图 3a）、真菌（图 3b）绝对丰度排序依次为：CQK>SYK>DSQ>HLK、CQK>DSQ>HLK>SYK，优势植物根际细菌、真菌绝对丰度排序依次为：狭叶锦鸡儿 > 短花针茅 > 九顶草 > 内蒙野丁香、内蒙野丁香 > 九顶草 > 狭叶锦鸡儿 > 短花针茅。短花针茅根际细菌绝对丰度低于其非根际土壤，九顶草和内蒙野丁香根际细菌、真菌绝对丰度均显著高于其非根际土壤（ $P < 0.05$ ）。4 个样地观测到的 ASVs 被注释到 37 个细菌门和 14 个真菌门。其中，非根际和根际土壤优势细菌门均为酸杆菌门（Acidobacteria，BS：12.2%~36.8%；RS：14.9%~40.1%）、放线菌门（Actinobacteria，BS：18.0%~52.3%；RS：14.8%~53.0%）和变形菌门（Proteobacteria，BS：8.6%~12.6%；RS：7.1%~20.8%）。子囊菌门（Ascomycota，BS：44.8%~96.8%；RS：38.2%~92.2%）和担子菌门（Basidiomycota，BS：1.3%~34.0%；RS：2.9%~35.7%）为优势的真菌门。



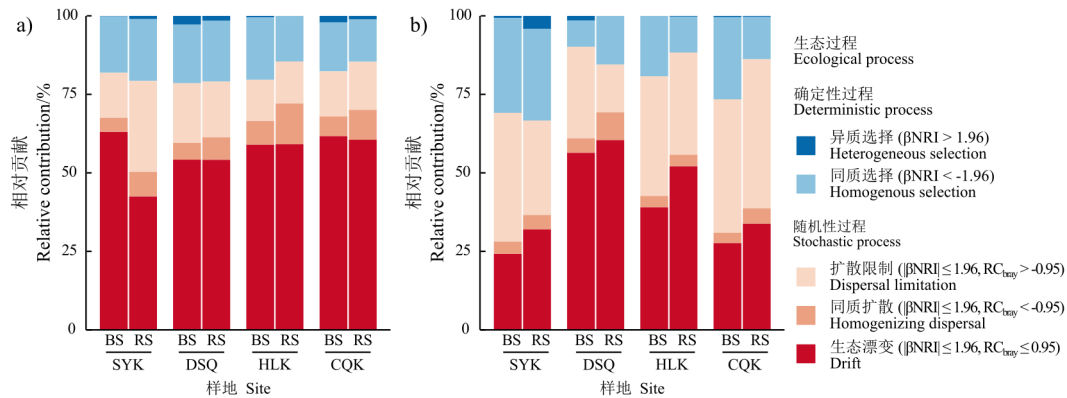
注：同一样地不同土壤位置微生物群落绝对丰度差异通过 t 检验或 Wilcoxon 符号秩检验分析。*、** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著，ns 表示差异不显著 ($P > 0.05$)。Note: The total absolute abundance of microbial communities among different soil locations within the same site was compared using either a t-test or the Wilcoxon signed-rank test. Significance is indicated as: *, $P < 0.05$ and **, $P < 0.01$; ns, not significant ($P > 0.05$).

图 3 不同样地非根际和优势植物根际土壤微生物门水平绝对丰度与群落组成

Fig. 3 Microbial absolute abundance and community composition at the phylum level in bulk soil and dominant plant rhizosphere soil across various sampling sites

2.4 非根际和优势植物根际土壤微生物群落组装

土壤微生物群落组装结果显示 (图 4)，4 个样地无论是非根际还是根际土壤细菌 (图 4a)、真菌 (图 4b) 群落组装均以随机性过程为主导，其在非根际、根际土壤细菌群落组装中所占比例分别为 78.6%~82.3%、79.1%~85.5%，在真菌群落组装中所占比例分别为 69.1%~90.1%、66.7%~88.3%。其中，随机性过程生态漂变在构建土壤细菌、真菌群落中占较大比例，而扩散限制的相对重要性在短花针茅、内蒙野丁香、狭叶锦鸡儿根际真菌群落组装中更大。相比于确定性过程异质选择，同质选择对非根际、根际土壤细菌、真菌群落组装的相对重要性更大。



注： β NRI: β 净亲缘指数; RC_{bray} : 修正的 Raup-Crick 指数。Note: β NRI: beta Net Relatedness Index; RC_{bray} : modified Raup-Crick index.

