DOI: 10.20103/j.stxb.202402210364
赵莹,李建平,王誉陶,张翼,赵雅欣,罗叙.短期降水变化对荒漠草原土壤微生物群落的影响.生态学报,2025,45(1):64-79.
Zhao Y, Li J P, Wang Y T, Zhang Y, Zhao Y X, Luo X.Effects of short-term precipitation changes on soil microbial communities in desert grasslands.Acta Ecologica Sinica,2025,45(1):64-79.

短期降水变化对荒漠草原土壤微生物群落的影响

赵 莹[1],李建平[1,2,*],王誉陶[1],张 翼[1],赵雅欣[1],罗 叙[1]
1 宁夏大学林业与草业学院,银川 750021
2 盐池北部荒漠草原宁夏野外科学观测研究站,吴忠 751100

摘要:荒漠草原土壤微生物群落对降水变化极为敏感,以宁夏盐池县荒漠草原为研究对象,利用遮雨棚技术模拟 5 个降水梯度(减少 33%降水,减少 66%降水,自然降水,增加 33%降水,增加 66%降水),系统研究降水变化对荒漠草原土壤微生物群落的影响。结果表明:1)短期内降水处理对植物多样性、丰富度影响不显著,对植物地上地下生物量的分配有显著影响,对土壤碳氮磷化学计量无显著影响。2)降水对土壤细菌多样性的影响比真菌小,但细菌、真菌多样性均在减水处理中增加,细菌多样性在增水处理中减少,真菌多样性在增水 33%处理中最高,在增水 66%从处理中最低。3)降水改变了土壤微生物的群落组成,细菌群落组成差异较小,真菌群落组成在门水平上差异不显著,在属水平上减水和增水中均明显发生改变。4)差异物种在属水平上真菌多于细菌,且各处理间的差异物种真菌较细菌更显著。5)土壤碳氮磷含量与细菌多样性呈负相关关系,与真菌多样性呈正相关关系,植物特征与土壤细菌、真菌多样性整体上呈负相关关系;环境因子对真菌多样性的影响显著高于对细菌多样性的影响,不同降水梯度下,真菌差异物种变异较大,而细菌较小。荒漠草原降水变化的短期处理中,真菌较细菌对降水变化的响应更敏感。

关键词:降水变化;土壤微生物;荒漠草原;真菌;细菌

Effects of short-term precipitation changes on soil microbial communities in desert grasslands

ZHAO Ying[1], LI Jianping[1,2,*], WANG Yutao[1], ZHANG Yi[1], ZHAO Yaxin[1], LUO Xu[1]
1 *College of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*
2 *Northern Yanchi Desert Steppe Observation and Research Station of Ningxia, Wuzhong* 751100, *China*

Abstract: Desert grassland soil microbial communities are extremely sensitive to precipitation changes. Taking the desert grassland in Yanchi County, Ningxia as the research object, this study simulated five precipitation gradients (decreasing 33% of precipitation, decreasing 66% of precipitation, natural precipitation, increasing 33% of precipitation, and increasing 66% of precipitation) by using the shelter technology to systematically study and research the effects of precipitation changes on the desert grassland soil microbial communities. The results showed that: 1) the short-term precipitation treatments had insignificant effects on plant diversity and richness, significant effects on plant above-ground and below-ground biomass partitioning, and no significant effects on soil carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry. 2) The effects of precipitation on soil bacterial diversity were smaller than those of fungi, but both bacterial and fungal diversity increased in the reduced-water treatments, bacterial diversity decreased in the water-increased treatments, and fungal diversity increased in the 33% water-increased treatment was the highest, and the lowest in water-increasing 66% from the treatment.3) Precipitation changed the community composition of soil microorganisms, with small differences in

基金项目:宁夏自然科学基金(2023AAC2029);国家自然科学基金(32160336)
收稿日期:2024-02-21; **网络出版日期**:2024-09-25
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lijianpingsas@163.com

bacterial community composition, insignificant differences in fungal community composition at the gate level, and significant changes at the genus level in both water-reducing and water-increasing treatments.4) Differential species were more fungal than bacterial at the genus level, and the difference in species between treatments was more pronounced in the fungal species than that in the bacterial ones.5) Soil carbon, nitrogen, and phosphorus levels was negatively correlated with bacterial diversity and positively correlated with fungal diversity, and plant characteristics were negatively correlated with soil bacterial and fungal diversity as a whole; the effect of environmental factors on fungal diversity was significantly higher than that on bacterial polytrophicity, and the variance of fungal differential species was greater under different precipitation gradients, while that of bacteria was smaller. Fungi were more sensitive than bacteria in responding to short-term treatments of precipitation changes in desert grasslands.

Key Words: precipitation variability; soil microorganisms; desert grasslands; fungi; bacteria

IPCC 第六次评估报告明确指出人为排放的 CO_2使全球生态系统变暖[1],而随着全球气候变暖,水文循环加剧,全球平均温度每升高 1 ℃,全球平均降水量就会增加 1%至 3%[2],不同地区的降水格局也发生了改变。但半干旱生态系统对降水格局变化的响应却很难预测,因为气候模型表明大多数半干旱地区将经历高度变化的降水格局,极端降水和干旱将频繁发生[3]。对于占地球表面 17.7%的半干旱生态系统来说,降水的重要性尤为突出[4],是影响土壤碳储量和养分循环等生态系统功能的首要限制因素[5—6],对生态系统各个部分产生不同影响[7—8]。因此,更好的了解降水格局变化对半干旱生态系统结构和功能的影响,对于预测未来气候变化的情景下生态服务将如何变化至关重要。

土壤微生物在碳(C)和氮(N)和磷(P)等养分的生物地球化学循环中发挥着至关重要的作用[9—10]。因此,微生物群落结构因环境变化而发生的变化也可能改变生物地球化学功能[11—13]。微生物群落组成的变化很大程度上归因于土壤水分和养分有效性的变化[14]。降水变化可以通过改变土壤水分有效性直接改变土壤微生物的丰度和组成,也可以通过改变土壤理化性质间接改变土壤微生物的丰度和组成[15—16]。例如,降水引起的土壤含水量增加而导致微生物生长效率下降[17],土壤含水量降低导致土壤中土壤微生物碳氮比和真菌生物量在土壤中占主导地位[18]。此外,降水还可以通过改变地上和地下溶解性有机物的输入,改变微生物代谢形式[19—20]。微生物对降水变化的响应表现出复杂、不规则甚至矛盾的变化[21—23]。因此降水变化影响微生物的过程及其潜在机制在很大程度上仍不清楚,特别是在对气候敏感的荒漠草原区,气候变化对生态系统中微生物驱动的反应可能被放大(正反馈)或减少(负反馈)。

前期研究证明,气候和土壤化学性质(pH、土壤碳、养分等)是全球土壤微生物群落分布的主要预测因子[24]。此外地上植被和土壤微生物也有着错综复杂的联系,前者通过改变非生物因素影响后者的组成,而后者通过改变土壤理化性质使植被做出相应反应[25—26]。植物物种多样性直接影响微生物系统发育多样性的丰富度[27],因此在一定程度上植物多样性可以预测一个地区的微生物多样性[28—29]。微生物群落结构由群落组装过程的相对平衡决定[30],微生物的相互作用影响着微生物的群落组装过程[31],因此认为微生物相互作用对于理解全球气候变化下微生物群落组装的动态至关重要[32]。然而在荒漠草原中土壤微生物多样性及群落结构组成在降水变化下的响应机制仍有待结合实地观察和试验研究进行探索。

为探究荒漠草原土壤微生物对降水变化的响应机制,本研究以西部干旱区宁夏盐池荒漠草原为研究对象,采用遮雨棚技术模拟了 5 个降水梯度,分别为自然降水的 33%、66%、100%、133%、166%,系统研究降水变化下荒漠草原微生物变化动态。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

本研究在宁夏盐池县农牧交错区的荒漠草原为研究区域(37°76′ E,107°27′ N)。该区属于黄土高原丘陵

地区向鄂尔多斯台地过渡带,自南向北由干草原向荒漠草原过渡。平均海拔 1600 m,年降水量 290 mm,降水主要集中在 7—9 月,占全年降水量的 60%—70%,年平均气温 8.1℃,年均蒸发量 2133 mm,年均无霜期 165 d,属于典型的温带大陆性气候。土壤类型为灰钙土,土壤结构疏松,质地多为砂壤土和粉壤土,肥力低。研究区的植被组成主要有沙芦草(*Agropyron mongolicum* Keng)、胡枝子(*Lespedeza bicolor* Turc)、赖草(*Leymus secalinus* (Georgi) Tzvelev)、远志(*Polygala tenuifolia* Willd.)、乳浆大戟(*Euphorbia esula* L.)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia* Waldst. & Kit.)等,以旱生和中旱生植被类型为主。

1.2 试验设计及样品采集

试验采用单因素完全随机的田间试验,依据近 40 年的降水波动极值设置了 5 个梯度(图 1),分别为自然降水的 33%、66%、100%、133%、166%(记作 P33、P66、CK、P133、P166),重复 3 次,共 15 个小区,小区面积6 m ×6 m。试验期间从 2018 年 7 月到 2021 年 7 月 3 年年均降水量分别 328.3 mm、255.8 mm、288 mm,各处理的降水量分布如图 1 所示。前期背景调查表明,试验区域植被与土壤均一,无区组效应。降水梯度采用遮雨棚减雨和人工洒水增雨(图 2)。

