

DOI: 10.5846/stxb202010052544

张静,王平,杨明新,谷强,纪宝明.植物-土壤反馈与草地群落演替:菌根真菌和土壤病原菌的调控作用.生态学报,2021,41(24):9878-9885.

Zhang J, Wang P, Yang M X, Gu Q, Ji B M. Plant-soil feedbacks and succession dynamics of plant community in grassland: the roles of mycorrhizal fungi and soil pathogens. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(24): 9878-9885.

# 植物-土壤反馈与草地群落演替:菌根真菌和土壤病原菌的调控作用

张 静<sup>1</sup>, 王 平<sup>1</sup>, 杨明新<sup>2</sup>, 谷 强<sup>2</sup>, 纪宝明<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> 北京林业大学草业与草原学院, 北京 100083

<sup>2</sup> 中国地质调查局西宁自然资源综合调查中心(原武警黄金第六支队), 西宁 810021

**摘要:**由植物引起的根际土壤生物或非生物环境的改变能够反馈影响群落中不同植物的生长,直接改变共存植物的相对竞争关系,推动群落结构的动态变化。作为土壤生物群落的重要组成部分,土壤微生物在植物-土壤反馈关系中起到重要的调控作用,对解释植物群落的演替进程和方向有着重要的意义。在草地植物群落演替的早期阶段和外来物种入侵的过程中,宿主植物对丛枝菌根真菌(AMF)的依赖性较低,受本地病原菌的影响较小,一般不存在负反馈。在演替后期,植物对 AMF 更具依赖性,而积累的病原菌则产生较强的负反馈效应,从而促进群落物种共存和植物多样性,提高草地生产力和稳定性。研究微生物-植物反馈机制不仅有助于完善草地退化与恢复理论,还对退化草地恢复治理的实践有着指导意义。未来关于根际微生物-植物反馈在草地群落演替中的作用应该加强以下几方面的研究:(1)在实验方法上,开展专性微生物-植物反馈研究;(2)在测定指标上,进一步量化不同微生物在反馈关系中的功能差异;(3)在研究对象上,加强土壤微生物在植物群落水平的反馈研究;(4)在应用上,明晰植物-土壤反馈在退化草地恢复过程中的作用,指导草地管理实践。

**关键词:**植物-土壤反馈;丛枝菌根真菌;病原菌;草地群落演替

## Plant-soil feedbacks and succession dynamics of plant community in grassland: the roles of mycorrhizal fungi and soil pathogens

ZHANG Jing<sup>1</sup>, WANG Ping<sup>1</sup>, YANG Mingxin<sup>2</sup>, GU Qiang<sup>2</sup>, JI Baoming<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

<sup>2</sup> Xining Natural Resources Comprehensive Survey Center (The Former No. 6 Gold Geological Party of People's Armed Police), China Geological Survey, Xining 810021, China

**Abstract:** Biotic and abiotic changes of soil properties (e.g. physical, chemical and biotic) caused by a plant affect the growth of other plant species within the same communities, reshape the competitive relationship between different species, and restructure the dynamic changes of species composition. The feedback between plant and soil has become an important concept for explaining the diversity, stability, dynamics and succession of plant communities. Its process and mechanism are also key scientific issues to understand the responses of terrestrial ecosystems to global changes. However, biotic factors, in particular soil microbes mediated plant-soil feedback are still poorly understood. These changes in key microbial groups, such as arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and soil pathogens may increase or decrease the plant growth, resulting in positive or negative plant-soil feedbacks. In the early successional stage or during exotic plant invasion, host plants preferentially utilizing abundant soil nutrients have low dependence on the AMF and are less affected by native pathogens.

**基金项目:**国家自然科学基金项目(31800380, 31770542);科技部重点研发项目(2016YFC0501802);青藏高原草资源试点调查项目(DD20208051)

收稿日期:2020-10-05; 网络出版日期:2021-08-04

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: baomingji@bjfu.edu.cn

Generally, there is no negative feedback. In the late successional stage, as the nutrients are being depleted, AMF help host plants with better access to soil nutrients and increased resistance to stress and pathogens, which could generate positive feedback and potentially accelerate succession. However, the accumulated pathogens can generate negative feedback and contribute to plant species coexistence and diversity, and thus improved productivity and stability of grassland. The study of microbial feedbacks on plant community dynamic is not only helpful to improve the theory of grassland degradation and restoration, but also instructive to the practice of restoration and management of degraded grassland. In the future, the key issues of plant-microbe feedback in grassland community succession were suggested as follows. (1) In experimental methods, it is necessary to test the net effect of obligate microbes dynamics on the plant succession using a fully reciprocal inoculation experiment which involves host-mediated differentiation of microbial communities and differential effects of the microbes on the plant fitness. (2) Regarding measurement indexes, further work quantizing the trade-off between the nutrient uptake and the carbon allocated to the microbes by host plant is needed. Comparing the ratios of nutrient benefit versus carbon cost between plants reciprocally inoculated with own and foreign microbial communities would enable us to evaluate functional variation between different microbes. (3) For research objects, the impacts of microbes on plant community structure require more empirical attention. In terms of application, the role of plant-microbe feedback on the restoration of degraded grassland is clarified to guide grassland management.