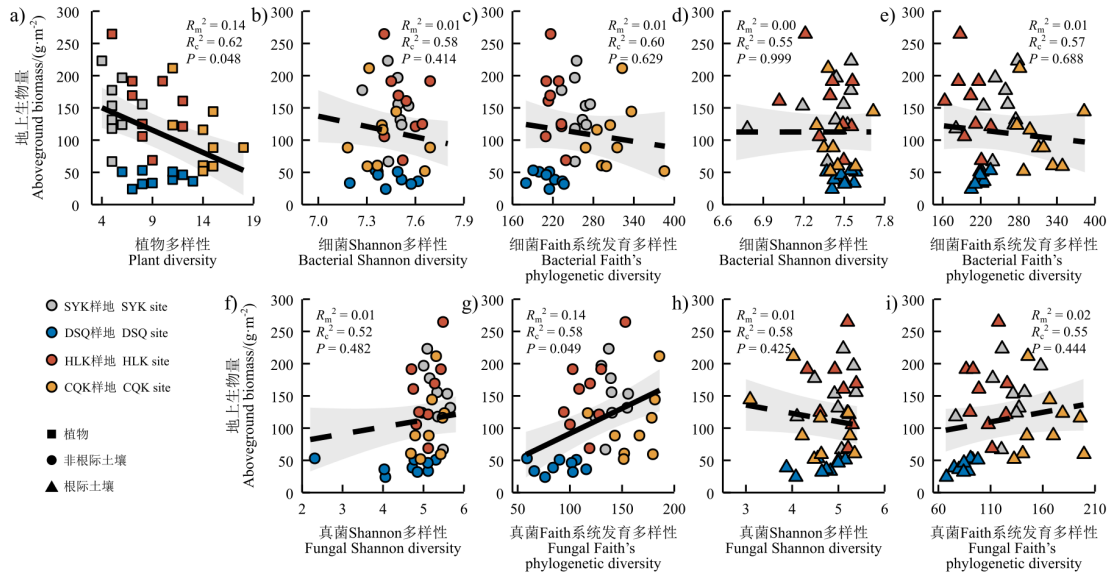
图 4 非根际和优势植物根际土壤微生物群落组装中不同生态过程的相对重要性

Fig. 4 Relative importance of different ecological processes in microbial community assembly in bulk soil and dominant plant rhizosphere soil

2.5 植物多样性、土壤微生物多样性、地上生物量与非生物因子间的关系

LMM 分析结果显示 (图 5)，仅植物多样性、非根际土壤真菌 Faith 系统发育多样性与 AGB 呈显著相关 ($P < 0.05$)。随植物多样性增加，AGB 呈下降趋势，而随非根际土壤真菌 Faith 系统发育多样性的增加，AGB 呈上升趋势 (图 5a、图 5g)。此外，AGB 与非根际土壤细菌 Shannon 多样性、Faith 系统发育多样性和根际细菌 Faith 系统发育多样性、真菌 Shannon 多样性均呈负相关，与非根