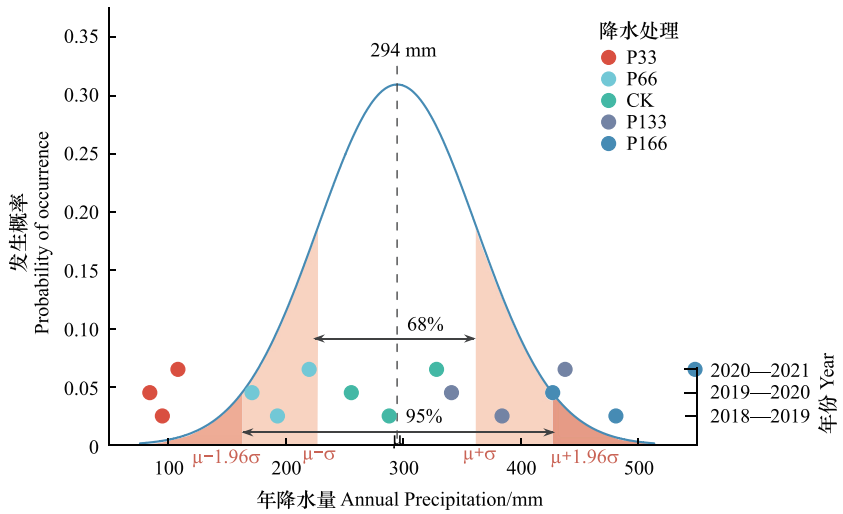

图 1 盐池近 40 年降水正态分布图

Fig.1 Normal distribution of precipitation in Yanchi for the last 40 years

P33:自然降水的 33%;P66:自然降水的 66%;CK:自然降水;P133:自然降水的 133%;P166:自然降水的 166%

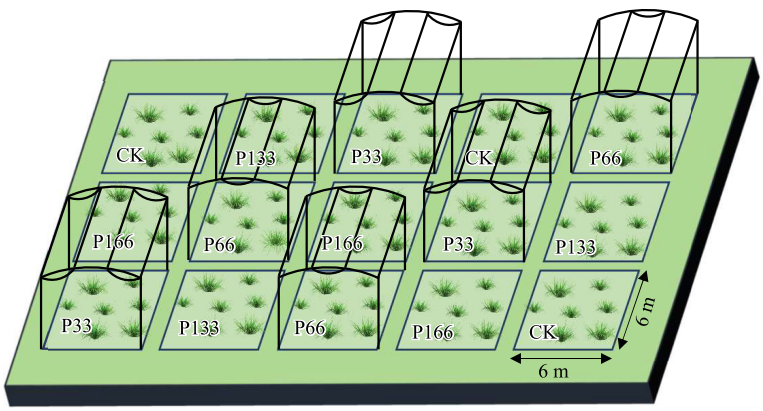

图 2 试验样地示意图

Fig.2 Schematic diagram of the experimental sample plot

P33:自然降水的 33%;P66:自然降水的 66%;CK:自然降水;P133:自然降水的 133%;P166:自然降水的 166%

试验于 2018 年布设,在每年的 3—11 月份,人工洒水增雨在每次自然降水的 48 h 内,使用洒壶进行,12 月份到次年 2 月间的降水在次年第一次增水时一并增上。在每次增水后的第 14 天的北京时间 17 时左右使用土壤时域反射仪(TDR)进行测量土壤水分,连续处理 3 年,截至采样前的最后一次处理时间为 2021 年 7 月 15 日,并在 2021 年 7 月 29 日采集土壤样品,用直径 5 cm 的土钻采取 0—30 cm 的土壤,每个小区中,选 3 个对角点取 3 钻,将每个小区内 3 钻中相同土层的样品混合组成 1 个土壤样品,将土壤样品过孔径为 2 mm 的筛子,去除枯落物和小石块等混杂物后分成 2 份装入无菌密封袋,做好标记,1 份用于测定土壤有机碳、土壤全氮、土壤全磷,1 份在干冰盒中保存带回,用于土壤微生物多样性检测。

1.3　测定方法

土壤有机碳 SOC 采用重铬酸钾外加热法,土壤全氮 TN 采用半微量凯氏蒸馏法测定,土壤全磷采用高氯酸-浓硫酸法测定[33]。

土壤微生物多样性以操作分类单元(OTU)进行衡量(上海 Majorbio Biopharm Technology 有限公司检测)。具体步骤是使用土壤 DNA 试剂盒(Omega Biotek, Norcross, Ga, USA)提取土壤微生物 DNA,用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 提取质量,用 Nanodrop2000 紫外-可见分光光度计(ThermoScientificial, Wilmington, DE, USA)测定 DNA 浓度和纯度。利用 ABI Geneamp® 9700 型 PCR 热循环仪(ABI, Vernon, CA, USA)对土壤细菌 16S rRNA 基因 V3-V4 高变区和真菌 ITS 高变区进行 PCR 扩增。将每个样本 3 个重复的 PCR 产物混合后同一样品,用 Axyprep DNA 凝胶提取试剂盒(Axygen Biosciences,Union City, CA, USA)纯化产物,2%琼脂糖凝胶电泳检测产物,用 Quantus™荧光仪(Promega, Madison, WI, USA)检测产物的定量。采用 NextFlex Rapid DNA-Seq 试剂盒构建文库,采用 Illumina 的 MiseqPE300 平台进行测序。Trimmomatic 用于原始序列的质量控制,FLASH 用于剪接,用 USEARCH7-uparse 算法基于 97%相似性聚类确定 OTU,并去除嵌合体,得到代表性 OTU。使用核糖体数据库项目(RDP)分类器对每个序列进行分类和注释细菌和真菌分别与 Sliva 数据库和 Unite 数据库进行比较,并将比较阈值设置为 70%。所有随后的样本数据分析都采用了 OTUs 的最小序列号。

1.4　数据分析

采用 Excel 2019 进行试验数据统计与初步分析,用 SPSS 24 工具进行独立样本 T 检验(independent samples T Test)、单因素方差分析(one-way ANOVA)、冗余分析等,选择 97%相似度的 OTU 或其他分类学水平,利用 mothur 计算不同随机抽样下的 Alpha 多样性指数,利用 R 语言工具、及 origin 2021 进行绘图。

2　结果与分析

2.1　降水变化对植被特征及土壤特征的影响

研究表明,不同降水处理对植物丰富度指数、植物香农指数、和地上生物量无显著影响($P>0.05$),而对地下生物量和地上枯落物影响较大,差异显著($P<0.05$)。丰富度指数随着降水的增加而减小;植物香农指数在自然降水下最大,在增加降水和减少降水处理中都而减小;地上生物量随着降水的增加而增加;地下生物量在 P166 处理中最大,显著高出自然降水 71.31%在其他处理中随着降水的增加而减小;地上枯落物在 P133 处理中最大,显著高出自然降水 118.35%,减少降水处理与自然降水相比略有减小,P166 处理的地上枯落物高于自然降水处理与增加降水处理,显著低于 P133 处理(表 1)。

研究结果表明,在不同降水处理中,土壤有机碳、土壤全氮、土壤全磷、土壤碳氮比、土壤碳磷比、土壤氮磷比和土壤电导率均无显著差异,而土壤含水量在 P166 处理中显著高于其他处理($P<0.05$),在 P33 和 P66 处理中显著低于其他处理($P<0.05$);土壤 pH 在 P133 处理中显著高于其他处理($P<0.05$),在 P33 处理中显著高于其他处理。土壤有机碳、土壤全氮、土壤碳磷比、土壤氮磷比、土壤电导率在不同降水处理中变化趋势相似,在减少降水处理中各值减小,在增加降水的处理中先减后增;土壤全碳在各处理中无明显变化;土壤碳氮比在自然降水中最小,在增加降水和减少降水的处理中均减小;土壤含水量随着降水的增加或减少呈现先减后增的趋势,且在增加降水的处理中波动更明显;土壤 pH 在 P133 处理中最大,在其他处理中随降水的增加

而增加(表 2)。

表 1 不同降水处理下植被特征的变化

Table 1 Changes in vegetation characteristics under different precipitation treatments

指标 Indice	自然降水的 33% 33% of natural precipitation	自然降水的 66% 66% of natural precipitation	自然降水 Natural precipitation	自然降水的 133% 133% of natural precipitation	自然降水的 166% 166% of natural precipitation
植物丰富度指数 Plant richness index	7.00±1.53	7.00±0.58	7.33±0.33	5.33±0.33	6.00±0.58
香农指数 Shannon-wiener index	1.27±0.18	1.54±0.12	1.6±0.01	1.48±0.11	1.43±0.10
地上生物量 Above-ground biomass	29.16±0.92	30.11±4.82	42.04±6.79	38.78±14.64	47.03±3.24
地下生物量 Below-ground biomass	55.74±8.80b	48.61±10.64b	54.8±11.08b	34.71±9.16b	93.88±7.32a
地上枯落物 Litter biomass	7.95±1.49b	11.11±1.20b	11.05±0.94b	24.12±4.48a	14.26±3.40b