**Key Words:** plant-soil feedback; arbuscular mycorrhizal fungi; pathogens; grassland community succession

在陆地生态系统中,植物地上群落和地下生物和非生物环境通过物质循环和能量流动形成相互关联的有机整体<sup>[1]</sup>。土壤的物理、化学和生物群落的结构与组成影响着植物个体的生长发育、种群动态和群落组成及演替,反之,不同植物由于生活方式、生理和生态特征的差异,能够通过根系和凋落物传递到土壤中,并对土壤的生物及非生物因子产生特异性的影响<sup>[2-3]</sup>。在自然群落内,植物在生长过程中引起的土壤生物或非生物条件的改变,这种影响反过来会促进或抑制该种或它种植物的生长,被称为植物-土壤反馈<sup>[4-6]</sup>。植物-土壤反馈的概念和模式提出以来,基于反馈理论的研究在草地、农田、森林、沙地等各种陆地生态系统广泛开展,积累了大量数据<sup>[7-13]</sup>。2012年美国生态学会年会开设论坛、2013年英国生态学会旗舰期刊 *Journal of Ecology* 开辟专刊分别对“植物-土壤”的研究进行了总结和展望。一方面,植物-土壤反馈具有了规范的概念、标准的研究方法和统一的数据分析模式,为该方向的研究提供了切实可行的理论基础;另一方面,生态学家们也越来越多意识到植物-土壤反馈作用对解释植被更新和演替、植物群落多样性和稳定性以及生态系统结构和功能的重要意义,成为群落生态学和恢复生态学研究热点领域<sup>[11, 14-16]</sup>。

广义上的植物-土壤反馈途径包括物理、化学和生物反馈<sup>[6]</sup>,而在狭义范围内,植物-土壤反馈理论的微观机制则是建立在不同植物对特定微生物类群的响应存在差异的基础之上的<sup>[4]</sup>,一种植物诱导的根际微生物产生特异性改变,这种改变将会反馈于植物,导致植物的相对生长发生改变,从而进一步影响不同植物之间的作用关系,形成微生物-植物之间的反馈<sup>[17]</sup>。这种反馈可以直接改变植物之间的竞争关系,推动群落结构的动态变化。20多年来,生态学家对根际微生物-植物反馈关系的规律开展了初步的理论和实验探索。研究结果表明,根际微生物对植物的反馈作用既可是正向的,也可是负向的(图1)。在正反馈作用下,一种植物诱导形成的根际微生物能够促进该种植物的生长,从而增强这个物种在群落中的相对竞争优势。在植物群落原生演替、次生演替过程中,微生物的正反馈对先锋物种建群和外来物种入侵起着重要的推动作用<sup>[7, 19-21]</sup>。相反,当微生物的负反馈占主导时,植物对根际微生物的影响会反过来抑制自身的生长和竞争性,从而阻止群落内任何单一物种形成绝对优势,因此负反馈成为植物群落演替后期维持物种多样性和稳定性的重要机制<sup>[17, 22-24]</sup>。

草地占全球陆地面积的20%,是人类活动干扰最为严重的生态系统之一,其生态系统功能及其维持机制倍受关注。我国是草地资源大国,拥有草地总面积近4亿 $\text{hm}^2$ ,约占国土面积41.7%,在国民经济和生态安全

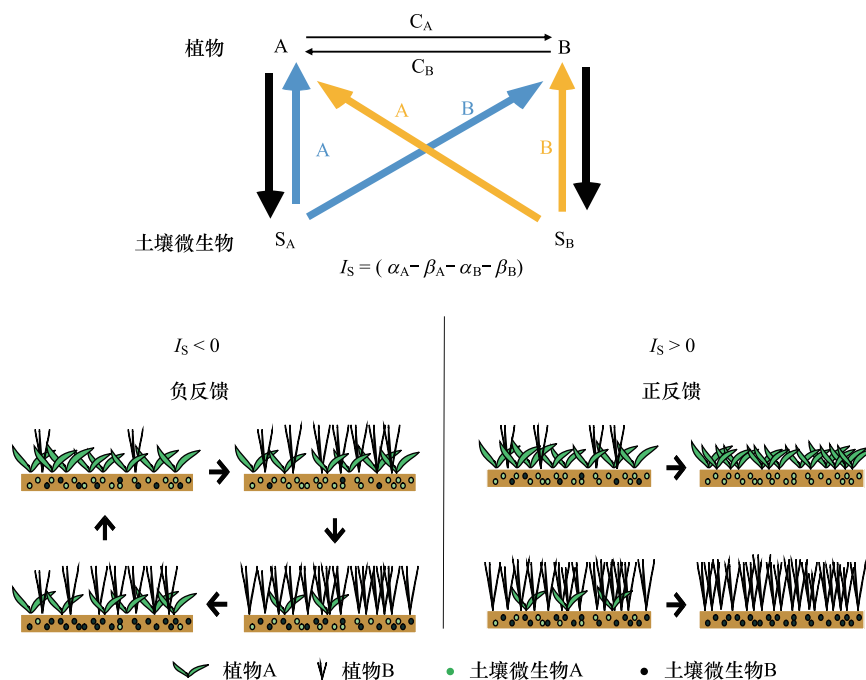


图1 两种植物及其对应土壤微生物的反馈作用(改自 Bever 2003, 2012)<sup>[17-18]</sup>

Fig.1 Schematic graph of plant-soil feedback for the potential interactions between two plant species and their soil microorganisms

