

DOI: 10.5846/stxb202203110590

李茜,王晖,栾军伟,高丙,王 一,刘世荣.树种多样性和土壤微生物多样性对人工林生产力的影响.生态学报,2023,43(12):4984-4994.

Li X, Wang H, Luan J W, Gao B, Wang Y, Liu S R. Effects of tree species diversity and soil microbial diversity on stand productivity in plantations. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(12): 4984-4994.

树种多样性和土壤微生物多样性对人工林生产力的影响

李 茜^{1,2}, 王 晖², 栾军伟¹, 高 丙¹, 王 一¹, 刘世荣^{2,*}

1 国际竹藤中心竹藤资源与环境研究所, 国家林业和草原局/北京市共建竹藤科学与技术重点实验室, 北京 100102

2 国家林业和草原局森林生态与环境重点实验室, 中国林业科学院森林生态环境与自然保护研究所, 北京 100091

摘要: 林分生产力通常会随着树种多样性增加而增加, 但不同营养级生物多样性以及树种和土壤微生物多样性之间的相互作用如何影响生产力目前尚不清楚。以亚热带不同丰富度和树种组成的人工林为研究对象, 从物种、功能性状、遗传三个维度的树种多样性以及土壤真菌和细菌系统发育多样性, 探究了中国亚热带人工林树种多样性和土壤微生物多样性对林分生产力的影响。研究发现, 林分生产力随树种功能多样性 (FD) ($P < 0.001$)、比叶面积群落加权均值 ($CWM-SLA$) ($P < 0.01$)、树种系统发育多样性 (PD) ($P < 0.05$) 和土壤真菌多样性 (PDF) ($P < 0.01$) 的增加而显著增加, 分别解释了林分生产力总变异的 12.86%、6.80%、3.67% 和 3.08%。 FD 和 $CWM-SLA$ 可分别通过增加土壤真菌、细菌多样性而间接提高林分生产力。研究结果表明多营养级生物多样性是维持高水平林分生产力的基础, 树种多样性和土壤微生物多样性之间的自上而下的级联效应在调节生态系统生产力方面发挥着重要作用。

关键词: 人工林; 树种多样性; 土壤微生物多样性; 生产力

Effects of tree species diversity and soil microbial diversity on stand productivity in plantations

LI Xi^{1,2}, WANG Hui², LUAN Junwei¹, GAO Bing¹, WANG Yi¹, LIU Shirong^{2,*}

1 Institute of Resources and Environment, International Centre for Bamboo and Rattan, Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration/Beijing for Bamboo & Rattan Science and Technology, Beijing 100102, China

2 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: Forest productivity generally increases with tree species diversity. However, it is unclear how biodiversity of different trophic-level and interactions between tree species diversity and soil microbial diversity affect stand productivity. In this study, we selected plantations with different tree species richness and compositions in subtropical China, to investigate the effects of tree species diversity and soil microbial diversity on stand productivity, by using indicators of tree species richness, functional traits diversity, phylogenetic diversity as well as phylogenetic diversity of soil fungi and bacteria. The results showed that stand productivity increased significantly with tree functional diversity (FD) ($P < 0.001$). Community weighted mean of specific leaf area ($CWM-SLA$) ($P < 0.01$), phylogenetic diversity (PD) ($P < 0.05$) and soil fungal diversity (PDF) ($P < 0.01$), explaining 12.86%, 6.80%, 3.67%, and 3.08% of the total variance in stand productivity, respectively. FD and $CWM-SLA$ can indirectly improve stand productivity by increasing the diversity of soil fungi and bacteria, respectively. Our findings suggest that pluritrophic biodiversity is conducive to maintain a high level stand

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (31930078); 国家自然科学基金延续项目 (CAFNSSFC201801)

收稿日期: 2022-03-11; **网络出版日期:** 2023-02-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liusr@caf.ac.cn

productivity, and the top-down cascading effect between tree species diversity and soil microbial diversity plays an important role in shaping ecosystem productivity.

Key Words: plantation; above-ground tree species diversity; below-ground microbial diversity; productivity

人工林作为森林生态系统的重要组成部分,为人类提供了大量的生态产品和服务,其中生产力一直是我国人工林经营的主要目标之一。尽管近几十年我国人工林面积不断扩展,位居世界第一,但单位面积的生产力仍未得到提升^[1-2]。从面积扩大转变为提高单位面积的生产力是我国人工林现阶段亟需解决的问题之一^[3]。大量研究表明多树种混交林能比纯林提高生产力^[4-5],然而这一结论主要来源于树种多样性和生产力之间的正相关关系,而忽视生态系统功能强烈依赖于不同营养级生物多样性以及树种和土壤生物多样性之间的复杂相互作用^[6-8]。因此,阐明树种多样性和土壤生物多样性如何影响生产力,对于采用适宜森林经营措施提高人工林生产力至关重要。

在过去的几十年中,大量的研究旨在回答这样一个问题:树种多样性对生态系统的功能尤其是生产力是否至关重要?研究者分别从物种、功能性状以及系统发育三个维度的多样性去探讨了树种多样性对生产力的影响^[9-11]。大多数研究发现物种多样性(多指物种丰富度)可以促进关键森林生态系统功能,尤其是生产力^[12-13]。然而,功能性状直接影响着生态系统功能^[14],树种多样性很大程度上是通过树种功能性状组成特征来影响生态系统功能而并非树种丰富度^[15]。因此,基于树种功能特征的定量信息,即功能多样性和功能性状来评价物种多样性与生产力之间的关系更为合适^[16]。功能性状是指对植物体定植、存活、生长和死亡具有潜在显著影响的一系列植物属性,通常使用群落权重均值来计算群落内某功能性状。功能性状对生产力的影响由“质量比假说”支持^[17-18]:由具有高(或低)某功能性状值的物种组成的林分会提高生产力。功能多样性主要研究群落有机体功能性状值的范围和分布^[19],用来量化群落功能性状的变异或多变量性状差异、物种相似或相异程度的相对大小方法^[16]。功能多样性对生产力的效应由“互补假说”支持^[20]:在同一林分中,不同树种间功能性状的差异使得它们具有不同的资源利用和获取的策略,促进了资源利用的互补性,进而提高了生产力。此外,基于进化遗传学的系统发育多样性作为多样性的重要组成部分,也是影响生产力的主要因子,尤其是在温带和热带森林生态系统^[21]。