表中小写字母代表 0.05 水平差异性,未标注小写字母代表 0.05 水平无差异

表 2 不同降水处理下土壤特征变化

Table 2 Changes in soil characteristics under different precipitation treatments

指标 Indices	自然降水的 33% 33% of natural precipitation	自然降水的 66% 33% of natural precipitation	自然降水 Natural precipitation	自然降水的 133% 133% of natural precipitation	自然降水的 166% 166% of natural precipitation
土壤有机碳 Soil organic carbon	0.77±0.11	0.81±0.27	0.92±0.23	0.56±0.01	0.94±0.29
土壤全氮 Total soil nitrogen	0.11±0.01	0.13±0.04	0.15±0.03	0.09±0.01	0.14±0.05
土壤全磷 Total soil phosphorus	0.10±0.01	0.10±0.01	0.10±0.01	0.10±0.01	0.10±0.01
碳氮比 C:N ratio	7.29±0.75	6.16±0.39	6.08±0.27	6.20±0.22	6.76±0.31
碳磷比 C:P ratio	8.00±1.28	7.56±1.82	8.56±1.48	5.78±0.16	8.79±2.14
氮磷比 N:P ratio	1.09±0.14	1.20±0.22	1.40±0.20	0.94±0.05	1.32±0.37
电导率 Electrical conductivity(EC)	1.29±0.04	1.30±0.01	1.37±0.05	1.28±0.02	1.35±0.04
土壤含水量 Soil moisture content	3.92±0.10c	4.14±0.0.08bc	5.81±0.26b	5.50±0.08b	7.78±0.71a
土壤 pH Soil pH	8.35±0.01c	8.40±0.05bc	8.42±0.01abc	8.51±0.02a	8.49±0.05ab

2.2 降水变化对土壤微生物多样性的影响

15 个土壤样品经过细菌多样性数据分析,共获得优化序列 627393 条,碱基 261417613 bases,平均序列长度 416 bp。15 个土壤样品经过真菌多样性数据分析,共获得优化序列 999205 条,碱基 240229838 bases,平均序列长度 241 bp。

细菌 OTU 数量韦恩图[34]可知(图 3)各处理中共有 OTU2049 个,4 个处理和 3 个处理中共有的 OTU 数量相差很小,2 个处理共有的 OTU 数量和 1 个处理中特有的 OTU 数量也差距不大,各个处理中特有的 OTU 数量在 115 到 181 之间,其中 P33 处理中特有 OTU 数量最少,P66 处理中特有 OTU 数量最多,特有的 OTU 数量总和为 726;各处理中所含总 OTU 数量差异不大,P166 处理中 OTU 数量最多,P33 处理中 OTU 数量最少。

绘制真菌 OTU 数量韦恩图[34]可知(图 3)各处理中共有 OTU 数量 267 个,各处理中共有 OTU 数量随共有处理减少而减少,各处理中特有 OTU 数量在 12 到 15 之间,其中 CK 处理最少,P133 处理和 P66 处理中最多,各处理特有 OTU 数量总和为 69;各处理中总的 OTU 数量在 P66 处理中最多,在 P33 处理中最少,在增加降水的处理中 OTU 数量较自然降水少。

土壤细菌群落的 α 多样性 Sobs、Simpson 指数、Shannon 指数、ACE 指数、Chao 1 指数在各处理间均无显著差异。Sobs 为丰富度实际观测值,反应实际测量的 OTU 数量,在各处理中,增加自然降水和减少自然降水均使 Sobs 值增加,且在 P33 处理中达到最大值;Shannon 指数、ACE 指数、Chao 1 指数在各处理中变化趋势与 Sobs 相同,但 Shannon 指数减少自然降水处理增大的幅度大于增加自然降水处理增大的幅度,ACE 指数和 Chao 1 指数则相反;Simpson 指数在各处理间变化不大,Simpson 指数在减少自然降水处理中减小,在增加自然降水处理中增加(表 3)。

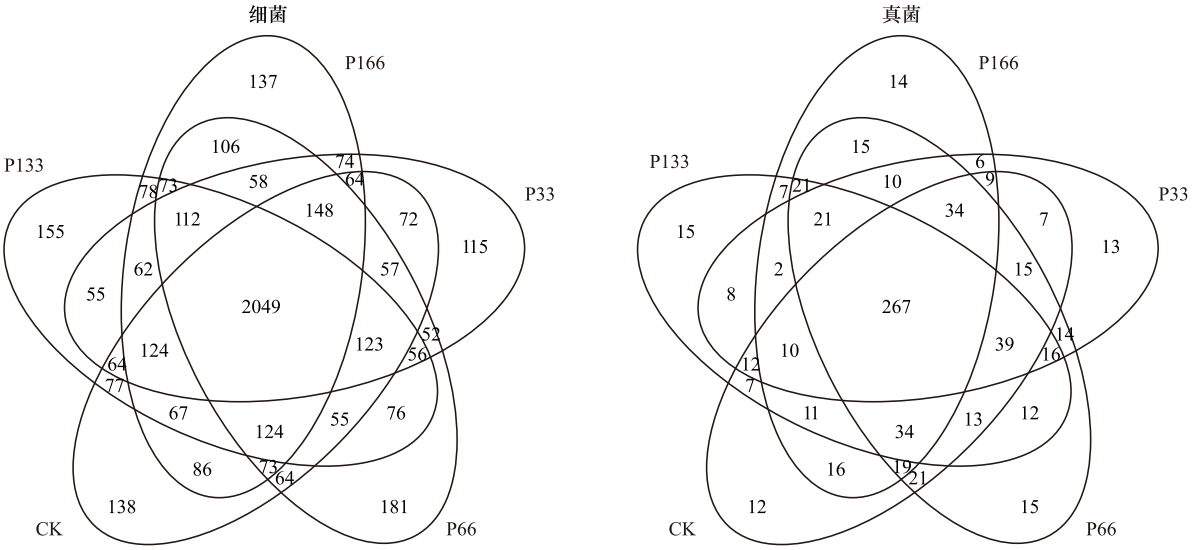

图 3　细菌、真菌维恩图

Fig.3　Venn diagram of bacteria and fungi

P33:自然降水的 33%;P66:自然降水的 66%;CK:自然降水;P133:自然降水的 133%;P166:自然降水的 166%

Simpson 指数与其他指数相比,Simpson 指数越小,群落多样性越高,故各处理间群落多样性差异不大,减雨处理增加了微生物细菌群落的多样性。

土壤真菌群落的 α 多样性指数 Sobs、ACE 指数、Chao 1 指数在各处理下无显著差异,Shannon 指数在 P133 处理中显著低于其他处理($P<0.05$),Simpson 指数在 P133 处理下显著高于其他处理($P<0.05$)。

Sobs 与 Shannon 指数均在 P133 处理中达到到最小值,在 P66 处理中达到最大值,在 P133 处理中达到最小值,Shannon 指数在减少自然降水处理中增大,在增加自然降水处理中减小,且减小的幅度更大;Simpson 指数在 P133 处理下达最小值,P166 处理下达最大值;ACE 指数与 Chao 1 指数的变化趋势相同,在少量增加或减少自然降水处理中指数增小,在大量增加或减少自然降水处理中指数减小,且均在 P33 处理中达最大值,在 P166 处理中达最小值(表 3)。

表 3　土壤细菌、真菌的多样性指

Table 3　Diversity indices of soil bacteria and fungi

菌群 Bacterial community	多样性指数 Diversity index	自然降水的 33% 33% of natural precipitation	自然降水的 66% 66% of natural precipitation	自然降水 Natural precipitation	自然降水的 133% 133% of natural precipitation	自然降水的 166% 166% of natural precipitation
细菌 Bacteria	Sobs	2247.33±14.50	2232.67±35.43	2180.00±66.91	2226.33±74.73	2234.33±52.83
	Shannon	6.52±0.01	6.52±0.03	6.43±0.05	6.45±0.02	6.46±0.02
	Simpson	0.0039±0.00	0.0038±0.00	0.0043±0.00	0.0044±0.00	0.0045±0.00
	ACE	3005.82±30.54	2977.84±27.23	2932.58±59.89	3069.01±101.93	3068.99±131.14
	Chao 1	2978.51±13.50	2931.06±23.96	2922.56±45.43	3114.03±125.44	3085.22±129.25
真菌 Fungi	Sobs	374.33±25.54	435.33±49.64	380.33±27.34	359.67±65.25	361.00±39.51
	Shannon	4.24±0.08a	4.466±0.15a	4.12±0.33a	2.31±0.76b	3.99±0.51a
	Simpson	0.036±0.01b	0.036±0.01b	0.064±0.034b	0.39±0.20a	0.071±0.04b
	ACE	393.25±31.13	453.27±58.67	394.11±29.03	403.24±76.84	376.76±44.15
	Chao 1	392.57±29.89	456.055±59.81	399.24±27.17	402.98±79.33	380.73±46.44

2.3　降水变化对土壤微生物群落组成的影响

土壤细菌主要来自 9 个菌门,占群落总数的 95.90%,丰度平均值依次为放线菌门(Actinobacteria)占 42.72%、绿弯菌门(Chloroflexi)占 15.63%、变形菌门(Proteobacteria)占 15.09%、酸杆菌门(Acidobacteria)占 12.37%、芽单胞菌门(Gemmatimonadote)占 4.43%、粘球菌门(Myxococcota)占 1.94%、厚壁菌门(Firmicutes)占

1.65%、拟杆菌门(Bacteroidota)占 1.54%、蓝藻门(Cyanobacteria)占 0.53%,其中前 4 个菌门占群落总丰度的 80%以上(图 4)。