际土壤真菌 Shannon 多样性和根际真菌 Faith 系统发育多样性呈正相关, 但均未达到显著水平 ($P > 0.05$)。

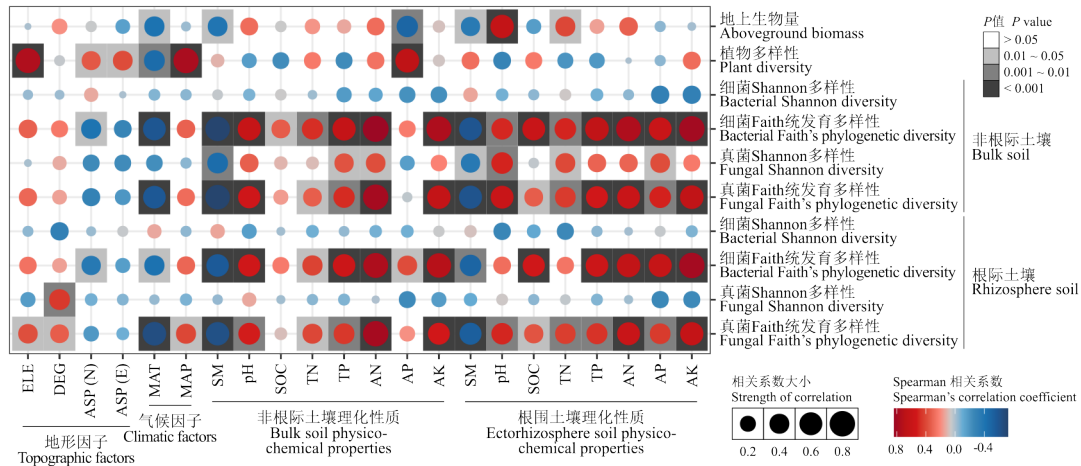


注: 植物多样性以物种丰富度为代表。黑色拟合线基于线性混合效应模型绘制, 实线和虚线分别表示在 0.05 水平上显著、不显著关系。 R_m^2 为边际 R^2 , 是固定效应单独解释的方差, R_c^2 为条件 R^2 , 是固定效应和随机效应共同解释的方差。下同。Note: Plant diversity is represented by species richness. The black fitted line was generated using a linear mixed-effects model. Solid and dashed lines denote significant and non-significant relationships at the 0.05 level, respectively. R_m^2 (marginal R^2) indicates the proportion of variance explained by the fixed effects alone, and R_c^2 (conditional R^2) represents the proportion of variance explained by both the fixed and random effects combined. The same notation applies to the subsequent figures. The same below.

图 5 植物、土壤微生物多样性与地上生物量的关系

Fig. 5 Relationships among plant diversity, soil microbial diversity, and aboveground biomass

由图 6 可知, AGB 与根围土壤 pH、TN 含量呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与 MAT、非根际和根围土壤 SM、非根际土壤 AP 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。植物多样性与 ELE、ASP、MAP、非根际土壤 AP 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 而与 MAT 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。非根际和根际土壤细菌 Shannon 多样性与非生物因子均无显著的相关关系 ($P > 0.05$)。相比于 Shannon 多样性, 非根际和根际土壤细菌、真菌 Faith 系统发育多样性与更多非生物因子显著相关, 且均与 MAT、土壤 SM 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。



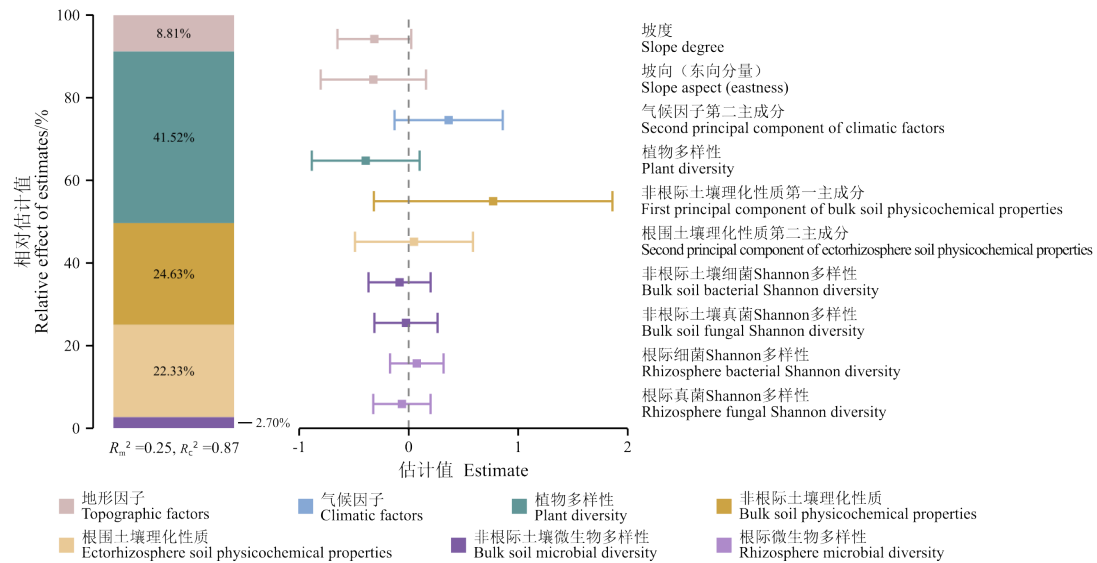
注: ELE: 海拔; DEG: 坡度; ASP(N): 坡向(北向分量); ASP(E): 坡向(东向分量); MAT: 年平均温度; MAP: 年