越来越多的研究阐明了地下生物多样性(例如,土壤微生物多样性)在维持生态系统功能方面的作用^[22]。土壤微生物在全球物种多样性中占很大一部分,并影响包括生产力在内的多种生态系统功能和服务,在生态系统中扮演着重要角色^[23]。近年来,地上与地下过程间^[24]、植物与土壤微生物间^[25]相互作用对生产力影响受到了重视。一方面树种多样性的变化势必对凋落物的数量和质量、根系生物量产生影响,而凋落物、根系生物量等作为土壤微生物的重要营养物质来源,其数量和质量的变化都对土壤微生物的多样性起着调节作用^[26-27]。另一方面,树种多样性也可通过调节小气候和生境调控微生物多样性^[28]。因此,这种自上而下的树种多样性和土壤微生物多样性间相互作用对生产力的影响也至关重要,但仍不清楚如何影响生产力。上述认知的不足限制了管理者科学地制定森林经营措施以维持高的森林生产力。

本研究在我国南方亚热带地区选择不同丰富度和树种组成的人工林开展树种多样性和土壤微生物多样性对生产力影响的研究。本研究假设:1)树种多样性和土壤微生物多样性均对生产力有直接的正影响。2)树种多样性也可通过调控微生物多样性而间接影响生产力。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

在中国南方亚热带9个地区,包括四川省平武县、四川省彭州市、湖北省宜昌市、湖南省长沙市、江西省泰和县、江西省信丰县、江西省龙南市、广东省乐昌市、广西自治区凭祥市选择人工林样地,各实验地基础信息见表1。研究区概况简介如下:四川省平武县,海拔1150—3260m,年均温度为11℃,年平降雨量达1187mm,自

然植被类型以山地常绿阔叶林以及山地落叶阔叶林为主;四川省彭州市,海拔 1073—4812m。年均温为 13℃,年降雨量为 867mm,自然植被类型为亚热带常绿阔叶林;湖北省宜昌市,年均气温 8℃,年均降水量 1400—1600mm,植被以常绿阔叶林带和常绿落叶阔叶混交林带等为主;湖南省长沙市,海拔 23.5—300m,年平均气温 17.2℃,年均降水量 1400—2200mm,自然植被以亚热带常绿阔叶林为主;江西省泰和县,海拔 100m 左右,年平均气温为 17.9℃,年均降水量达 1489mm,自然植被类型以常绿阔叶林、亚热带针叶林为主;江西省信丰县,一般海拔 300—500m,年平均气温 19.5℃,年平均降雨量 1511mm,自然植被类型以中亚热带常绿阔叶林为主;江西省龙南市,海拔 280—1430m,年平均气温 16.4℃,区内年降水量为 2155.6mm,自然植被类型以亚热带常绿阔叶林为主;广东乐昌,海拔 400m 左右,年均气温 19.6℃,年均降雨量 1500mm,自然植被类型以中亚热带常绿阔叶林为主;广西自治区凭祥市,年均气温为 20.5—21.7℃,年平均降水 1200—1500mm,自然植被类型以南亚热带季雨林和常绿阔叶林为主。

1.2 样地设置与调查

于 2018 年生长季(5 月—10 月)在中国南方亚热带 9 个地区地点设置人工林样地,选择了不同树种丰富度的人工林,同时为了探究功能和系统发育多样性对林分生产力的影响,在每个树种丰富度梯度上包含了不同的树种组成,树种包括杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、柳杉(*Cryptomeria japonica*)、黄钟木(*Tabebuia chrysantha*)、水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、华山松(*Pinus armandii*)、日本落叶松(*Larix kaempferi*)、槲栎(*Quercus aliena*)、乌冈栎(*Quercus phillyraeoides*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、樟树(*Cinnamomum camphora*)、檫木(*Sassafras tzumu*)、赤楠(*Syzygium buxifolium*)、湿地松(*Pinus elliotii*)、板栗(*Castanea mollissima*)、白栎(*Quercus fabri*)、落木石楠(*Photinia davidsoniae*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、木荷(*Schima superba*)、米槠(*Castanopsis carlesii*)、拟赤杨(*Alniphyllum fortunei*)、桤木(*Alnus cremastogyne*)、翅荚木(*Zenia insignis*)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)、黄樟(*Cinnamomum parthenoxylon*)、乐昌含笑(*Michelia chapensis*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、大叶栎(*Quercus griffithii*)、灰木莲(*Manglietia glauca*)。在每个样地中设置了 3 个 20m×20m 重复,共设置了 177 个样方(详细样地信息见表 1)。在每个样方内进行每木检尺,记录树种名称、胸径、树高、冠幅、样方名称、采样日期、坡度、坡向、经纬度、海拔等信息。样方内每一种乔木随机选择 5 株,每株采集 5 片顶端向阳面的健康成熟叶,每种树共采集 25 片。在距地面 1.3m 处垂直于山坡方向用直径为 5.1mm 的生长锥分别从南北方向、东西方向采集树芯,每种树共采集 10 个树芯。在每个 20m×20m 样方内 S 形布点采集土样,使用直径为 5.0cm 土钻收集 0—10cm 的表层土壤样品并混合均匀,去除石砾、钙核、根系、动植物残体等杂物,过 2mm 筛后分于-20℃储存用于测定微生物多样性。

1.3 树种功能性状选择与测定

选取了与植物生长密切相关的 5 个关键的功能性状,分别是比叶面积、叶片氮含量、叶片磷含量、叶片干物质质量以及木材密度。比叶面积影响着叶片的光资源获取和碳固定的效率,它通常与潜在的相对生长速率呈正相关,而叶片干物质质量往往与比叶面积成反比,与潜在相对生长速率呈负相关^[29]。由较高的叶片氮、磷含量植物组成的群落通常能提供更多的地上生物量^[30]。木材经济学谱系认为具有较低的木材密度的树种往往更趋向于采用获取策略而具有较高的相对生长速率^[31]。