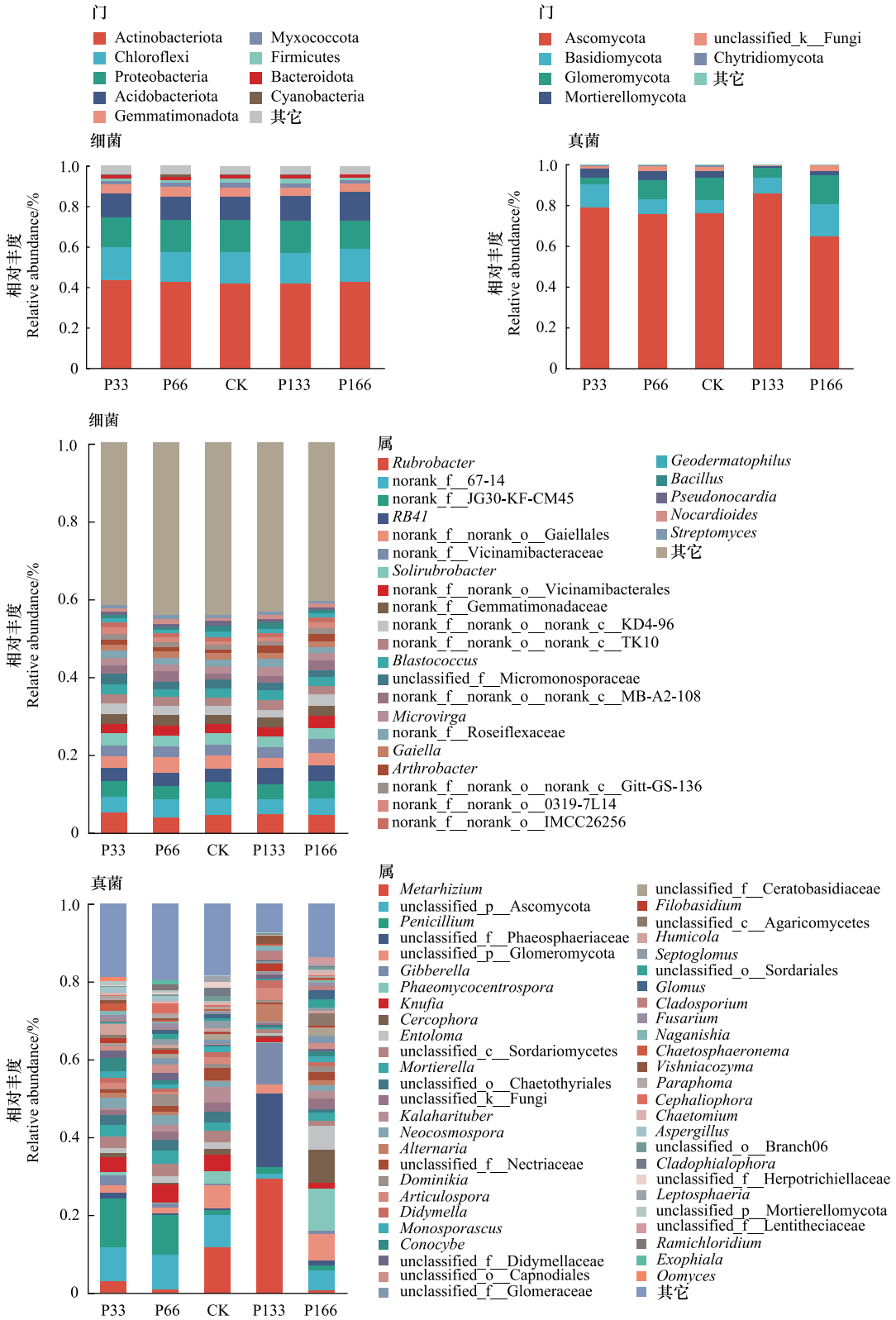

图 4 细菌、真菌门属群落组成堆积图

Fig.4 Stacked diagrams of community composition at the phylum and genus levels for bacteria and fungi

丰度占比小于 0.01 的合并为其他

真菌主要来自 6 个菌门,占群落总数的 99.99%,丰度平均值依次为子囊菌门(Ascomycota)占 77.24%、担子菌门(Basidiomycota)占 9.03%、球囊菌门(Glomeromycota)占 8.67%、被孢霉菌(Mortierellomycota)占 3.06%、未分类真菌菌门(unclassified_k_Fungi)占 1.46%、壶菌门(Chytridiomycota)占 0.52%,其中前 3 个菌门约占群落总丰度的 95%(图 4)。真菌门水平在各处理间差异不显著,子囊菌门在 P133 处理中丰度最高,在 P166 处理中丰度最低;担子菌门在自然降水处理中最低,在减少自然降水和增增加自然降水处理中都有增加,且增加的幅度随着增减水的程度增加而增加;球囊菌门在 P166 处理中丰度最高,在 P33 处理中丰度最低,在减少自然降水处理中丰度较自然降水来说都有降低;与自然降水相比被孢霉菌的丰度在减少自然降水处理中升高,在增加自然降水处理中降低。

细菌属水平的群落组成中可以看出细菌属水平在各处理间差异也并不明显。真菌群落组成在各处理间差异还是比较明显的,整体来看减少降水处理间群落组成较为类似,自然降水与增加降水各处理间群落组成差异明显。减少自然降水处理中丰度最高的是青霉菌属(*Penicillium*)丰度占比超过 10%;CK 与 P133 处理丰度最高的是绿僵菌属(*Metarhizium*),该菌属在 CK 处理中丰度占比 11.79%,在 P133 处理中丰度占比 29.47%;在 P166 处理中丰度最高的是菌刺孢属(*Phaeomycocentrospora*),丰度占比为 10.85%(图 4)。

2.4　降水变化对细菌、真菌多物种差异的影响

降水处理对细菌门水平群落组成的影响并不显著,仅在纤维杆菌门(Fibrobacterota)差异显著(P = 0.043),纤维杆菌门在自然降水处理下的丰度最高,增加或减少自然降水处理均减少了纤维杆菌门的丰度。细菌差异检验柱形图中有 6 种在各处理间差异显著的菌属。在差异检验柱形图中纵坐标为菌属名,横坐标为物种在不同分组中的平均相对丰度。第一种差异显著的菌属为 metagenome_g__norank_f__norank_o__S085,该菌属在 P33 处理中相对丰度最高,显著高于其他处理(P<0.05);第二种为 uncultured_bacterium_g__norank_f__Caldilineaceae,该菌属在 CK 处理中相对丰度最高,显著高于减少自然降水处理(P<0.05),而在自然降水与增加自然降水处理中不显著;第三种为 unclassified_g__possible_genus_04,该菌属在 CK 处理中相对丰度最高,显著高于 P133 处理和 P66 处理(P<0.05),极显著高于 P166 处理(P<0.01),极极显著高于 P33 处理(P<0.001);第四种为 unclassified_g__SWB02,该菌属在 P33 处理中丰度最高,显著高于 CK 处理(P<0.05),P33 处理与 P66 处理均极显著高于 P133 处理和 P166 处理(P<0.01);第五种为 unclassified_f__Coleofasciculaceae,P33 处理与 CK 处理中不存在该菌属,其在 P66 处理中丰度最高,显著高于 P166 处理;第六种为 uncultured_bacterium_g__norank_f__Microscillaceae,仅在 P66 处理与 P133 处理中出现(图 5)。

真菌差异检验柱形图有 8 种在各处理间差异显著的菌属,前 7 种菌属 *Cladophialophora*、*Mallochia*、*Paraphaeosphaeria*、*Oomyces*、unclassified_f__Sporormiaceae、*Scytalidium*、*Stachybotrys* 在各处理间差异显著(P<0.05),*Purpureocillium* 在各处理中差异极显著(P<0.01)(图 5)。

2.5　土壤微生物与土壤理化因子及植物的相关性分析

相关性热图显示(图 6),SOC、CP 与细菌 Actinobacteria 显著正相关(P<0.05),SOC、TN、CP、NP 与细菌 Chloroflexi 显著负相关(P<0.05),AB 与细菌 Acidobacteria 显著正相关(P<0.05),TP 与细菌 Bacteroidota 显著负相关(P<0.05),SM 与真菌 Glomeromycota 显著正相关(P<0.05),CN 与真菌 Mortierellomycota 显著正相关(P<0.05),AB 与真菌 unclassified_k_Fungi 显著正相关,NP 与真菌 Chytridiomycota 显著正相关(P<0.05),SM 与真菌 Chytridiomycota 极显著正相关(P<0.01)。土壤特征与细菌主要门整体上呈负相关关系,与真菌主要门呈正相关关系,植物特征与土壤细菌真菌主要门整体上呈负相关关系。

土壤细菌 Actinobacteria 与 Chloroflexi 极显著负相关(P<0.01),与 Gemmatimonadote 显著负相关(P<0.05),与 Myxococcota 显著正相关(P<0.05)。土壤细菌 Chloroflexi 与 Myxococcota 显著正相关(P<0.05)。土壤细菌 Acidobacteria 与 Gemmatimonadote 极极显著负相关(P<0.001),与 Myxococcota、Bacteroidota 极显著正相关(P<0.01)。土壤真菌 Ascomycota 与 Basidiomycota、Glomeromycota 极极显著负相关(P<0.001),与 unclassified_k_Fungi 极显著负相关(P<0.01)。土壤真菌 Basidiomycota 与 Glomeromycota 显著正相关(P<