平均降水量。Note: ELE: elevation; DEG: slope degree; ASP (N): slope aspect (northness); ASP (E): slope aspect (eastness); MAT: mean annual temperature; MAP: mean annual precipitation.

图 6 地上生物量和植物、土壤微生物多样性与非生物因子的相关关系

Fig. 6 Correlations of aboveground biomass and plant and soil microbial diversity with abiotic factors

利用 HP 分析了生物和非生物因子对 AGB 变异的相对重要性 (图 7)。同时考虑固定和随机效应, 地形、气候、植物多样性、土壤理化性质、土壤微生物多样性共同解释了 AGB 总变异的 86.7%, 由植物多样性、非根际和根际土壤理化性质主导。相比之下, 气候因子、非根际和根际土壤微生物多样性的相对重要性较小。



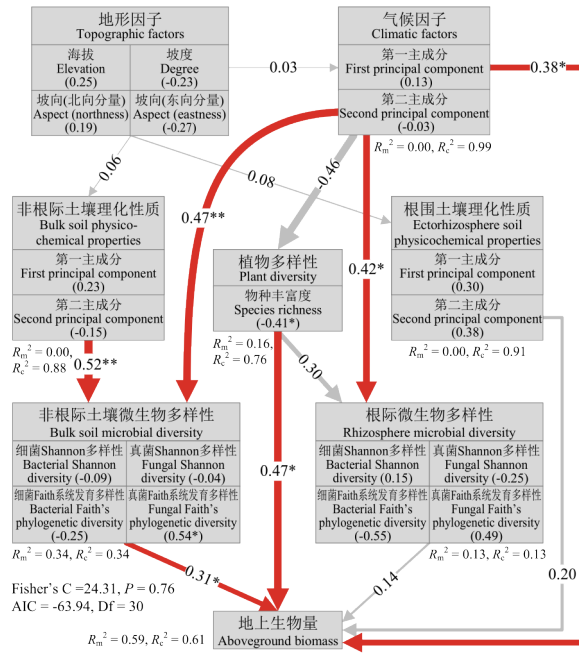
注: 每个影响因子的相对重要性以估计效应量的平均值 $\pm$ 标准误差表示, 气候、非根际和根际土壤理化性质均用 PCA 分析提取的主成分进行表征。下同。Note: The relative importance of each predictor is expressed as the mean estimated effect size $\pm$ standard error. The climate and physicochemical properties of bulk soil and ectorrhizosphere soil were characterized using principal components extracted from PCA analysis. The same below.

图 7 地形、气候、植物、土壤、土壤微生物对地上生物量的相对重要性

Fig. 7 Relative importance of topography, climate, plant, soil, and soil microbes on the aboveground biomass

2.6 生物和非生物因子作用下土壤微生物对地上生物量的影响

Piecewise-SEM 分段结构方程模型揭示了生物和非生物因子对 AGB 的影响路径 (图 8)。结果显示, 非根际土壤微生物多样性在其中发挥关键的中介作用。在同时纳入固定效应和随机效应后, 模型对 AGB 的总解释方差为 61.0%。具体而言, 气候因子、植物多样性和非根际土壤微生物多样性均对 AGB 具有显著的正向直接影响 ($P < 0.05$)。此外, 分析还表明气候因子和非根际土壤理化性质通过正向调节非根际土壤微生物多样性, 进而间接影响 AGB。