将每个样方内采集的新鲜叶片及时带回实验室,对叶片使用万分之一的天平进行鲜重测定,继而使用佳能扫描仪扫描叶片,经由 Image J 软件测算出叶面积,然后将叶片放入 105℃ 的烘箱恒温杀青 0.5h,之后在 75℃ 下烘干至恒重,测量其干重,鲜叶的单位面积与其干重之比即为比叶面积(cm^2/g),叶片干重与叶片鲜重的比值为叶片干物质质量(g/g)。将烘干后的叶片用球形研磨仪磨碎并混合均匀,用钼锑抗比色法测定叶片磷含量(g/kg),使用 ECS4010/4024 元素分析仪测定叶片氮含量(g/kg)。将树芯使用量筒排水法测得其体积,随后置于 80℃ 的烘箱内烘干至恒重后并测定干质量,树芯干质量与体积的比值即为木材密度(g/cm^3)。

表 1 样地信息
Table 1 Main features of sampling sites

样点 Site	平武	彭州	宜昌	长沙	泰和	信丰	龙南	乐昌	凭祥
经纬度 Latitude and longitude	32°10'56"N 104°19'23"E	31°15'44"N 103°48'45"E	31°4'43"N 110°56'50"E	28°10'9"N 112°51'21"E	26°44'19"N 115°4'14"E	25°6'37"N 115°11'56"E	24°32'48"N 114°24'28"E	25°6'14"N 113°31'11"E	22°3'21"N 106°51'19"E
海拔 Elevation/m	1130—1340	1190—1240	1695—1720	75—90	105—120	265—287	440—500	390—421	320—410
年均温 Mean annual temperature/℃	11	13	8	17.2	17.9	19.5	16.4	19.6	20.5
年均降雨 Mean annual precipitation/mm	1187	867	1467	1426	1489	1511	2155	1500	1200
坡度 Slop/(°)	15—18	24—25	7—10	12—15	11—15	21—24	13—16	10—14	8—11
坡向 Aspect	SW	SE	N	NE	SW	SE	S	SW	SE
样方 Plots	18	15	21	24	15	24	24	18	18
丰富度及树种组成 Tree species richness and compositions	1:水杉 2:杉木+水杉 3:杉木+水杉+柳 柳杉;杉木+柳 杉+青冈栎 4:杉木+水杉+柳杉+青冈栎; 杉木+水杉+柳杉+黄钟木	1:柳杉;青冈栎 2:杉木+柳杉 3:杉木+柳杉+青冈栎;杉木+柳杉+黄钟木	1:华山松 2:榿栎+华山松 3:榿栎+日本落叶松+杉木;榿栎+杉木+马尾松 4:杉木+榿栎+日本落叶松+马尾松 5:榿栎+杉木+榿栎+马尾松+日本落叶松	1:樟树;杉木 2:杉木+樟树;杉木+榿木 3:杉木+樟树+榿木 4:杉木+樟树+榿木+马尾松 5:榿木+马尾松+赤楠	1:湿地松 2:马尾松+湿地松 3:杉木+木荷+青冈栎 5:湿地松+木荷+白栎+落木石楠+板栗;湿地松+池杉+木荷+白栎+枫香	1:杉木 2:杉木+湿地松;杉木+枫香 3:南酸枣+桉木+杉木;杉木+湿地松+丝栗栲 4:杉木+翅荚木+南酸枣+拟赤杨;杉木+湿地松+丝栗栲+拟赤杨 5:杉木+木荷+拟赤杨+南酸枣+翅荚木	1:米槠;紫树 2:杉木+米槠;杉木+紫树 3:杉木+木荷+黄樟 4:杉木+枫香+丝栗栲+拟赤杨 5:枫香+甜槠+杉木+木荷+拟赤杨;米槠+杉木+枫香+黄樟木+丝栗栲	1:乐昌含笑;木荷 2:杉木+木荷;木荷+乐昌含笑 3:红锥+枫香+马尾松 4:杉木+黄端木+枫香+木荷	1:马尾松;红锥 2:杉木+红锥 3:马尾松+杉木+大叶栎;杉木+红锥+七叶树 4:马尾松+红锥+灰木莲+大叶栎

1.4 树种多样性的计算

本研究分别从物种、功能性状以及系统发育等三个维度计算了树种多样性。利用物种丰富度 (species richness, *SR*) 量化物种多样性。使用 Phyloomatic (<http://www.phylodiversity.net>) 构建了系统发育树, 计算最广泛使用的系统发育多样性指数 (Faith's phylogenetic diversity, *PD*), 其代表群落中所有树种系统发育树的分支长度的总长度。分别使用功能离散度指数、群落权重均值 (community-weighted mean, *CWM*) 量化功能多样性 (functional diversity, *FD*) 和群落功能性状。为排除 5 个功能性状间可能存在的冗余问题, 采用了主成分分析, 以选择符合本研究的功能性状。主成分分析研究结果表明 (如图 1 所示), 第一轴解释了总体变异的 51.3%, 叶片氮含量群落权重均值 (community-weighted mean values of leaf nitrogen content, *CWM-LNC*)、以及比叶面积群落权重均值 (community-weighted mean values of specific leaf area, *CWM-SLA*) 三个指标彼此正相关, 与叶片干物质质量群落权重均值 (community-weighted mean values of leaf dry matter content, *CWM-LDMC*) 负相关, 这 4 个指标均与第一轴密切相关, 且比叶面积与第一轴相关性最大; 第二轴解释了总体变异的 34.4%, 木材密度群落权重均值 (community-weighted mean values of wood density, *CWM-WD*) 与第二轴相关性最大, 因此最终选择了 *CWM-SLA* 和 *CWM-WD* 指征林分的功能性状。