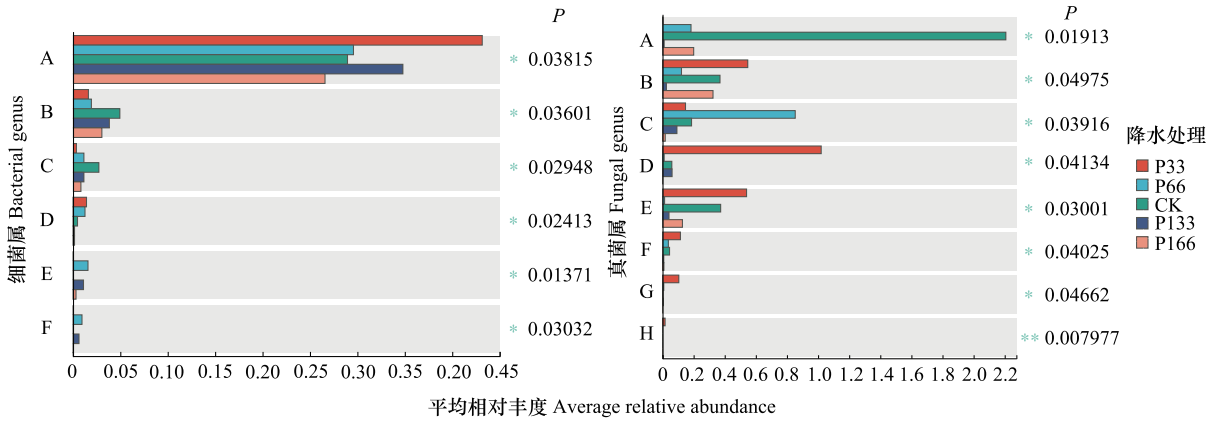

图 5 细菌、真菌属水平多物种差异检验柱形图

Fig.5 Bar chart of multi-species difference test at the level of bacterial and fungal genera

细菌差异属 A：S0852 未分类的属 metagenome_g__norank_f__norank_o__S0852；B：暖绳菌科未培养的属 uncultured_bacterium_g__norank_f__Caldilineaceae；C：16S 数据库未收录的属 unclassified_g__possible_genus_04；D：SWB02 未分类的属 unclassified_g__SWB02；E：束鞘丝藻科未分类的属 unclassified_f__Coleofasciculaceae；F：放线菌科未培养的属 uncultured_bacterium_g__norank_f__Microscillaceae；真菌差异属 A：紫孢霉属 *Purpureocillium*；B：柱霉属 *Scytalidium*；C：卵菌属 *Oomyces*；D：支孢瓶霉属 *Cladophialophora*；E：犁头霉属 *Paraphaeosphaeria*；F：荚孢腔菌科未分类的属 unclassified_f__Sporormiaceae；G：葡萄状穗霉属 *Stachybotrys*；H：Mallochi 属 *Mallochia*

0.05)。土壤真菌 Glomeromycota 与 unclassified_k_Fungi 极极显著正相关($P<0.001$)。土壤细菌 Gemmatimonadote 与土壤真菌 Mortierellomycota 显著正相关($P<0.05$)、Chytridiomycota 显著负相关($P<0.05$)。整体来看细菌、真菌之间的相关性要高于细菌与真菌之间的相关性(图 6)。

SM 与 AB 显著正相关($P<0.05$),pH 与 BB 显著正相关($P<0.001$),与 LB 极显著负相关,SOC 与 NP、CP、TP、TN 极极显著正相关($P<0.001$),TN 与 TP、CP、NP 极极显著正相关($P<0.001$),TP 与 CP 极显著正相关($P<0.01$),与 NP 极极显著正相关($P<0.001$),CP 与 NP 极极显著正相关($P<0.001$),NP 与 PR 显著正相关($P<0.05$),PR 与 LB 显著负相关($P<0.05$)。

为进一步研究微生物主要菌门与土壤、植被特征的关系,进行了冗余分析(RDA)(图 7)。其中剔除了 P 值最大的环境因子 AB,剩余环境因子的总解释率为 98.5%,第一轴解释率为 83.08%,第二轴解释率为 6.23%。蒙特卡洛检验结果证明,SM($P=0.016$)和 EC($P=0.078$)是影响土壤菌门的主要因素。

相关性热图显示(图 6),EC 与细菌 unclassified_g__possible_genus_04 显著正相关($P<0.05$),SM 与细菌 unclassified_g__SWB02 极极显著负相关($P<0.001$)。pH 与真菌 *Purpureocillium*、*Paraphaeosphaeria* 显著负相关($P<0.05$),CN 与 *Purpureocillium* 极显著正相关($P<0.01$),SWI 与 *Purpureocillium* 极显著负相关($P<0.01$),与真菌 *Oomyces* 显著负相关($P<0.05$),AB 与真菌 *Mallochia* 显著正相关($P<0.05$)。在在差异物种中,环境因子对真菌物种的影响要高于对细菌物种的影响。土壤细菌 unclassified_f__Coleofasciculaceae 与 uncultured_bacterium_g__norank_f__Microscillaceae 显著正相关($P<0.05$)。土壤细菌 metagenome_g__norank_f__norank_o__S085 与土壤真菌 *Purpureocillium*、*Oomyces* 显著正相关($P<0.05$),土壤细菌 uncultured_bacterium_g__norank_f__Caldilineaceae、unclassified_g__possible_genus_04 与真菌 *Cladophialophora* 显著正相关($P<0.05$),土壤细菌 unclassified_f__Coleofasciculaceae 与真菌 unclassified_f__Sporormiaceae 显著负相关($P<0.05$)。土壤真菌 *Purpureocillium* 与 unclassified_f__Sporormiaceae、*Stachybotrys* 极显著正相关($P<0.01$),与 *Oomyces* 极极显著正相关($P<0.001$),土壤真菌 *Scytalidium* 与 *Stachybotrys* 显著正相关($P<0.05$),土壤真菌 *Oomyces* 与 unclassified_f__Sporormiaceae 极显著正相关($P<0.01$),与 *Stachybotrys* 极极显著正相关($P<0.001$),土壤真菌 *Cladophialophora* 与 *Mallochia* 显著正相关($P<0.05$),土壤真菌 unclassified_f__Sporormiaceae 与 *Stachybotrys* 显著正相关($P<0.05$)。差异物种中土壤细菌间相关性较低,细菌与真菌间、真菌之间相关性较高。

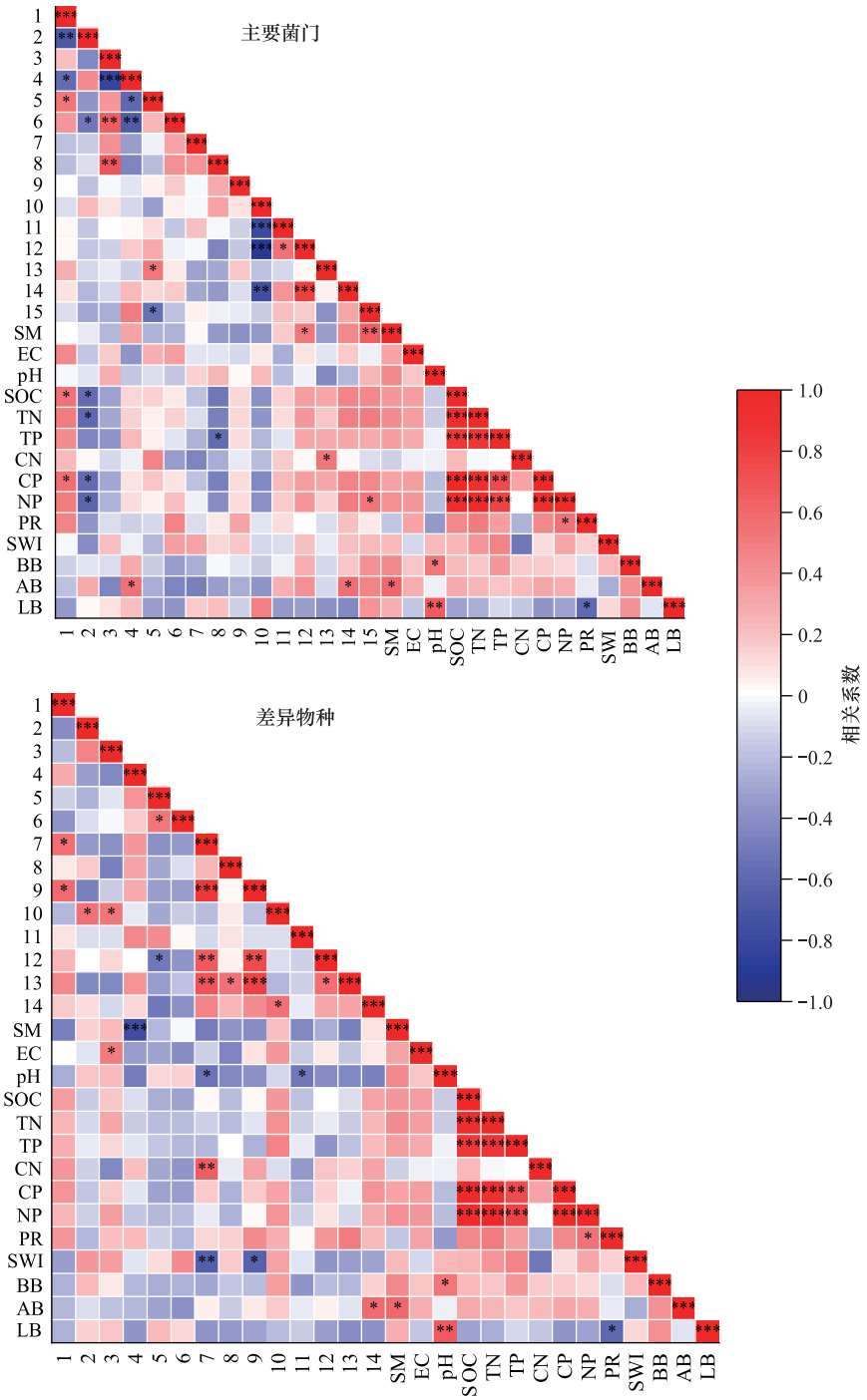

图 6　土壤微生物主要菌门和差异物种与土壤植物的相关分析

Fig.6　Correlation analysis of major phyla and differential species of soil microorganisms with soil plants