注：采用线性混合效应模型拟合分段结构方程，设置样地为随机因子。红色实线表示显著正相关路径，灰色实线表示不显著路径。路径上方数字为路径系数，线宽反映路径系数绝对值大小。各影响因子下方标注的数字表示其与地上生物量的标准化回归系数。采用 Fisher's C 评估模型整体拟合优度，当 $P > 0.05$ 时模型与数据拟合良好。AIC：赤池信息量准则；Df：自由度。Note: Piecewise structural equation model fitting was conducted using a linear mixed-effects model, with the site as a random factor. Red solid lines indicate significant positive paths, while gray solid lines represent non-significant paths. The numbers displayed on the paths are the path coefficients, and the line width is proportional to the absolute value of the coefficients. The numbers below each predictor indicate their standardized regression coefficients with aboveground biomass. The overall goodness-of-fit of the model was assessed using Fisher's C, where a $P > 0.05$ indicates an adequate fit of the model to the data. AIC: Akaike's information criterion; Df: degrees of freedom.

图 8 生物和非生物因子作用下土壤微生物影响地上生物量的分段结构方程模型

Fig. 8 The piecewise-SEM for soil microorganisms influencing aboveground biomass under the combined effects of biotic and abiotic factors

3 讨论

3.1 非根际与根际土壤微生物多样性、物种组成和群落组装的差异

与非根际土壤相比，短花针茅、内蒙野丁香根际微生物 Shannon 多样性、Faith 系统发育多样性均相对较低（图 1），这一结果与近期一项整合了 122 个生态系统的 Meta 分析结果基本一致^[12]。该现象通常被归因于由植物基因型驱动根际选择效应。Wang 等^[13]提出的“扩增-选择”组装模型指出，根际微生物的招募是一个从非根际土壤库进行多步过滤筛选的过程，始于多样性丰富的非根际土壤微生物群落，在根际发生特异性分化与组装^[14]，从而降低了根际微生物多样性。这种选择性的组装过程，不仅改变物种多样性，也会导致根际与非根际土壤微生物群落结构的明显分化。本研究基于 Bray-Curtis 距离和 β MPD 距离的 PCoA 分析结果也证实了这一点（图 2）。与多样性特征不同，本研究发现根际微生物（除短花针茅根际细菌群落）绝对丰度普遍高于其非根际土壤（图 3），这很可能源于植物将大量光合碳（11%~40%）以根系分泌物形式分配至根际，这些分泌物作为关键的信号源和营养物质^[15]，刺激微生物的代谢与增殖^[16]，从而增强植物在干旱贫瘠环境中的竞争优势。可见，植物对特定功能菌群的招募是其适应资源限制环境、维持自身生长与健康的关键生态策略。

本研究进一步分析了土壤微生物群落组装的生态过程,其被认为对塑造微生物群落结构和多样性具有重要作用^[16]。结果显示,随机性过程在非根际和根际土壤中均主导了细菌、真菌的群落组装(图4),这表明微生物群落中物种的出生、死亡、迁入与迁出在很大程度上是随机的。这一结果与许多强调确定性过程主导的研究有所不同^[17-18],这可能源于两个方面:一是历史偶然性(如优先效应)在群落组装初期的关键作用^[17];二是研究区频繁的环境干扰(如干旱及再湿润循环)也可能增加了随机性过程^[19]。尽管细菌与真菌群落组装均以随机性过程为主,但也具有差异。与细菌相比,扩散限制在真菌群落组装中所占比例更高,这可能与种群数量和个体形态上的差异有关。细菌群落丰富度通常比真菌高出两个或以上数量级^[20],其庞大的种群基数降低了单一个体扩散受限对整体群落的影响。其次,细菌个体较小,更易实现远距离扩散,从而形成更强的扩散补偿能力^[21]。此外,本研究发现,确定性过程中的同质选择在微生物群落组装中的作用高于异质选择,这意味着相似的环境条件会使微生物群落组成趋于一致。然而,长期的同质选择也可能导致土传病原菌的定向富集,进而增加植物病害的发生风险^[22]。