图中 A 和 B 分别代表两种植物, S<sub>A</sub> 和 S<sub>B</sub> 分别代表植物 A 和 B 驯化的土壤微生物(黑色粗箭头), α<sub>A</sub> 和 α<sub>B</sub> 分别表示 S<sub>A</sub> 对宿主植物 A 和共存植物 B 的影响(蓝色粗箭头), β<sub>B</sub> 和 β<sub>A</sub> 分别表示 S<sub>B</sub> 对宿主植物 B 和共存植物 A 的影响(黄色粗箭头), C<sub>A</sub> 表示植物 A 对植物 B 的相对竞争优势(黑色细箭头), C<sub>B</sub> 表示植物 B 对植物 A 的相对竞争优势(黑色细箭头), I<sub>S</sub> 为植物-土壤反馈系数

上起着举足轻重的作用<sup>[25]</sup>。据统计,我国约 90%的天然草地发生了不同程度的退化,生产功能急剧下降,生态功能日趋脆弱。近年来,寻求草原的退化机理及其恢复途径成为草地生态学的研究热点,其中,微生物介导的植物-土壤反馈在草地群落演替中的作用及机理逐渐受到生态学家关注<sup>[16]</sup>。但是,迄今为止的反馈研究大多是将根际微生物作为一个整体来考量的,分析的是多种微生物甚至包含土壤理化性质在内的集合效应,对关键微生物类群特有的反馈规律和机制依然模糊。根际微生物种类繁多,数量巨大,可通过与植物发生共生、寄生或腐生等相互作用关系对植物生长产生有益或有害的影响<sup>[1]</sup>,其中以丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)为代表的有益微生物和以病原菌为代表的有害微生物的研究较多<sup>[15,26]</sup>。本文以菌根真菌和病原菌为代表的根际微生物为例,综合分析微生物-植物反馈的形成机制、作用规律及其对群落恢复演替过程的潜在影响,并就根际微生物-植物反馈研究中存在的问题及建议进行探讨,以期从地下生物的角度完善植被退化机理,同时对退化草地恢复治理的实践活动提供理论指导。

## 1 菌根真菌-植物反馈与草地群落演替

菌根是由土壤中一类特殊的真菌与高等植物植物根系形成的互惠共生体,菌根共生体普遍存在于所有的陆地生态系统中<sup>[27]</sup>。基于最新的根据根系组织形态分化和寄主植物世系的标准<sup>[28]</sup>,菌根类型主要有丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)、外生菌根(ectomycorrhiza, ECM)、兰科菌根(orchid mycorrhiza, ORM)和欧石楠类菌根(ericoid mycorrhiza, ERM)四大类。而在众多的菌根类型中,AMF 因其独特的生物学和生态学特性成为了目前研究微生物-植物相互反馈的关注重点。首先,AMF 是土壤中分布最广泛的一类与植物共生的微生物<sup>[29]</sup>。在目前已知的植物中,80%以上的物种均与 AMF 形成共生关系<sup>[30]</sup>,而在草地生态系统中,几乎所有的植物都可与 AMF 形成这种互惠互利的关系。其次,AMF 是土壤中生态功能最为重要的微生物功能群之

一,对植被-土壤系统的养分循环、生产力和稳定性都起着重要的调控作用<sup>[14,31]</sup>。宿主植物提供光合产物给 AMF 作为其唯一的碳源,作为回馈,AMF 可以帮助植物吸收氮、磷等土壤养分,改善植物的水分状况提高植物抗旱性,增强植物抗病能力,改良土壤结构<sup>[29,32-34]</sup>。更为重要的是,AMF 在群落组成上具有相当程度的宿主专一性及与植被-土壤环境的生态匹配性<sup>[2,35-36]</sup>。因此,同一群落内的不同植物根际区共生的 AMF 往往有着不同的群落组成<sup>[37-38]</sup>,这就为 AMF-植物之间反馈的形成奠定了基础。