$*P \leq 0.05$，$**$ $P \leq 0.01$，$***$ $P \leq 0.001$;SM:土壤含水量;EC:电导率;pH:土壤 PH;SOC:土壤有机碳;TN:全氮;TP:全磷;C:N:土壤碳氮比;C:P:土壤碳磷比;N:P:土壤氮磷比;PR:植物丰富度;SWI:植物香农-维纳指数;BB:地下生物量;AB:地上生物量;LB:枯落物量;主要菌门 1:放线菌门 Actinobacteria;2:绿湾菌门 Chloroflexi;3:变形菌门 Proteobacteria;4:酸杆菌门 Acidobacteria;5: 芽单胞菌门 Gemmatimonadote;6: 粘球菌门 Myxococcota;7: 厚壁菌门 Firmicutes;8: 拟杆菌门 Bacteroidota;9: 蓝藻门 Cyanobacteria;10:子囊菌门 Ascomycota;11: 担子菌门 Basidiomycota;12: 球囊菌门 Glomeromycota; 13: 被孢霉菌 Mortierellomycota; 14: 未分类真菌菌门 unclassified_k_Fungi; 15: 壶菌门 Chytridiomycota;差异物种 1:S0852 未分类的属 metagenome_g__norank_f__norank_o__S0852;2: 暖绳菌科未培养的属 uncultured_bacterium_g__norank_f__Caldilineaceae;3:16S 数据库未收录的属 unclassified_g__possible_genus_04;4: SWB02 未分类的属 unclassified_g__SWB02;5: 束鞘丝藻科未分类的属 unclassified_f__Coleofasciculaceae;6: 放线菌科未培养的属 uncultured_bacterium_g__norank_f__Microscillaceae;7: 紫孢霉属 *Purpureocillium* 8: 柱霉属 *Scytalidium*;9: 卵菌属 *Oomyces*;10: 支孢瓶霉属 *Cladophialophora*;11: 犁头霉属 *Paraphaeosphaeria*;12: 荚孢腔菌科未分类的属 unclassified_f__Sporormiaceae;13: 葡萄状穗霉属 *Stachybotrys*;14: Mallochia 属 *Mallochia*

土壤差异物种与土壤、植被特征的 RDA 分析图(图 7),其中剔除了贡献率较小的环境因子 AB,剩余环境因子的总解释率为 93.15%,第一轴解释率为 65.52%,第二轴解释率为 19.09%。结果显示 TP(P=0.062)为影响差异物种的主要因素。

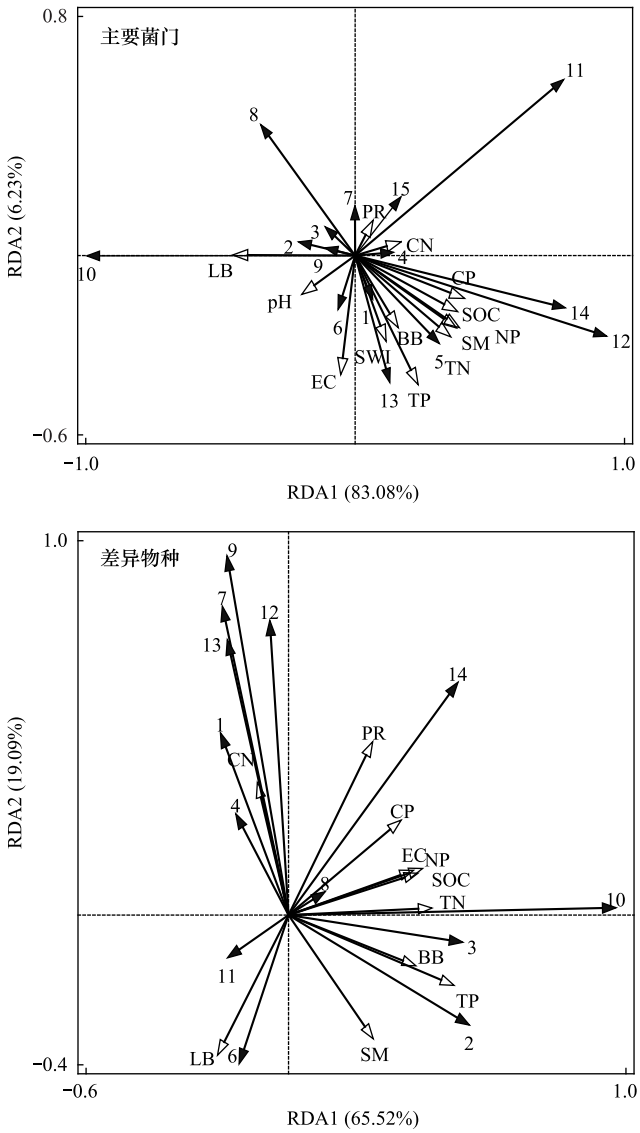

图 7 土壤微生物主要菌门和差异物种与土壤植物的冗余分析(RDA)分析

Fig.7 Redundancy analysis of major phyla and differential species of soil microorganisms with soil plants

图 8 土壤微生物多样性指数与土壤、植被特征的相关分析图,细菌的 Sobs 指数与细菌的 ACE 指数极极显著正相关(P<0.001),与细菌 Shannon 指数、Chao 1 指数极显著正相关(P<0.01),细菌的 Simpson 指数与 Shannon 指数极显著负相关(P<0.01),细菌 Chao 1 指数与 ACE 指数极极显著正相关(P<0.001)。真菌的 Simpson 指数与细菌的 Chao 1 指数显著负相关(P<0.05)。真菌的 Sobs 指数与真菌 ACE 指数、Chao 1 指数极极显著正相关(P<0.001),真菌 Simpson 指数与 Shannon 指数极极显著负相关(P<0.001),真菌 Chao 1 指数与 ACE 指数极极显著正相关(P<0.001)。土壤 pH 与细菌 Simpson 指数极显著正相关(P<0.01),与细菌 Chao 1 指数显著正相关(P<0.05),与真菌 Shannon 指数显著负相关(P<0.05)。NP 与细菌 Sobs 指数显著负相关(P<0.05)。LB 与细菌 ACE 指数极显著正相关(P<0.01),与细菌 Chao 1 指数极极显著正相关(P<0.001),与真菌 Shannon 指数极显著负相关(P<0.01),与真菌 Simpson 指数显著正相关(P<0.05)。

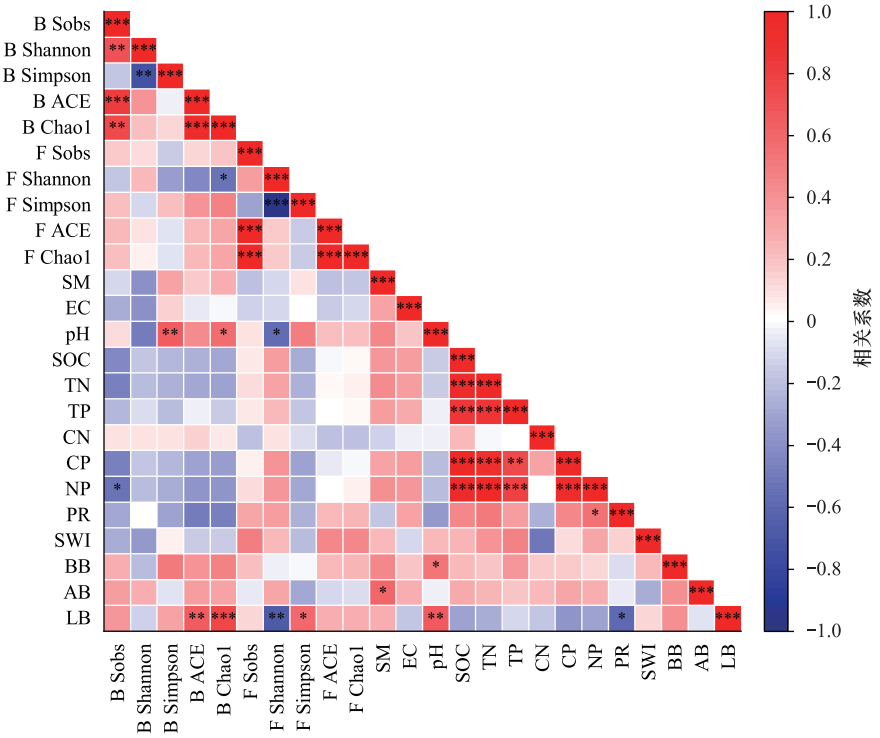

图 8　土壤微生物多样性指数与土壤植物的相关性分析

Fig.8　Correlation analysis between soil microbial diversity index and soil plants

$*P \leqslant 0.05$, $**$ $P \leqslant 0.01$, $***$ $P \leqslant 0.001$;B Sobs:细菌 Sobs 指数;B Shannon:细菌 Shannon 指数; B Simpson:细菌 Simpson 指数;B ACE:细菌 ACE 指数;B chao:细菌 chao 1 指数;F Sobs:真菌 Sobs 指数;F Shannon:真菌 Shannon 指数;F Simpson:真菌 Simpson 指数;F ACE:真菌 ACE 指数;F chao:真菌 chao 1 指数