1.5 微生物多样性的测定

土壤微生物主要针对土壤真菌和细菌的多样性研究, 采用系统发育多样性指数表征土壤细菌和真菌多样性。

使用 MO-BIO PowerSoil Isolation Kit (MO BIO Laboratories, Carlsbad, USA) 试剂盒从 0.25g 土壤样品中提取微生物总 DNA, 土壤样品 DNA 质量和浓度利用 NanoDrop 分光光度计提取。然后根据 illumina Miseq 高通量测序的要求完成双向测序, 利用两步 PCR 扩增的常用方法构建文库。选用了 16S rRNA 的 V4-V5 区序列、ITS1 DNA 序列别作为土壤样品中细菌和真菌的目标基因。细菌 16S rRNA 的 V4 和 V5 区序列使用特异性引物 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3') 和 926R (5'-CCGTCGAATTCMTTGTGAGTTT-3'), 真菌 ITS1 DAN 区使用特异性引物 ITS1F (5'-CTTGTCATT AGAGGAAGTAA-3') 和 ITS1R (5'-GCTGCGTTCTTCATC GATGC-3') 进行 PCR (polymerase chain reaction) 扩增。PCR 扩增产物双端测序分析在 Illumina MiSeq 平台上进行。

土壤微生物目标片段的 PCR 产物测序完成后, 首先根据 barcode 区分每个样本, 然后质控和过滤序列质量, 再依据 overlap 的关系进行拼接, 最后再一次进行质控和过滤, 并最终得到优化序列。使用 Usearch 软件将优质序列基于 97% 的相似水平进行 OTU 聚类 (operational taxonomic units), 并利用 QIIME (Version 1.7.0) 软件依据样本文库的 OTUs 丰度信息计算土壤样品的细菌和真菌系统发育多样性指数 (Phylogenetic diversity of bacteria, *PDB*; Phylogenetic diversity of fungi, *PDF*)。

1.6 生产力的测定

生产力从树木年轮数据中获得。将采集的树芯带回实验室经固定、风干、打磨后, 利用 LINTAB TM-6 测量仪 (德国) 测量年轮宽度。胸径依次减去历年 2 个树芯年轮宽度之和得到历年单木第 n 年的胸径, 然后通

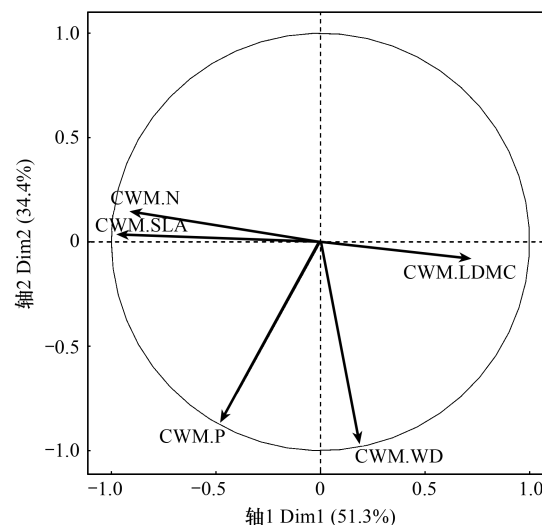


图 1 5 个性状的群落权重均值的主成分分析

Fig.1 Principal component analyses (PCA) of community-weighted mean (CWM) values of 5 traits

CWM.P: 叶片磷含量的群落权重均值; CWM.N: 叶片氮含量的群落权重均值; CWM.SLA: 叶片比叶面积的群落权重均值; CWM.LDMC: 叶片干物质质量的群落权重均值; CWM.WD: 木材密度的群落权重均值

过每种树的异速生长方程^[32-33]并结合样地面积和株数将每年的径向增量转换为年度生物量增长,最后将平均年度生物量增长量作为生产力。

1.7 数据处理及分析

利用线性混合效应模型来检验树种丰富度、功能多样性、系统发育多样性、比叶面积群落权重均值、木材密度群落权重均值和地下微生物多样性是否以及如何影响生产力,基于最大似然(ML)估计建立了完整的初始模型:

$$AWP_{ij} = \beta_0 + \beta_1 \times (SR)_{ij} + \beta_2 \times (PD)_{ij} + \beta_3 \times (FD)_{ij} + \beta_4 \times (CWM-SLA)_{ij} + \beta_5 \times (CWM-WD)_{ij} + \beta_6 \times (PDF)_{ij} + \beta_7 \times (PDB)_{ij} + \pi_i + \varepsilon$$

其中, i 和 j 是第 i 个样方和第 j 个地区; AWP_{ij} 为 j 点 i 地块的生产力; $\beta_0-\beta_7$ 是待估计的参数; π_i 是将样地区域作为随机因子; ε 是残差。利用分段结构方程建模,以测试树种丰富度、树种功能组成、微生物多样性和生产力之间的直接和间接关系。首先假设树种多样性和土壤微生物多样性直接影响生产力,而树种多样性也可通过影响土壤微生物多样性间接调控生产力,建立初始模型(如图2所示)。使用 Akaike 信息准则(AICc)进行最优模型的评估,AIC 最低且 Akaike 权重最高的则为最优模型。方差分解量化最优线性混合效应模型中各因子对生产力总变异的解释比例。在建模之前,所有数据均采用 z-score 法进行标准化处理。所有统计分析均在 R 3.6.2^[34]中进行,所有数据分析采用“FD”^[35]、“ggplot2”^[36]、“lme4”^[37]、“partR2”^[38]、“piecewiseSEM”^[39]和“vegan”^[40]包。

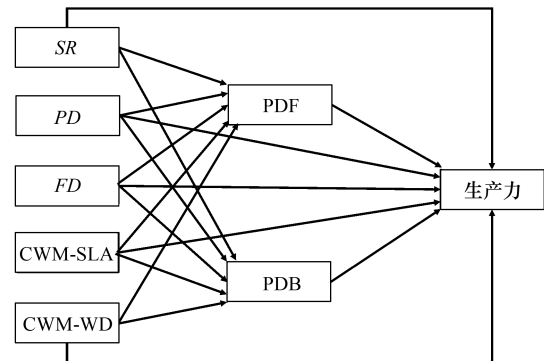


图2 树种多样性、土壤微生物多样性和生产力之间的假设关系

Fig.2 Hypothetical relationships between tree diversity, soil microbial diversity and stand productivity

SR:物种丰富度;FD:功能多样性;CWM-SLA:比叶面积群落权重均值;CWM-WD:木材密度群落权重均值;PD:树种系统发育多样性;PDF:真菌系统发育多样性;PDB:细菌系统发育多样性