3.2 生物和非生物因子与植物地上生物量的关系及综合影响

AGB 是衡量生态系统功能与稳定性的关键指标。既往研究表明,植物和土壤微生物多样性均在维持 AGB 中发挥重要作用,然而其作用方向和强度常因地理区位、环境背景和生态系统类型而异^[22]。尽管大量研究普遍表明植物和土壤微生物多样性对 AGB 具有正向影响^[23-24],但本研究却发现植物多样性与 AGB 呈负相关(图 5a),这一差异很可能与研究区长期干旱的环境背景有关。具体而言,水资源短缺不仅直接限制植物生长,还促使植物采取资源保守策略,这使得干旱在很大程度上掩盖了植物多样性对 AGB 的正效应^[25]。在通过 Piecewise-SEM 整合生物及非生物因子的共同作用后,植物多样性对 AGB 呈现出显著的正向路径,其本身的功能贡献在综合考虑中得以凸显(图 8)。本研究中,土壤微生物指标有且仅有非根际土壤真菌 Faith 系统发育多样性与 AGB 呈显著正相关($P < 0.05$)(图 5g)。这与全球尺度^[26]以及我国大尺度干旱区草地生态系统^[27]的研究结果相吻合。一种可能的机制是高 Faith 系统发育多样性的真菌群落往往拥有更广泛的功能性状,因此更有可能包含那些对于干旱具备更强生理与结构抗性、拥有发达菌丝网络和碳储存策略的类群,这种功能上的互补性,使其在水分压力下能更稳定地支持植物养分获取^[28],从而促进 AGB 的积累。

本研究进一步分析了 AGB 与非生物因子的关系(图 6)。结果显示,AGB 与 MAT、SM 以及非根际土壤 AP 含量呈显著负相关($P < 0.05$)。已有研究指出,温度升高会加剧区域内水分蒸发和植物的水分亏缺,从而抑制 AGB 的积累^[29]。而 AGB 与 SM 及 AP 的负相关,则支持了“生物消耗假说”,这恰恰反向证明了水分和磷是该生态系统中的关键限制性资源。作为植物能量代谢、遗传物质合成以及细胞膜结构的基本元素,磷的有效性直接决定了植物的生长速率和生物量积累^[30]。植物可利用磷主要以正磷酸盐形态存在,多来源于原生矿物磷灰石的风化,然而在干旱环境中磷灰石的风化速率显著减缓,同时少量释放出的磷酸盐离子易与土壤中的铁铝氧化物或钙质胶体结合,形成难溶性次生矿物^[31]。这种“低输入-高固持”的磷循环特征,与水分胁迫共同构成了限制 AGB 积累的根本原因。

生物和非生物因子对 AGB 相对重要性的分析结果表明,生物因子植物多样性解释了 AGB 变异的较大部分(图 7)。这主要源于 AGB 积累的本质是植物通过光合作用固定碳的过程,其受植物多样性的影响主要可通过选择效应和互补效应予以解释,前者体现为群落中包含高竞争力物种的概率增大,后者则源于不同物种间功能性状差异所带来的生态位分化与资源利用互补^[32],这在水分和养分受限的荒漠草原中尤为重要。尽管土壤微生物多样性对 AGB 的相对重要性较小,但 Piecewise-SEM 揭示了非根际土壤微生物多样性在整个生物-非生物系统中的关键中介作用(图 8)。土壤微生物作为生物地球化学循环的引擎,对环境变化具有高度敏感性,而非根际土壤微生物多样性的改变直接关联到养分矿化、有机质分解等关键生态过程的速率与效率,进而影响植物的资源获取策略与生长能力。研究结果进一步表明,土壤微生物多样性对 AGB 的影响很大程度上取决于气候因子和土壤理

化性质的调控。因此,未来荒漠草原的生态恢复策略,应统筹考虑非生物环境调控与生物多样性驱动的协同效应,从而增强生态系统多功能性和稳定性,实现脆弱生态系统的可持续管理。