基于此,生态学家对 AMF-植物相互反馈的形成机制和变化规律开展了大量的试验分析和理论模拟,试图将 AMF 的动态变化整合到现有的物种多样性理论框架中,以更为准确地理解和预测植物群落的演替规律和方向<sup>[39-41]</sup>。现有的研究表明,植物对不同 AMF 的响应不同,且对 AMF 具有选择性,植物根际区 AMF 群落组成及多样性的改变能够反馈于植物,导致植物的相对生长发生改变,从而进一步影响共存植物之间的种间关系<sup>[42-43]</sup>。一方面,AMF 通过促进优势植物的生长,加速竞争排除<sup>[44]</sup>,产生正反馈效应,另一方面也能抑制优势植物而间接促进从属植物的生长,提高其竞争能力,产生负反馈效应,提高植物多样性<sup>[45]</sup>。这些反馈作用能够在相当程度上解释 AMF 对植物物种共存和群落结构的影响<sup>[4,17,46-48]</sup>,也能够解释对植物入侵的影响<sup>[7,19,49-50]</sup>。入侵植物对 AMF 的依赖性较低,会降低 AMF 的丰度,从而抑制了对 AMF 依赖性较高的本地植物生长<sup>[49,51]</sup>。但是,关于 AMF-植物反馈对植被更新和演替作用的研究相对薄弱,更多地停滞在理论模拟层面。在理论模拟层面,对 AMF-植物反馈如何影响群落演替已有了初步的预测。基于 Bever<sup>[5,17,26]</sup>的经典反馈模式,AMF 与不同演替类型植物的相互反馈可以模拟为图 1 所示的关系:群落中共存的植物 A 和 B 分别属于演替早期类型和演替晚期类型,而 AMF-A 和 AMF-B 分别为植物 A 和 B 下的 AMF 群落。如果 AMF-A 对其宿主植物 A 的促进作用( $\alpha_A$ )大于对植物 B 的作用( $\alpha_B$ ),则形成 AMF 对演替早期类型植物 A 的正反馈;反之,如果  $\alpha_A < \alpha_B$ ,则形成负反馈。正反馈有利于竞争排除,降低生物多样性,而负反馈则促进物种共存,提高生物多样性<sup>[17]</sup>。同样道理,比较  $\beta_A$  与  $\beta_B$  的大小,可以判断 AMF-B 对植物 B 的反馈方向和强度。不同 AMF 对不同植物的反馈效应能够直接改变植物 A 对植物 B 相对竞争优势( $C_A$ )及 B 对 A 的相对竞争优势( $C_B$ ),从而驱动群落中的不同演替类型植物的种群动态。

然而,这种理论的模拟预测迄今未得到实验的证实。虽然早在几十年前 Johnson 等<sup>[52]</sup>就发现在不同演替阶段的植物群落中 AMF 的群落组成有明显差异,并推测这种差异可能是由于演替进程中宿主植物的更迭导致的。但其后对 AMF 宿主专一性的研究大多局限于不同植物种类、生活型及功能群对 AMF 群落差异的影响<sup>[53]</sup>,迄今仍缺乏不同演替类型植物能否诱导形成不同 AMF 群落的直接验证。同样,关于 AMF 对不同演替类型植物的影响,Janos<sup>[54]</sup>很早就发现菌根真菌对演替晚期类型植物的促进作用大于对演替早期类型植物的作用,但直到最近,人们才开始关注 AMF 对不同演替类型植物的生长促进作用<sup>[24,55-58]</sup>。研究证实,早期演替阶段土壤养分含量一般较高,植物生长速率较快,会优先利用土壤中的养分,对 AMF 依赖性低。而在演替后期,随着土壤养分的不断耗竭,植物物种能够更好地结合 AMF 等有益真菌以有效吸收利用土壤中的养分,因此晚期演替植物对 AMF 更具依赖性,驱动了植物群落演替<sup>[42,56,58]</sup>。而且,AMF 多样性驱动了晚期演替植物多样性-生产力正相关关系<sup>[24]</sup>。这为利用 AMF 进行生态修复提供了理论支持,即通过引入特定种类的土壤 AMF 促进演替后期植物物种的建植,同时抑制一些杂草植物的生长<sup>[57]</sup>。

## 2 病原菌-植物互作与草地群落演替

生物多样性的形成和维持机制是生态学和进化生物学研究的核心问题之一,尽管资源分配理论可用于解释动物和微生物物种共存,但在植物物种共存方面是否起决定性作用依然存在很大争议<sup>[59]</sup>。近年来的研究证据表明,植物与微生物之间,尤其与病原微生物(如病原菌)之间的相互作用可能在植物物种共存、群落构建和物种多样性维持方面起关键作用<sup>[15, 60-61]</sup>。

病原菌可分为专性病原菌(可侵染同种或同类宿主植物)和广谱性病原菌(可侵染多种宿主植物),有些广谱性病原菌也具有一定的宿主特异性,但是所有病原菌对植物的影响或响应均不同<sup>[15]</sup>。专性病原菌的积



累通常对宿主植物产生负反馈效应,作用也更强<sup>[8,25,62]</sup>。在演替早期,植物生长环境恶劣,物种丰富度低,不利于病原菌的生长繁殖,一般不存在负反馈效应。当植物群落演替到一定阶段,物种多样性增加,非生物环境改变,积累的病原菌降低了优势物种的相对生长,伴生种的竞争能力增强,产生负反馈效应,进而促进群落中物种共存,提高植物多样性和生产力,驱动了群落演替<sup>[22,47,63]</sup>。而晚期演替植物对病原菌的抗性较强,能够在演替后期占据竞争优势。此外,外来植物因受本地病原菌的影响较小而导致的成功入侵<sup>[19,64]</sup>以及洲际间病原菌(如栗疫病)的爆发,也为病原菌能影响本地群落构建提供了有力证据。同时,病原菌对温带地区的生物多样性维持也发挥着重要作用,负反馈能够维持更高的物种丰富度<sup>[15,65]</sup>。