2 结果与分析

2.1 树种多样性和微生物多样性对生产力的影响

最优线性混合效应模型表明(表2),生产力随 $FD(P<0.001)$ 、 $CWM-SLA(P<0.01)$ 、 $PD(P<0.05)$ 和 $PDF(P<0.01)$ 的增加而显著增加。对最优模型进行方差分解表明,树种多样性解释了生产力大部分变异,其中 FD 是最主要的驱动因子, FD 、 $CWM-SLA$ 以及 PD 分别解释了地上木材生产力总变异的12.86%、6.80%、3.67%(图3)。在微生物多样性对生产力的影响方面,仅 PDF 对生产力有显著影响,解释了生产力总变异的3.08%(图3)。

表2 最优混合线性模型

Table 2 Optimal mixed linear model

变量 Variable	固定因子 Fixed effects	系数估计值 Estimate	标准误 SEM	df	t	P
生产力 Productivity	Intercept	0.13	0.234	7.177	0.565	0.590
	FD	0.30	0.093	162.2	3.262	0.001
	CWM-SLA	0.19	0.062	150.5	2.190	0.030
	CWM-WD	0.11	0.081	163.2	1.50	0.136
	PD	0.17	0.115	156.1	1.993	0.048
	PDF	0.16	0.076	164.0	2.116	0.040

FD:功能多样性;CWM-SLA:比叶面积群落权重均值;CWM-WD:木材密度群落权重均值;PD:树种系统发育多样性;PDF:真菌系统发育多样性

2.2 树种多样性和微生物多样对生产力的直接和间接影响

分段结构方程模型中各因子对生产力直接和间接的影响解释了生产力总变异的 39% (图 4)。分段结构方程模型分析结果发现 *FD*、*CWM-SLA*、*PD* 和 *PDF* 对生产力均有显著的直接正效应 ($P < 0.05$), 其中 *FD* 和 *CWM-SLA* 也可通过调控 *PDF* 和 *PDB* 的变化而间接影响生产力, *FD* 和 *CWM-SLA* 的增加分别促进了 *PDF*、*PDB* 的显著增加 ($P < 0.05$) (图 4)。*FD*、*SR*、*CWM-SLA*、*PD*、*PDF* 和 *PDB* 标准化效应分别为 0.30、0.09、0.19、0.14、0.13、0.07 (图 4)。

3 讨论

3.1 树种 *FD*、*CWM-SLA*、*PD* 和土壤 *PDF* 对生产力的影响

本研究发现 *FD* 是影响生产力最重要的因子, 之前的研究也证实了生产力随 *FD* 的增加而显著增加^[41]。表明树种间功能性状的差异 (功能多样性) 促进资源利用互补性, 有利于提高林分生产力。一般来说, 树种间功能性状的差异可以通过促进生态位互补来改变相互竞争作用, 减少树种之间的种间竞争^[42]。因此, 在高功能多样性的林分中可以更有效地利用有限的资源, 尤其是与光捕获和利用相关的功能性状的异质性 (例如比叶面积和叶片氮磷含量) 经常被发现直接有助于提高生产力^[43]。此外, 具有较高功能多样性的林分也可以通过树种间耐荫性^[4]、叶物候^[44]、根系分布^[45] 的差异提高资源利用效率, 进而提高生态系统生产力。不同功能性状的树种混交也可以通过减少特定病原体对生态系统功能产生正效应^[46]。

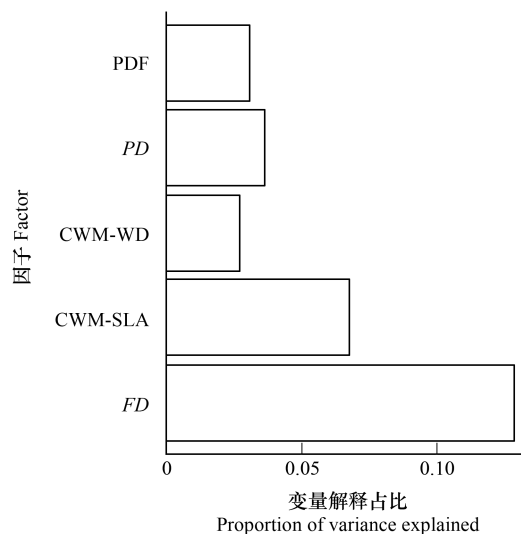


图 3 各因子对生产力的重要性

Fig.3 Importance of each factor on stand productivity

FD: 功能多样性; *CWM-SLA*: 比叶面积群落权重均值; *CWM-WD*: 木材密度群落权重均值; *PD*: 树种系统发育多样性; *PDF*: 真菌系统发育多样性

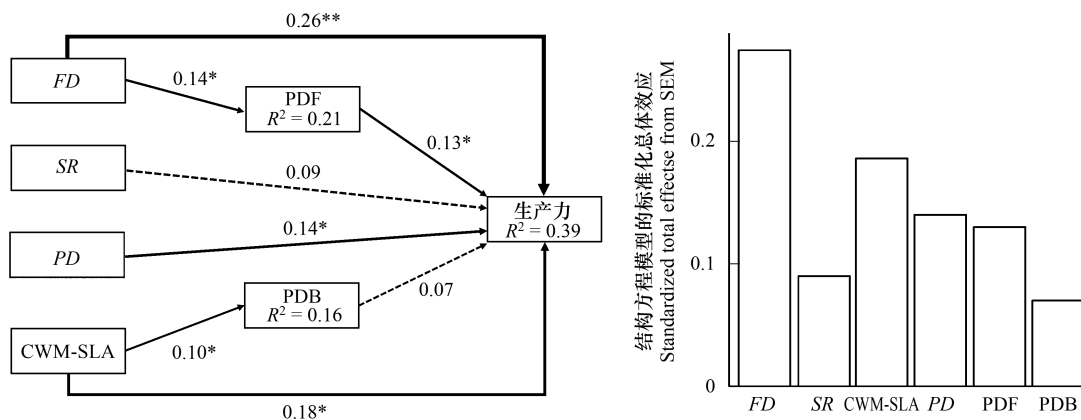


图 4 地上树种多样性和地下微生物多样性对生产力的直接和间接影响

Fig.4 Direct and indirect effects of above-ground tree species diversity and below-ground microbial diversity on stand productivity