4 结 论

在本研究荒漠草原生态系统中,植物多样性是维持地上生物量 AGB 的基础,而非根际土壤微生物多样性则在其中发挥关键的介导作用。土壤微生物多样性对 AGB 的影响主要受到气候因子和土壤理化性质调节。非生物因子 MAT、SM 和 AP 均是该区域 AGB 的关键限制性因子,而生物因子非根际土壤真菌 Faith 系统发育多样性对 AGB 表现出积极作用。这些发现深化了对荒漠草原植物生物量的微生物驱动机制的理解,并为脆弱生态系统的退化防治、生态恢复实践及可持续管理提供了科学依据和数据支撑。

致 谢 本文在植被调查、土壤采样和指标测定中,得到宁夏贺兰山国家级自然保护区管理局和宁夏大学林业与草业学院黄业芸、刘王锁、李亚园、何毅、杨凯、崔璐瑶、王思瑶和鲍平安的支持与帮助,特此致谢!

参考文献(References)

- [1] Zheng L T, Barry K E, Guerrero-Ramírez N R, et al. Effects of plant diversity on productivity strengthen over time due to trait-dependent shifts in species overyielding[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 2078.
- [2] Li Y, Wang J S, Zhang R Y, et al. Soil bacterial β -diversity as a key determinant of belowground productivity in warming alpine ecosystems[J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(4): e70161.
- [3] Chen D Y, Wang C T, Ding L M, et al. Spatial distribution pattern of soil microbiota stoichiometry and the influencing factors in the northwest Sichuan alpine meadow[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2025, 62(3): 905-916. [陈丹阳, 王长庭, 丁路明, 等. 川西北高寒草甸土壤微生物生物量空间分布格局及影响因素[J]. *土壤学报*, 2025, 62(3): 905-916.]
- [4] Xiong Y, Zheng L, Shen R F, et al. Effects of nitrogen deficiency on microbial community structure in rhizosphere soil of wheat[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(1): 218-230. [熊艺, 郑璐, 沈仁芳, 等. 缺氮胁迫对小麦根际土壤微生物群落结构特征的影响[J]. *土壤学报*, 2022, 59(1): 218-230.]
- [5] Solomon W, Janda T, Molnár Z. Unveiling the significance of rhizosphere: Implications for plant growth, stress response, and sustainable agriculture[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 206: 108290.
- [6] Muhammad M, Wahab A, Waheed A, et al. Navigating climate change: Exploring the dynamics between plant-soil microbiomes and their impact on plant growth and productivity[J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(2): e70057.
- [7] Li C J, Fu B J, Wang S, et al. Drivers and impacts of changes in China's drylands[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2021, 2(12): 858-873.
- [8] Yang Y, Qiu K Y, Li J Y, et al. Relationship between altitudinal distribution characteristics of typical plant community diversity and soil factors on the eastern slope of the Helan Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(12): 4995-5004. [杨壹, 邱开阳, 李静尧, 等. 贺兰山东坡典型植物群落多样性垂直分布特征与土壤因子的关系[J]. *生态学报*, 2023, 43(12): 4995-5004.]
- [9] Jiang Z W, Fang O, Xu L F, et al. Method for detecting bacterial community composition and absolute content based on internal reference sequences: CN109943654B[P]. 2023-06-30. [姜正文, 方欧, 徐流凤, 等. 基于内参序列的细菌菌群组成与绝对含量检测的方法: CN109943654B[P]. 2023-06-30.]
- [10] Zhang S, Li K X, Hu J M, et al. Distinct assembly mechanisms of microbial sub-communities with different rarity along the Nu River[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2022, 22(5): 1530-1545.
- [11] Ning D L, Wang Y J, Fan Y P, et al. Environmental stress mediates groundwater microbial community assembly[J]. *Nature Microbiology*, 2024, 9(2): 490-501.
- [12] Ling N, Wang T T, Kuzyakov Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 836.
- [13] Wang X L, Wang M X, Xie X G, et al. An amplification-selection model for quantified rhizosphere microbiota assembly[J]. *Science Bulletin*, 2020, 65(12): 983-986.
- [14] Park I, Seo Y S, Manna M. Recruitment of the rhizo-microbiome army: Assembly determinants and engineering of the rhizosphere microbiome as a key to unlocking plant potential[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1163832.
- [15] Fan X Y, Ge A H, Qi S S, et al. Root exudates and microbial metabolites: Signals and nutrients in plant-microbe interactions[J]. *Science China Life Sciences*, 2025, 68(8): 2290-2302.
- [16] Zhou J Z, Ning D L. Stochastic community assembly: Does it matter in microbial ecology?[J]. *Microbiology and Molecular Biology*