土壤微生物多样性指数与土壤、植被特征的 RDA 分析图(图 9),其中剔除了贡献率较小的环境因子

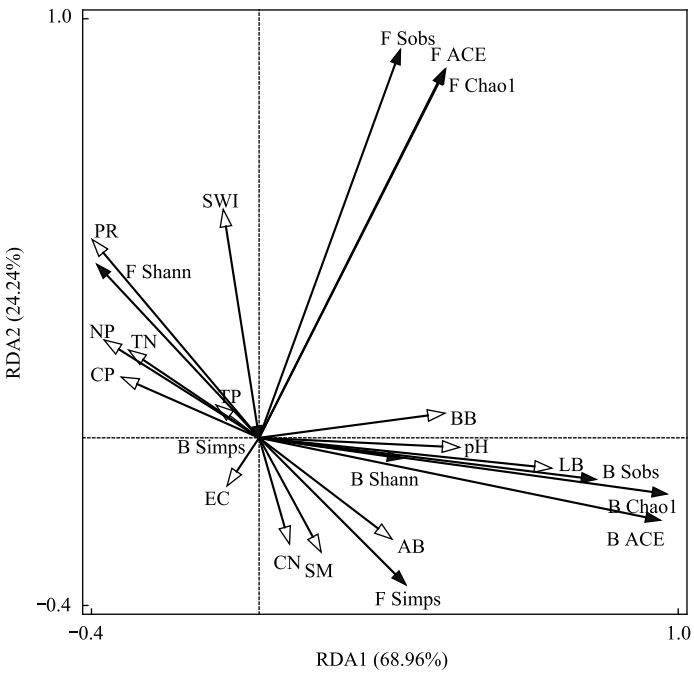

图 9　土壤微生物多样性指数与土壤植物的 RDA 分析

Fig.9　RDA analysis of soil microbial diversity index with soil plants

SOC,剩余环境因子的总解释率为 97.79%,第一轴解释率为 68.96%,第二轴解释率为 24.24%。结果显示 LB (P=0.012)为影响微生物多样性的主要因素。细菌的 Simpson 指数与 LB 负相关且相关性极小,其他各多样性指数与 LB 正相关,真菌的 Shannon 指数与 LB 负相关,其他各多样性指数与 LB 正相关。LB 与细菌的相关性要强于与真菌的相关性。

3 讨论

3.1 降水对土壤及植物的影响

气候变化可以影响区域尺度上的草原植物群落生物量和物种组成[35—36]。降水可以强烈影响与植物群落生物量相关的各种生态系统功能[37]或地球化学循环[38],如土壤有机碳和土壤总氮。本研究中,丰富度和物种多样性指数在各处理间差异性不大,可能是由于植物对环境变化特别是水分供应的变化具有不同的适应特性[39—40],而在短期内植物的种子库并无发生改变,植物种子在干旱胁迫下没有死亡,只是处于休眠状态。其他研究结果与本试验结果不同[41—42],可能是由与植物种子库在干旱胁迫下发生了死亡,造成了植物种子库发生改变,进而造成物种多样性和丰富度发生改变。地上生物量在各处理间无显著差异,但整体随降水量的增加而增加,地下生物量在 P166 处理中最高,在 P133 处理中最小,地上枯落物在 P133 处理最多,本研究结果与其他研究较为一致[43]。地上地下生物量并不随着降水梯度表现出平行反应。可能是由于植物的平衡生长假说,降水通过改变群落中占主导地位的物种,来改变地上地下生物量的分配。平衡生长假说表明,植物根据资源最有限的地方分配其地上或地下生物量[44]。地上枯落物则反应了上一年的植物的资源分配。本研究中,通过对样地土壤一整年的水分监测,发现土壤含水量随降水的增加而增加,土壤含水量在 P166 处理中最高,在 P33 处理中最低。土壤含水量在很大程度上受到降水的影响,另外植物也可以通过蒸散减少土壤水分,也可以通过遮挡和凋落物沉积保持土壤水分[45]。可能是由于在不同的降水处理中,降雨量增加不仅增加了土壤水分,还促进了地上植被的生长,植物遮挡和凋落物的沉积保持了土壤水分,使得土壤含水量增加。在碱性土壤中随着土壤 pH 值随着降水增加而增加。降水量通过影响土壤含水量,影响植物对土壤养分的吸收与利用,土壤含水量的降低会减少养分供应,并通过降低土壤矿化速率、土壤微生物活性、土壤质量流量和养分扩散来影响植物和土壤之间的养分循环[46—48]。长期干旱和低降雨量会降低土壤养分可用性并抑制土壤风化,导致磷释放缓慢和氮损失增加[49]。随着降水量的增加,植物源对土壤的碳输入逐渐增加。土壤含水量的增加也会促进微生物活性,增加土壤碳的矿化作用。因此,降水增加了表土中的有机碳周转率和土壤碳含量[50—51]。

3.2 降水对土壤微生物群落的影响

降水状况的变化可以改变土壤微生物群落,通过使某些 OTU 局部灭绝[52—53]或改变细菌和真菌的丰度来改变群落组成,从而有利于某一个类群生长[53—54]。土壤微生物群落可能比地上植物对环境变化更具弹性,只有当非生物变量超出群落通常经历的范围时,土壤微生物群落才会发生变化[55]。本研究中,土壤细菌多样性在各处理间差异不大,群落组成整体差异也不明显,整个群落各处理间含 6 种差异显著的菌属。真菌 Simpson 指数在 P133 处理中最小,减水处理中也相对较小,群落组成上门水平差异不大,属水平上差异明显,各处理间含 8 种差异显著的菌属。故在降水变化的处理中真菌比细菌更易受到影响。然而在目前知识表明,土壤细菌通常更容易受到土壤水分条件变化的影响,主要是因为它们高度依赖于水的运动和基质扩散[56]。相比之下,土壤真菌对干旱条件的耐受性相对更强,因为它们能够通过扩展菌丝将营养物质和资源从丰富位点转移到限制位点[57]。当然这是土壤水分条件对土壤微生物的直接影响,而降水变化中改变的并非只有土壤水分条件。降水变化可以通过改变土壤理化性质,影响养分循化间接影响土壤微生物[16,58]。另外本研究中,土壤微生物在群落组成中的变化并不显著,可能是由于采取微生物样品前期降雨量较少,1—7 月仅有全年降雨量的 1/3,7 月份的降雨量仅有 2.4 mm,这就造成了在取样时期各处理间处理差异极小。陆地生态系统模型假设微生物群落对环境变化是瞬时响应或即刻恢复,而一个具有高度恢复力群落对对环境变化响应迅速,其组

成将取决于当代条件[59—60]。而荒漠草原长期处于干旱条件下,短期的试验处理对微生物造成的影响远没有长期气候对微生物影响大[61]。本研究结果究竟是当代环境条件造成的还是干旱遗留问题有待进一步研究。

3.3　土壤与植物对微生物群落的影响

复杂的土壤过程是由土壤细菌和真菌等相互作用驱动的[62],本研究中,土壤特征与细菌主要门整体上呈负相关关系,与真菌主要门呈正相关关系,植物特征与土壤细菌真菌主要门整体上呈负相关关系。细菌、真菌主要门之间的的相关性强于细菌门与真菌门的相关性。差异性物种中,环境因子对真菌物种的影响要高于对细菌物种的影响,差异物种中土壤细菌间相关性较低,细菌与真菌间、真菌之间相关性较高。整体来看微生物多样性指数与 pH 和 LB 的相关性最高。有研究表明,土壤微生物群落组成可以与来自当地的植物群落组成相关联[63—64]。植物和微生物在地下形成选择性的组合[65],这可能表明对降水变化的反应相互依赖。植物通过根性状的变化、根分泌物的分泌、落叶输入以及通过改变其周围小气候的物理效应来塑造土壤群落[66]。微生物的活动及其相互作用极大地影响着与土壤生产力和养分循环相关的各种生态系统过程,以及许多其他生态系统特性和服务[67]。土壤细菌和真菌可能共享共同的资源,对底物的竞争可能导致细菌和真菌之间的拮抗作用[68]。此外,一些土壤来源的真菌和细菌物种可以合成抗生素[69],大大影响物种的相互作用。细菌可通过产生挥发性化合物表现出抗真菌活性,据报道,挥发性化合物可抑制真菌孢子的萌发以及菌丝生长,并改变真菌形态、酶活性和基因表达[70]。由于激烈的竞争共享资源,物种在高度竞争的社区往往增长效率较低[71—72]。反过来,由不同资源的生态位划分产生的共存物种可能会产生积极的相互作用,这可以提高功能群落的性能[73]。例如,土壤真菌可以分解腐殖酸有机物质,例如,纤维素和木质素以及细菌可以共生地利用真菌来源的底物[74]。

4　结论

短期降水处理荒漠草原对植物多样性、丰富度及土壤碳氮磷化学计量影响不显著;土壤真菌群落对降水变化的响应较细菌更敏感,群落组成上真菌在门、属上的差异显著高于细菌,差异物种在属水平真菌显著多于细菌;土壤碳氮磷等环境因子是土壤真菌多样性变化的直接影响因素。

参考文献(References):

[1] IPCC, Climate Change 2021-The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the IPCC, 1st ed., Cambridge University Press, 2023.

[2] Allen M R, Ingram W J. Constraints on future changes in climate and the hydrologic cycle. Nature, 2002, 419(6903): 224-232.

[3] Savo V, Lepofsky D, Benner J P, Kohfeld K E, Bailey J, Lertzman K. Observations of climate change among subsistence-oriented communities around the world. Nature Climate Change, 2016, 6(5): 462-473.