实心箭头表示正相关 ($p < 0.05$), 虚线代表相关性不显著; *, ** 和 *** 分别指在 0.05、0.01 和 0.001 水平上的显著差异; *FD*: 功能多样性; *SR*: 物种丰富度; *CWM-SLA*: 比叶面积群落权重均值; *PD*: 树种系统发育多样性; *PDF*: 真菌系统发育多样性; *PDB*: 细菌系统发育多样性

本研究中, 也表明 *CWM-SLA* 对生产力有重要影响。这一结果与之前的研究一致, 比叶面积是与生长相关的关键功能性状, 地上植物生长随 *CWM-SLA* 增加而显著增长^[47]。比叶面积与光截获效率策略密切相

关^[48],当林分具有更高的比叶面积时,能截获更多的光资源进而促进植物生长、提高生产力。此外,具有较高比叶面积的林分往往能产生易分解的凋落物,进而提高土壤养分^[49],籍以促进生长。如之前研究的结果所述,由功能多样性反映的生态位互补假说和群落功能性状反映的选择假说共同驱动了生产力的变异,它们并非必然相互排斥^[50]。

系统发育多样性通常被认为是生态系统生产力的有效预测因子,本研究中树种系统发育多样性与生产力之间存在着显著的正相关关系。这可能是因为进化的多样性促进了生态位分化,林分中亲缘关系较远的树种减少了物种间资源利用的重叠,有利于提高资源利用率,进而提高生产力^[11]。在美国 79324 个森林中也发现系统发育多样性显著提高了森林生物量^[51]。值得注意的是,生产力并未随树种丰度的增加而显著增加,表明在预测人工林生态系统生产力变异时,基于树种功能性状以及遗传的多样性比物种多样性更适合。这是因为传统的树种丰富度等物种多样性指标往往默认每一个物种在生态系统中有相同的作用和地位^[52],但对生态系统功能起作用的并不是物种数量本身。

土壤微生物也是影响生产力的关键因子,生产力随 PDF 增加而显著增加。土壤微生物可通过促进根系和凋落物分解、潜在硝化作用和磷保留提高土壤养分,促进植物生长^[53]。并与之前的研究结果类似,树种多样性对生产力的影响比土壤微生物多样性更重要^[54]。尽管土壤微生物多样性对生产力的影响小于树种多样性,但同时考虑树种和土壤微生物多样性对生产力的影响时提高了生物多样性对生产力的预测能力^[55]。这意味着维持高水平的林地生产力需要不同营养级的生物多样性。

3.2 FD 和 CWM-SLA 通过影响微生物多样性调控生产力

生态系统功能通常由不同营养级生物(例如植物和土壤生物体)之间的多种复杂相互作用驱动^[56]。正如本研究结果表明,FD 和 CWM-SLA 分别可通过增加真菌和细菌多样性而间接提高生产力。PDF 随 FD 的增加而显著增加,一方面树种功能多样性可能会增加新的生态位空间,同时促进了小气候和生境的可变性,为更多种类的微生物提供了适宜生存的环境^[57]。另一方面,功能多样性还可以通过促进凋落物功能性状的更大多样化、生态位差异和资源分配来改变微生物群落的分布以及增加微生物多样性^[58],同时促进多种共生(如菌根和根瘤菌)和拮抗(如植物-病原菌)与土壤微生物的相互作用。此外,由于植物的地上和地下特征是协调的,叶片的高功能多样性表明了根系和根系分泌物的多样性^[59],这可能导致根际微生物的生态位高度分化增加真菌多样性,进而加速凋落物分解增加养分回归土壤的速率,最终提高生产力。

CWM-SLA 也可通过调控 PDB 而对生产力产生一定的影响,PDB 随 CWM-SLA 的增加而显著增加。这一结果也在近期的研究中被证实,CWM-SLA 通过增加土壤细菌多样性而间接影响生态功能^[7]。这可能是因为比叶面积高的林分增加了凋落物数量、根系生物量和根系分泌物等微生物所需营养物质来源^[60],提高微生物多样性促进了地上植物生长^[61]。与此相反的是,Fanin 等人的研究中发现土壤细菌的变化主要是由土壤因子引起的而并非植物群落^[62]。因此在将来的研究中,探究不同营养级生物多样性对生产力的影响应考虑土壤、气候、地形等非生物因子。

4 结论

本研究探讨了不同营养级生物多样性以及树种多样性和土壤微生物多样性之间的相互作用如何影响人工生态系统生产力。本研究的主要结论是,树种多样性和土壤微生物多样性共同驱动了林分生产力的变异,树种的 FD、CWM-SLA、PD 以及土壤 PDF 对林分生产力具有直接的正效应,FD 和 CWM-SLA 可分别通过增加真菌和细菌多样性而间接影响林分生产力。研究表明不同营养级的生物多样性对维持高水平的林分生产力具有十分重要作用,树种多样性和土壤生物多样性之间的自上而下的级联效应共同调节了生态系统生产力。

参考文献 (References):

- [1] 张梦雅,王新杰,刘乐,张鹏,付尧.迹地炼山对杉木林植物多样性与土壤特性的影响.东北林业大学学报,2017,45(3):63-67.