- Reviews, 2017, 81(4): e00002-17.
- [17] Yang L Y, Ning D L, Yang Y F, et al. Precipitation balances deterministic and stochastic processes of bacterial community assembly in grassland soils[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2022, 168: 108635.
- [18] Zhong Y, Sorensen P O, Zhu G Y, et al. Differential microbial assembly processes and co-occurrence networks in the soil-root continuum along an environmental gradient[J]. *iMeta*, 2022, 1(2): e18.
- [19] Fang J, Adams J M, Liu Z H, et al. Soil salinity and moisture have contrasting effects on deterministic versus stochastic assembly of bacterial communities in alpine lake shores[J]. *Applied Soil Ecology*, 2025, 211: 106115.
- [20] Zhang S, Li T, Hu J M, et al. Reforestation substantially changed the soil antibiotic resistome and its relationships with metal resistance genes, mobile genetic elements, and pathogens[J]. *Journal of Environmental Management*, 2023, 342: 118037.
- [21] Fan Q P, Liu K F, Wang Z L, et al. Soil microbial subcommunity assembly mechanisms are highly variable and intimately linked to their ecological and functional traits[J]. *Molecular Ecology*, 2024, 33(7): e17302.
- [22] Ladouceur E, Blowes S A, Chase J M, et al. Linking changes in species composition and biomass in a globally distributed grassland experiment[J]. *Ecology Letters*, 2022, 25(12): 2699-2712.
- [23] Chen C, Xiao W Y, Chen H Y H. Meta-analysis reveals global variations in plant diversity effects on productivity[J]. *Nature*, 2025, 638(8050): 435-440.
- [24] Song S S, Tang Z Y. The relationship between rhizosphere soil fungi and plant above-ground biomass in the meadow steppe of Saihanba, Hebei, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2025, 49(9): 1461-1471. [宋珊珊, 唐志尧. 河北塞罕坝草甸草原根际土壤真菌与植物地上生物量的关系[J]. *植物生态学报*, 2025, 49(9): 1461-1471.]
- [25] Hou Y H, Li X N, Hu Y X, et al. Drought weakens the positive effect of plant diversity on community biomass[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2024, 17(4): rtac059.
- [26] Liu S G, García-Palacios P, Tedersoo L, et al. Phylotype diversity within soil fungal functional groups drives ecosystem stability[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6(7): 900-909.
- [27] Ma L N, Zhang C X, Xu X F, et al. Different facets of bacterial and fungal communities drive soil multifunctionality in grasslands spanning a 3500 km transect[J]. *Functional Ecology*, 2022, 36(12): 3120-3133.
- [28] Canarini A, Fuchslueger L, Schnecker J, et al. Soil fungi remain active and invest in storage compounds during drought independent of future climate conditions[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 10410.
- [29] Rezaei E E, Webber H, Asseng S, et al. Climate change impacts on crop yields[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2023, 4(12): 831-846.
- [30] Ibrahim M M, Lin H Y, Chang Z F, et al. Magnesium-doped biochars increase soil phosphorus availability by regulating phosphorus retention, microbial solubilization and mineralization[J]. *Biochar*, 2024, 6(1): 68.
- [31] Bilyera N, Loginova I. Phosphorus in soils—Biological interactions[M]// Goss M, Oliver M. *Encyclopedia of soils in the environment*. 2nd ed. New York: Academic Press, 2023: 293-302.
- [32] Shao J J, Zhou X H, van Groenigen K J, et al. Warming effects on grassland productivity depend on plant diversity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2022, 31(3): 588-598.

(责任编辑: 卢 萍)