由于病原菌的生活史特性(如侵染性、毒性、存活率和生长速率等)依赖于外界环境条件,植物-土壤负反馈的强度可因环境条件不同而产生变化<sup>[25]</sup>。病原菌的致病性和专一性可能随着温度或湿度的增加而增强,湿润的环境条件下负反馈强度更大<sup>[15]</sup>。与其它微生物类群相比,病原菌导致的负反馈最强,尤其是亲缘关系越远的物种负反馈效应越强,表明微生物动态对植物群落谱系发散具有潜在作用<sup>[8]</sup>。这一结果符合病原菌寄主范围的系统发育信号的预期<sup>[66-67]</sup>。此外,协同进化史对反馈强度也有重要的作用,存在协同进化的植物和土壤病原微生物具有更强的负反馈,而入侵植物缺乏相应的专性致病菌,从而获得竞争优势,有利于其成功入侵<sup>[8]</sup>。

但在植物群落理论中考虑病原菌动态并非易事。植物病原菌种类繁多,以至于每种植物可能与形态和功能多样的病原菌类群发生相互作用。很多非致病微生物(如菌根真菌),同样可能激发与病原菌相似的功能,并干扰病原菌的效应。此外,植物防御病原菌是一个耗能的过程,相比于早期演替物种快速的营养生长和生殖生长,晚期演替植物生长速度慢且生长周期长,对病原菌的抵抗力更弱,也会引起早期演替植物和晚期演替植物反馈效应的不同<sup>[15]</sup>。

### 3 存在问题及建议

实验验证根际微生物-植物反馈机制对群落演替的作用,不仅仅是验证、完善和发展理论,还从地下生物的角度对完善植被退化机理及其恢复途径具有重要的实际意义。直接验证根际微生物-植物反馈对草地群落的演替作用,需要针对植物的不同演替类型,考虑反馈关系中两个互相耦合的环节(图2):(1)在驯化阶段,同一群落中不同演替类型的植物能否诱导形成不同的微生物组成?(2)在反馈阶段,一种演替类型植物诱导形成的微生物能否不同程度反馈影响该演替类型及其它类型的植物?针对这些问题,需要开展严格的控制实验提供实证。

在实验方法上,传统的反馈研究有些是用全土作为交互回接实验的接种剂,无法分离专性微生物(如AMF、专性病原菌、固氮菌等)对植物的反馈效应<sup>[68-69]</sup>,有些研究是用一种或者几种微生物配置简单的人工群落,难以充分模拟自然群落中微生物物种组成的复杂性<sup>[49,57-58,70]</sup>。为准确揭示自然生境条件下微生物-植物反馈作用,有必要在分析不同演替类型植物诱导形成的特异微生物群落基础上,采用微生物群落作为交互回接的接种剂<sup>[35]</sup>,通过设置交互回接实验,对比研究特异微生物群落对不同演替类型植物的反馈方向及强度<sup>[15]</sup>。在测定指标上,传统的反馈研究大多局限于根际微生物

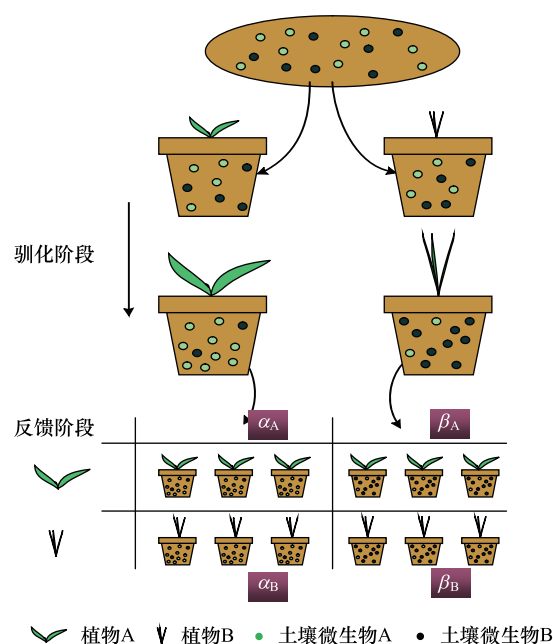


图2 植物-土壤反馈研究方法(改自 Bever, 2012)<sup>[24]</sup>

Fig.2 Plant-soil microbial feedback study approach

对植物生长指标(如生物量、养分含量)的影响,而维持根际微生物-植物系统存在投资成本-收益之间的权衡<sup>[15,40,71-72]</sup>,为准确揭示微生物-植物反馈的功能机制,有必要量化不同演替类型植物诱导形成的微生物的功能差异,以进一步探明微生物-植物反馈随草地演替进程的变化规律,以及反馈效应在维持草地植物群落多样性和稳定性、促进植被更新和演替中的重要作用。在研究对象上,当前的研究往往集中于土壤微生物对单一植物种类或类群的效应,而在自然群落中存在物种间的相互作用,因此,不同功能的微生物(如菌根真菌、病原菌)如何影响草地植物物种共存、多样性格局以及多样性-生产力的关系,值得进一步探究<sup>[24,73]</sup>。