- [2] 朱教君, 张金鑫. 关于人工林可持续经营的思考. 科学, 2016, 68(4): 37-40.
- [3] 刘世荣, 杨予静, 王晖. 中国人工林经营发展战略与对策: 从追求木材产量的单一目标经营转向提升生态系统服务质量和效益的多目标经营. 生态学报, 2018, 38(1): 1-10.
- [4] Morin X, Fahse L, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 2011, 14(12): 1211-1219.
- [5] Jucker T, Bouriaud O, Avacaritei D, Coomes D A. Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, 2014, 17(12): 1560-1569.
- [6] Soliveres S, van der Plas F, Manning P, Prati D, Gossner M M, Renner S C, Alt F, Arndt H, Baumgartner V, Binkenstein J, Birkhofer K, Blaser S, Blüthgen N, Boch S, Böhm S, Börschig C, Buscot F, Diekötter T, Heinze J, Hölzel N, Jung K, Klaus V H, Kleinebecker T, Klemmer S, Krauss J, Lange M, Morris E K, Müller J, Oelmann Y, Overmann J, Pašalić E, Rillig M C, Schaefer H M, Schlöter M, Schmitt B, Schöning I, Schrumph M, Sikorski J, Socher S A, Solly E F, Sonnemann I, Sorkau E, Steckel J, Steffan-Dewenter I, Stempfhuber B, Tschapka M, Türke M, Venter P C, Weiner C N, Weisser W W, Werner M, Westphal C, Wilcke W, Wolters V, Wubet T, Wurst S, Fischer M, Allan E. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2016, 536(7617): 456-459.
- [7] Valencia E, Gross N, Quero J L, Carmona C P, Ochoa V, Gozalo B, Delgado-Baquerizo M, Dumack K, Hamonts K, Singh B K, Bonkowski M, Maestre F T. Cascading effects from plants to soil microorganisms explain how plant species richness and simulated climate change affect soil multifunctionality. *Global Change Biology*, 2018, 24(12): 5642-5654.
- [8] Schuldt A, Assmann T, Brezzi M, Buscot F, Eichenberg D, Gutknecht J, Härdtle W, He J S, Klein A M, Kühn P, Liu X J, Ma K P, Niklaus P A, Pietsch K A, Purahong W, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Scholten T, Staab M, Tang Z Y, Trogisch S, Von Oheimb G, Wirth C, Wubet T, Zhu C D, Bruehlheide H. Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 2989.
- [9] van Ruijven J, Berendse F. Diversity-productivity relationships: initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(3): 695-700.
- [10] Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze E D. Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PLoS One*, 2012, 7(5): e36760.
- [11] Srivastava D S, Cadotte M W, MacDonald A A M, Marushia R G, Mirotnick N. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 2012, 15(7): 637-648.
- [12] Paquette A, Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(1): 170-180.
- [13] Liang J J, Crowther T W, Picard N, Wiser S, Zhou M, Alberti G, Schulze E D, McGuire A D, Bozzato F, Pretzsch H, De-Miguel S, Paquette A, Hérault B, Scherer-Lorenzen M, Barrett C B, Glick H B, Hengeveld G M, Nabuurs G J, Pfautsch S, Viana H, Vibrans A C, Ammer C, Schall P, Verbyla D, Tchebakova N, Fischer M, Watson J V, Chen H Y H, Lei X D, Schelhaas M J, Lu H C, Gianelle D, Parfenova E I, Salas C, Lee E, Lee B, Kim H S, Bruehlheide H, Coomes D A, Piotto D, Sunderland T, Schmid B, Gourlet-Fleury S, Sonké B, Tavani R, Zhu J, Brandl S, Vayreda J, Kitahara F, Searle E B, Neldner V J, Ngugi M R, Baraloto C, Frizzera L, Bałazy R, Oleksyn J, Zawila-Niedzwiecki T, Bouriaud O, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Jucker T, Valladares F, Jagodzinski A M, Peri P L, Gonmadje C, Marthy W, O'Brien T, Martin E H, Marshall A R, Rovero F, Bitariho R, Niklaus P A, Alvarez-Loayza P, Chamuya N, Valencia R, Mortier F, Wortel V, Engone-Obiang N L, Ferreira L V, Odeke D E, Vasquez R M, Lewis S L, Reich P B. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 2016, 354(6309): aaf8957.
- [14] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, Walters M B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [15] Tilman D, Fargione J, Wolff B, D'Antonio C, Dobson A, Howarth R, Schindler D, Schlesinger W H, Simberloff D, Swackhamer D. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 2001, 292(5515): 281-284.
- [16] Cadotte M W, Carscadden K, Mirotnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(5): 1079-1087.
- [17] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, 86(6): 902-910.
- [18] Chillo V, Vázquez D P, Amoroso M M, Bennett E M. Land-use intensity indirectly affects ecosystem services mainly through plant functional identity in a temperate forest. *Functional Ecology*, 2018, 32(5): 1390-1399.
- [19] Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 2010, 80(3): 469-484.
- [20] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5330): 1300-1302.