退化草地恢复演替过程中的多稳态复杂性已经成为生态学研究的前沿,但是大部分研究主要集中在理论推测和模型模拟方面,仍然缺乏在自然生态系统中的验证和应用<sup>[74]</sup>。当前的恢复措施大多局限于宏观层面,倾向于单一或者很少物种组合,以及单一养分调控,往往忽视了土壤微生物在促进自然植被与土壤演替中的作用。在一定的时间和空间尺度上,草地可能是多稳态系统,外界干扰可能会改变群落演替的路径<sup>[75-76]</sup>。在今后的工作中需要加强对草地土壤微生物的研究,从地上-地下相互作用的角度分析草地退化的关键生态过程及机理,量化不同退化及恢复阶段中植物-土壤反馈的方向及强度,明晰其在生态系统状态转换中的作用,有助于揭示草地退化与恢复的多稳态机制,检验多稳态理论能否解释草地群落的演变规律。同时有助于指导草地的管理实践,促进草地生态系统的良性发展,实现草地可持续发展。

#### 参考文献 (References):

- [1] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, van der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [2] Helgason T, Fitter A H. Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota). *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(9): 2465-2480.
- [3] Fitter A H. Darkness visible: reflections on underground ecology. *Journal of Ecology*, 2005, 93(2): 231-243.
- [4] Bever J D. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology*, 1994, 75(7): 1965-1977.
- [5] Bever J D. Dynamics within mutualism and the maintenance of diversity: inference from a model of interguild frequency dependence. *Ecology Letters*, 1999, 2(1): 52-61.
- [6] Ehrenfeld J G, Ravit B, Elgersma K. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources*, 2005, 30(1): 75-115.
- [7] Klironomos J N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, 2002, 417(6884): 67-70.
- [8] Crawford K M, Bauer J T, Comita L S, Eppinga M B, Johnson D J, Mangan S A, Queenborough S A, Strand A E, Suding K N, Umbanhowar J, Bever J D. When and where plant-soil feedback may promote plant coexistence: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 2019, 22(8): 1274-1284.
- [9] Zhang R F, Vivanco J M, Shen Q R. The unseen rhizosphere root-soil-microbe interactions for crop production. *Current Opinion in Microbiology*, 2017, 37: 8-14.
- [10] Wang G Z, Li H G, Christie P, Zhang F S, Zhang J L, Bever J D. Plant-soil feedback contributes to intercropping overyielding by reducing the negative effect of take-all on wheat and compensating the growth of faba bean. *Plant and Soil*, 2017, 415(1-2): 1-12.
- [11] van der Putten W H, Bardgett R D, Bever J D, Bezemer T M, Casper B B, Fukami T, Kardol P, Klironomos J N, Kulmatiski A, Schweitzer J A, Suding K N, Van de Voorde T F J, Wardle D A. Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 2013, 101(2): 265-276.
- [12] Jiang L L, Han X G, Zhang G M, Kardol P. The role of plant-soil feedbacks and land-use legacies in restoration of a temperate steppe in northern China. *Ecological Research*, 2010, 25(6): 1101-1111.
- [13] Bardgett R D, Manning P, Morriën E, de Vries F T. Hierarchical responses of plant-soil interactions to climate change: consequences for the global carbon cycle. *Journal of Ecology*, 2013, 101(2): 334-343.
- [14] Bardgett R D, Wardle D A. Aboveground-belowground linkages: biotic interactions, ecosystem processes and global change. New York: Oxford University Press, 2010.
- [15] Bever J D, Mangan S A, Alexander H M. Maintenance of plant species diversity by pathogens. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2015, 46: 305-325.
- [16] Mariotte P, Mehrabi Z, Bezemer T M, De Deyn G B, Kulmatiski A, Drigo B, Veen G F, van der Heijden M G A, Kardol P. Plant-soil feedback: bridging natural and agricultural sciences. *Trends in Ecology & Evolution*, 2018, 33(2): 129-142.
- [17] Bever J D. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 465-473.
- [18] Bever J D, Platt T G, Morton E R. Microbial population and community dynamics on plant roots and their feedbacks on plant communities. *Annual Review of Microbiology*, 2012, 66: 265-283.

- [19] Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A, Holben W E. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 2004, 427(6976): 731-733.
- [20] Kardol P, Bezemer T M, van der Putten W H. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, 2006, 9(9): 1080-1088.
- [21] Brooker R W, Maestre F T, Callaway R M, Lortie C L, Cavieres L A, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis J M J, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F I, Quiroz C L, Saccone P, Schiffrers K, Seifan M, Touzard B, Michalet R. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 2008, 96(1): 18-34.
- [22] Reynolds H L, Packer A, Bever J D, Clay K. Grassroots ecology: Plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology*, 2003, 84(9): 2281-2291.
- [23] Packer A, Clay K. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, 2000, 404(6775): 278-281.
- [24] Wang G Z, Schultz P, Tipton A, Zhang J L, Zhang F S, Bever J D. Soil microbiome mediates positive plant diversity-productivity relationships in late successional grassland species. *Ecology Letters*, 2019, 22(8): 1221-1232.
- [25] 杜青林. 中国草业可持续发展战略. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [26] Bever J D. Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proceedings of the Royal Society B*, 2002, 269(1509): 2595-2601.
- [27] van der Heijden M G A, Martin F M, Selosse M A, Sanders I R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406-1423.
- [28] Brundrett M C, Tedersoo L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1108-1115.
- [29] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal symbiosis. 3rd ed. Amsterdam: Academic Press, 2008.
- [30] Koide R T, Mosse B. A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza*, 2004, 14(3): 145-163.
- [31] 梁宇, 郭良栋, 马克平. 菌根真菌在生态系统中的作用. *植物生态学报*, 2002, 26(6): 739-745.
- [32] Govindarajulu M, Pfeffer P E, Jin H R, Abubaker J, Douds D D, Allen J W, Bücking H, Lammers P J, Shachar-Hill Y. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 2005, 435(7043): 819-823.
- [33] Ngwene B, Gabriel E, George E. Influence of different mineral nitrogen sources ( $\text{NO}_3^-$ -N vs.  $\text{NH}_4^+$ -N) on arbuscular mycorrhiza development and N transfer in a *Glomus* intraradices-cowpea symbiosis. *Mycorrhiza*, 2013, 23(2): 107-117.
- [34] 郭良栋, 田春杰. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 158-171.
- [35] Ji B M, Bentivenga S P, Casper B B. Evidence for ecological matching of whole AM fungal communities to the local plant-soil environment. *Ecology*, 2010, 91(10): 3037-3046.
- [36] Ji B M, Bentivenga S P, Casper B B. Comparisons of AM fungal spore communities with the same hosts but different soil chemistries over local and geographic scales. *Oecologia*, 2012, 168(1): 187-197.
- [37] Liu Y J, He J X, Shi G X, An L Z, Öpik M, Feng H Y. Diverse communities of arbuscular mycorrhizal fungi inhabit sites with very high altitude in Tibet Plateau. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 78(2): 355-365.
- [38] Vandenkoornhuysen P, Husband B, Daniell T J, Watson I J, Duck J M, Fitter A H, Young J P W. Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Molecular Ecology*, 2002, 11(8): 1555-1564.
- [39] Klironomos J, Zobel M, Tibbett M, Stock W D, Rillig M C, Parrent J L, Moora M, Koch A M, Facelli J E, Facelli E, Dickie I A, Bever J D. Forces that structure plant communities: quantifying the importance of the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 2011, 189(2): 366-370.
- [40] Bever J D. Preferential allocation, physio-evolutionary feedbacks, and the stability and environmental patterns of mutualism between plants and their root symbionts. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1503-1514.
- [41] Mack K M L, Bever J D. Coexistence and relative abundance in plant communities are determined by feedbacks when the scale of feedback and dispersal is local. *Journal of Ecology*, 2014, 102(5): 1195-1201.
- [42] Bauer J T, Koziol L, Bever J D. Local adaptation of mycorrhizae communities changes plant community composition and increases aboveground productivity. *Oecologia*, 2020, 192(3): 735-744.
- [43] Semchenko M, Leff J W, Lozano Y M, Saar S, Davison J, Wilkinson A, Jackson B G, Pritchard W J, De Long J R, Oakley S, Mason K E, Ostle N J, Baggs E M, Johnson D, Fierer, N, Bardgett R D. Fungal diversity regulates plant-soil feedbacks in temperate grassland. *Science Advances*, 2018, 4(11): eaau4578.
- [44] O'Connor P J, Smith S E, Smith F A. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 209-218.
- [45] Wagg C, Jansa J, Stadler M, Schmid B, van der Heijden M G A. Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant-plant competition. *Ecology*, 2011, 92(6): 1303-1313.
- [46] Petermann J S, Fergus A J F, Turnbull L A, Schmid B. Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology*, 2008, 89(9): 2399-2406.
- [47] Mangan S A, Schnitzer S A, Herre E A, Mack K M L, Valencia M C, Sanchez E I, Bever J D. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 2010, 466(7307): 752-755.
- [48] Bennett J A, Cahill Jr J F. Fungal effects on plant-plant interactions contribute to grassland plant abundances: evidence from the field. *Journal of*