- [21] Chen Y X, Wright S J, Muller-Landau H C, Hubbell S P, Wang Y F, Yu S X. Positive effects of neighborhood complementarity on tree growth in a Neotropical forest. *Ecology*, 2016, 97(3): 776-785.
- [22] Wagg C, Bender S F, Widmer F, van der Heijden M G A. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(14): 5266-5270.
- [23] Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Trivedi C, Eldridge D J, Abades S, Alfaro F D, Bastida F, Berhe A A, Cutler N A, Gallardo A, García-Velázquez L, Hart S C, Hayes P E, He J Z, Hseu Z Y, Hu H W, Kirchmair M, Neuhauser S, Pérez C A, Reed S C, Santos F, Sullivan B W, Trivedi P, Wang J T, Weber-Grullon L, Williams M A, Singh B K. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(2): 210-220.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] Zhou Y, Clark M, Su J Q, Xiao C W. Litter decomposition and soil microbial community composition in three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant and Soil*, 2015, 386(1/2): 171-183.
- [27] Hendriks M, Mommer L, de Caluwe H, Smit-Tiekstra A E, van der Putten W H, de Kroon H. Independent variations of plant and soil mixtures reveal soil feedback effects on plant community overyielding. *Journal of Ecology*, 2013, 101(2): 287-297.
- [28] Zanne A E, Tank D C, Cornwell W K, Eastman J M, Smith S A, FitzJohn R G, McGlinn D J, O'meara B C, Moles A T, Reich P B, Royer D L, Soltis D E, Stevens P F, Westoby M, Wright I J, Aarssen L, Bertin R I, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman M R, Oleksyn J, Soltis P S, Swenson N G, Warman L, Beaulieu J M. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 2014, 506(7486): 89-92.
- [29] Suter M, Edwards P J. Convergent succession of plant communities is linked to species' functional traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2013, 15(4): 217-225.
- [30] Grigulis K, Lavorel S, Krainer U, Legay N, Baxendale C, Dumont M, Kasl E, Arnoldi C, Bardgett R D, Poly F, Pommier T, Schloter M, Tappeiner U, Bahn M, Clément J C. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*, 2013, 101(1): 47-57.
- [31] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [32] 周国逸, 尹光彩, 唐旭利, 温达志, 刘昌平, 旷远文, 王万同. 中国森林生态系统碳储量——生物量方程. 北京: 科学出版社, 2018: 6-100.
- [33] 罗云建, 王效科, 逯非. 中国主要林木生物量模型手册. 北京: 中国林业出版社, 2015: 5-275.
- [34] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2019.
- [35] Laliberté E, Legendre P, Shipley B. FD: Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology. R Package Version 1.0-11, 2011.
- [36] Wickham H, Chang W. ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics. R Package Version 2.2.1, 2018.
- [37] Bates D, Maechler M, Bolker B. lme4: Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes. R Package Version 0.999375-39, 2011.
- [38] Stoffel M A, Nakagawa S, Schielzeth H. partR2: partitioning R^2 in generalized linear mixed models. *PeerJ*, 2021, 9: e11414.
- [39] Lefcheck J S. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology & Evolution*, 2016, 7(5): 573-579.
- [40] Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens M H H, Oksanen M J, Suggests M A S S. The vegan package. *Community Ecology Package*, 2007, 10: 631-637.
- [41] Belluau M, Vitali V, Parker W C, Paquette A, Messier C. Overyielding in young tree communities does not support the stress-gradient hypothesis and is favoured by functional diversity and higher water availability. *Journal of Ecology*, 2021, 109(4): 1790-1803.
- [42] Gross N, Suding K N, Lavorel S, Roumet C. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology*, 2007, 95(6): 1296-1305.
- [43] Schmid B, Niklaus P A. Biodiversity: complementary canopies. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(4): 104.
- [44] Bayer D, Seifert S, Pretzsch H. Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. *Trees*, 2013, 27(4): 1035-1047.
- [45] Jucker T, Bouriaud O, Avacaritei D, Dănilă I, Duduman G, Valladares F, Coomes D A. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity-productivity relationships in Iberian forests. *Journal of Ecology*, 2014, 102(5): 1202-1213.

- [46] Keesing F, Holt R D, Ostfeld R S. Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters*, 2016, 9(4): 485-498.
- [47] Finegan B, Peña-Claros M, de Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte M S, Carreño-Rocabado G, Casanoves F, Díaz S, Eguiguren Velepucha P, Fernandez F, Licona J C, Lorenzo L, Salgado Negret B, Vaz M, Poorter L. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 2015, 103(1): 191-201.
- [48] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [49] Zuskewitz J M, Prescott C E. Relationships among leaf functional traits, litter traits, and mass loss during early phases of leaf litter decomposition in 12 woody plant species. *Oecologia*, 2017, 185(2): 305-316.
- [50] Bragina A, Berg C, Müller H, Moser D, Berg G. Insights into functional bacterial diversity and its effects on Alpine bog ecosystem functioning. *Scientific Reports*, 2013, 3: 1955.
- [51] Potter K M, Woodall C W. Does biodiversity make a difference? Relationships between species richness, evolutionary diversity, and aboveground live tree biomass across U.S. forests. *Forest Ecology and Management*, 2014, 321: 117-129.
- [52] Magurran A E. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Publishing, 2005: 23-46.
- [53] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, Trivedi P, Osanai Y, Liu Y R, Hamonts K, Jeffries T C, Singh B K. Carbon content and climate variability drive global soil bacterial diversity patterns. *Ecological Monographs*, 2016, 86(3): 373-390.
- [54] Yuan Z Q, Ali A, Ruiz-Benito P, Jucker T, Mori A S, Wang S P, Zhang X K, Li H, Hao Z Q, Wang X G, Loreau M. Above- and below-ground biodiversity jointly regulate temperate forest multifunctionality along a local-scale environmental gradient. *Journal of Ecology*, 2020, 108(5): 2012-2024.
- [55] Jing X, Sanders N J, Shi Y, Chu H Y, Classen A T, Zhao K, Chen L T, Shi Y, Jiang Y X, He J S. The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 2015, 6: 8159.
- [56] Duffy J E, Cardinale B J, France K E, McIntyre P B, Thébault E, Loreau M. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 2007, 10(6): 522-538.
- [57] Carney K M, Matson P A. Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: does altering the world belowground matter to ecosystem functioning?. *Ecosystems*, 2005, 8(8): 928-940.
- [58] Gould I J, Quinton J N, Weigelt A, De Deyn G B, Bardgett R D. Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands. *Ecology Letters*, 2016, 19(9): 1140-1149.
- [59] Eisenhauer N, Lanoue A, Strecker T, Scheu S, Steinauer K, Thakur M P, Momme L. Root biomass and exudates link plant diversity with soil bacterial and fungal biomass. *Scientific Reports*, 2017, 7: 44641.
- [60] Mellado-Vázquez P G, Lange M, Bachmann D, Gockele A, Karlowsky S, Milcu A, Piel C, Roscher C, Roy J, Gleixner G. Plant diversity generates enhanced soil microbial access to recently photosynthesized carbon in the rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 94: 122-132.
- [61] Maestre F T, Delgado-Baquerizo M, Jeffries T C, Eldridge D J, Ochoa V, Gozalo B, Quero J L, García-Gómez M, Gallardo A, Ulrich W, Bowker M A, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Florentino A, Gaitán J, Gutiérrez J R, Huber-Sannwald E, Jankju M, Mau R L, Miriti M, Naseri K, Ospina A, Stavi I, Wang D L, Woods N N, Yuan X, Zaady E, Singh B K. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(51): 15684-15689.
- [62] Fanin N, Kardol P, Farrell M, Kempel A, Ciobanu M, Nilsson M C, Gundale M J, Wardle D A. Effects of plant functional group removal on structure and function of soil communities across contrasting ecosystems. *Ecology Letters*, 2019, 22(7): 1095-1103.