- Ecology, 2016, 104(3): 755-764.
- [49] Vogelsang K M, Bever J D. Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. Ecology, 2009, 90(2): 399-407.
- [50] Menzel A, Hempel S, Klotz S, Moora M, Pyšek P, Rillig M C, Zobel M, Kühn I. Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species. Ecology, 2017, 98(1): 92-102.
- [51] Pringle A, Bever J D, Gardes M, Parrent J L, Rillig M C, Klironomos J N. Mycorrhizal Symbioses and Plant Invasions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2009, 40: 699-715.
- [52] Johnson N C, Zak D R, Tilman D, Pfleger F L. Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. Oecologia, 1991, 86(3): 349-358.
- [53] Hoeksema J D, Chaudhary V B, Gehring C A, Johnson N C, Karst J, Koide R T, Pringle A, Zabinski C, Bever J D, Moore J C, Wilson G W T, Klironomos J N, Umbanhowar J. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. Ecology Letters, 2010, 13(3): 394-407.
- [54] Janos D P. Mycorrhizae influence tropical succession. Biotropica, 1980, 12(2): 56-64.
- [55] Koziol L, Bever J D. Mycorrhizal response trades off with plant growth rate and increases with plant successional status. Ecology, 2015, 96(7): 1768-1774.
- [56] Koziol L, Bever J D. AMF, phylogeny, and succession: specificity of response to mycorrhizal fungi increases for late-successional plants. Ecosphere, 2016, 7(11): e01555.
- [57] Koziol L, Bever J D. The missing link in grassland restoration: arbuscular mycorrhizal fungi inoculation increases plant diversity and accelerates succession. Journal of Applied Ecology, 2017, 54(5): 1301-1309.
- [58] Koziol L, Bever J D. Mycorrhizal feedbacks generate positive frequency dependence accelerating grassland succession. Journal of Ecology, 2019, 107(2): 622-632.
- [59] Miller T E, Burns J H, Munguia P, Walters E L, Kneitel J M, Richards P M, Mouquet N, Buckley H L. A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory. The American Naturalist, 2005, 165(4): 439-448.
- [60] Delaux P M, Schornack S. Plant evolution driven by interactions with symbiotic and pathogenic microbes. Science, 2021, 371(6531): eaba6605. doi:10.1126/science.aba6605.
- [61] Tedersoo L, Bahram M, Zobel M. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. Science, 2020, 367(6480): eaba1223. doi:10.1126/science.aba1223.
- [62] Bever J D, Broadhurst L M, Thrall P H. Microbial phylotype composition and diversity predicts plant productivity and plant-soil feedbacks. Ecology Letters, 2013 16(2): 167-174.
- [63] van der Putten W H, Van Dijk C, Peters B A M. Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. Nature, 1993, 362(6415): 53-56.
- [64] Mitchell C E, Agrawal A A, Bever J D, Gilbert G S, Hufbauer R A, Klironomos J N, Maron J L, Morris W F, Parker I M, Power A G, Seabloom E W, Torchin M E, Vázquez D P. Biotic interactions and plant invasions. Ecology Letters, 2006, 9(6): 726-740.
- [65] Eppinga M B, Baudena M, Johnson D J, Jiang J, Mack K M L, Strand A E, Bever J D. Frequency-dependent feedback constrains plant community coexistence. Nature Ecology & Evolution, 2018, 2(9): 1403-1407.
- [66] Gilbert G S. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. Annual Review of Phytopathology, 2002, 40: 13-43.
- [67] Parker I M, Saunders M, Bontrager M, Weitz A P, Hendricks R, Magarey R, Suiter K, Gilbert G S. Phylogenetic structure and host abundance drive disease pressure in communities. Nature, 2015, 520(7548): 542-544.
- [68] Rowe H I, Brown C S, Paschke M W. The influence of soil inoculum and nitrogen availability on restoration of high-elevation steppe communities invaded by *bromus tectorum*. Restoration Ecology, 2009, 17(5): 686-694.
- [69] Stein C, Reißmann C, Hempel S, Renker C, Buscot F, Prati D, Auge H. Interactive effects of mycorrhizae and a root hemiparasite on plant community productivity and diversity. Oecologia, 2009, 159(1): 191-205.
- [70] van der Heijden M G A, Verkade S, de Bruin S J. Mycorrhizal fungi reduce the negative effects of nitrogen enrichment on plant community structure in dune grassland. Global Change Biology, 2008, 14(11): 2626-2635.
- [71] van der Putten W H. Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation. Ecology, 2003, 84(9): 2269-2280.
- [72] Werner G D A, Strassmann J E, Ivens A B F, Engelmoer D J P, Verbruggen E, Queller D C, Noe R, Johnson N C, Hammerstein P, Kiers E T. Evolution of microbial markets. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(4): 1237-1244.
- [73] Brandt A J, de Kroon H, Reynolds H L, Burns J H. Soil heterogeneity generated by plant-soil feedbacks has implications for species recruitment and coexistence. Journal of Ecology, 2013, 101: 277-286.
- [74] 徐驰, 王海军, 刘权兴, 王博. 生态系统的多稳态与突变. 生物多样性, 2020, 28(11): 1417-1430.
- [75] 张 骞, 马 丽, 张中华, 徐文华, 周秉荣, 宋明华, 乔安海, 王 芳, 余延娟, 杨晓渊, 郭 婧, 周华坤. 青藏高原寒区退化草地生态恢复: 退化现状、恢复措施、效应与展望. 生态学报, 2019, 39(20): 7441-7451.
- [76] 蒋胜竞, 冯天骄, 刘国华, 贺金生. 草地生态修复技术应用的文献计量分析. 草业科学, 2020, 37(4): 685-702.