[4] Ahlström A, Raupach M R, Schurgers G, Smith B, Arneth A, Jung M, Reichstein M, Canadell J G, Friedlingstein P, Jain A K, Kato E, Poulter B, Sitch S, Stocker B D, Viovy N, Wang Y P, Wiltshire A, Zaehle S, Zeng N. Carbon cycle. The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO sink. Science, 2015, 348(6237): 895-899.

[5] Li H, Xu Z W, Yang S, Li X B, Top E M, Wang R Z, Zhang Y G, Cai J P, Yao F, Han X G, Jiang Y. Responses of soil bacterial communities to nitrogen deposition and precipitation increment are closely linked with aboveground community variation. Microbial Ecology, 2016, 71(4): 974-989.

[6] Bell C W, Tissue D T, Loik M E, Wallenstein M D, Acosta- Martinez V, Erickson R A, Zak J C. Soil microbial and nutrient responses to 7years of seasonally altered precipitation in a Chihuahuan Desert grassland. Global Change Biology, 2014, 20(5): 1657-1673.

[7] 王誉陶, 李建平, 井乐, 张翼, 张娟. 模拟降雨对黄土高原典型草原土壤化学计量及微生物多样性的影响. 生态学报, 2020, 40(5): 1517-1531.

[8] 张玉林, 陆永兴, 尹本丰, 李永刚, 周晓兵, 张元明. 模拟降雨变化对古尔班通古特沙漠土壤养分及酶活性的影响. 生态学报, 2022, 42(5): 1739-1749.

[9] Falkowski P G, Fenchel T, Delong E F. The microbial engines that drive Earth′s biogeochemical cycles. Science, 2008, 320(5879): 1034-1039.

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

[11] Koyama A, Steinweg J M, Haddix M L, Dukes J S, Wallenstein M D. Soil bacterial community responses to altered precipitation and temperature regimes in an old field grassland are mediated by plants. FEMS Microbiology Ecology, 2018, 94(1): fix156.

[12] 张又弛, 李会丹. 生物炭对土壤中微生物群落结构及其生物地球化学功能的影响. 生态环境学报, 2015, 24(5): 898-905.

[13] 吴金水, 葛体达, 胡亚军. 稻田土壤关键元素的生物地球化学耦合过程及其微生物调控机制. 生态学报, 2015, 35(20): 6626-6634.

[14] Zhao C C, Miao Y, Yu C D, Zhu L L, Wang F, Jiang L, Hui D F, Wan S Q. Soil microbial community composition and respiration along an experimental precipitation gradient in a semiarid steppe. Scientific Reports, 2016, 6: 24317.
[15] Yang Y, Cheng H, Liu L X, Dou Y X, An S S. Comparison of soil microbial community between planted woodland and natural grass vegetation on the Loess Plateau. Forest Ecology and Management, 2020, 460: 117817.
[16] Huang Q, Jiao F, Huang Y M, Li N, Wang B R, Gao H, An S S. Response of soil fungal community composition and functions on the alteration of precipitation in the grassland of Loess Plateau. Science of the Total Environment, 2021, 751: 142273.
[17] Zheng Q, Hu Y T, Zhang S S, Noll L, Böckle T, Richter A, Wanek W. Growth explains microbial carbon use efficiency across soils differing in land use and geology. Soil Biology & Biochemistry, 2019, 128: 45-55.
[18] Ahmed I U, Mengistie H K, Godbold D L, Sandén H. Soil moisture integrates the influence of land-use and season on soil microbial community composition in the Ethiopian Highlands. Applied Soil Ecology, 2019, 135: 85-90.
[19] Farrar J, Hawes M, Jones D, Lindow S. How roots control the flux of carbon to the rhizosphere. Ecology, 2003, 84(4): 827-837.
[20] Liang C, Zhu X F. The soil Microbial Carbon Pump as a new concept for terrestrial carbon sequestration. Science China Earth Sciences, 2021, 64(4): 545-558.
[21] Leizeaga A, Hicks L C, Manoharan L, Hawkes C V, Rousk J. Drought legacy affects microbial community trait distributions related to moisture along a savannah grassland precipitation gradient. Journal of Ecology, 2021, 109(9): 3195-3210.
[22] Schimel J P. Life in dry soils: effects of drought on soil microbial communities and processes. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2018, 49: 409-432.
[23] Seaton F M, Reinsch S, Goodall T, White N, Jones D L, Griffiths R I, Creer S, Smith A, Emmett B A, Robinson D A. Long-term drought and warming alter soil bacterial and fungal communities in an upland heathland. Ecosystems, 2022, 25(6): 1279-1294.
[24] 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.
[25] Dedeyn G, Vanderputten W. Linking aboveground and belowground diversity. Trends in Ecology & Evolution, 2005, 20(11): 625-633.
[26] Ter Heerdt G N J, Veen C G F, Van der Putten W H, Bakker J P. Effects of temperature, moisture and soil type on seedling emergence and mortality of riparian plant species. Aquatic Botany, 2017, 136: 82-94.
[27] Aguila S R D, De la Sota-Ricaldi A M, Corazon-Guivin M A, López-García Á. Phylogenetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities increases with crop age in *Coffea arabica* plantations. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2022, 22(3): 3291-3303.
[28] Hiiesalu I, Pärtel M, Davison J, Gerhold P, Metsis M, Moora M, Öpik M, Vasar M, Zobel M, Wilson S D. Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi: associations with grassland plant richness and biomass. The New Phytologist, 2014, 203(1): 233-244.
[29] 姜鑫. 植物物种多样性对土壤微生物群落的影响:以高寒草地为例[D]. 南京: 南京大学, 2021.
[30] Stegen J C, Lin X J, Fredrickson J K, Konopka A E. Estimating and mapping ecological processes influencing microbial community assembly. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 370.
[31] Hunt D E, Ward C S, A network-based approach to disturbance transmission through microbial interactions, Front. Microbiol. 2015, 6.
[32] Classen A T, Sundqvist M K, Henning J A, Newman G S, Moore J A M, Cregger M A, Moorhead L C, Patterson C M. Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial-plant interactions: what lies ahead? Ecosphere, 2015, 6(8): 1-21.
[33] 鲍士旦. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2000.
[34] Chen T, Zhang H Y, Liu Y, Liu Y X, Huang L Q. EVenn: easy to create repeatable and editable Venn diagrams and Venn networks online. Journal of Genetics and Genomics = Yi Chuan Xue Bao, 2021, 48(9): 863-866.
[35] La Pierre K J, Blumenthal D M, Brown C S, Klein J A, Smith M D. Drivers of variation in aboveground net primary productivity and plant community composition differ across a broad precipitation gradient. Ecosystems, 2016, 19(3): 521-533.
[36] Brookshire E N J, Weaver T. Long-term decline in grassland productivity driven by increasing dryness. Nature Communications, 2015, 6: 7148.
[37] Guo Q, Hu Z, Li S, Li X, Sun X, Yu G, Spatial variations in aboveground net primary productivity along a climate gradient in Eurasian temperate grassland: effects of mean annual precipitation and its seasonal distribution. Global Change Biology, 2012, 18 (12): 3624-3631.
[38] Frank D, Reichstein M, Bahn M, Thonicke K, Frank D, Mahecha M D, Smith P, van der Velde M, Vicca S, Babst F, Beer C, Buchmann N, Canadell J G, Ciais P, Cramer W, Ibrom A, Miglietta F, Poulter B, Rammig A, Seneviratne S I, Walz A, Wattenbach M, Zavala M A, Zscheischler J. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. Global Change Biology, 2015, 21(8): 2861-2880.
[39] Meinzer F C. Functional convergence in plant responses to the environment. Oecologia, 2003, 134(1): 1-11.
[40] 牛晓丽. 作物根系对局部供应水氮的响应及其生理机制[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
[41] Adler P B, Levine J M. Contrasting relationships between precipitation and species richness in space and time. Oikos, 2007, 116(2): 221-232.
[42] Yang X, Li G Y, Li S P, Xu Q N, Wang P D, Song H H, Sun D Y, Zhong M X, Zhou Z X, Song J, Ru J Y, Wan S Q, Jiang L. Resource addition drives taxonomic divergence and phylogenetic convergence of plant communities. Journal of Ecology, 2019, 107(5): 2121-2132.
[43] 刘倬彤, 崔媛媛, 白柳, 王悦骅, 宋晓辉, 李治国, 韩国栋, 王忠武. 模拟降水变化对荒漠草原地上、地下生物量及其分配比例的影响. 草地学报, 2023, 31(6): 1632-1639.
[44] Shipley B, Meziane D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. Functional Ecology, 2002, 16(3): 326-331.
[45] Detto M, Montaldo N, Albertson J D, Mancini M, Katul G. Soil moisture and vegetation controls on evapotranspiration in a heterogeneous

Mediterranean ecosystem on *Sardinia*, Italy. Water Resources Research, 2006, 42(8): 2005WR004693.
[46] Zhang D, Zhao W, Zhang G, Soil moisture and salt ionic composition effects on species distribution and diversity in semiarid inland saline habitats, northwestern China. Ecological Research, 2018, 33(2): 505-515.
[47] Sanaullah M, Rumpel C, Charrier X, Chabbi A, How does drought stress influence the decomposition of plant litter with contrasting quality in a grassland ecosystem? Plant and Soil. 2012,352 (1-2): 277-288.
[48] 袁淑雅, 贺晶, 苏德荣. 降水格局变化和放牧对草地土壤磷转化影响的研究进展. 草地学报, 2024, 32(1): 25-36.
[49] Belnap J. Biological phosphorus cycling in dryland regions. Bünemann E, Oberson A, Frossard E, eds. Soil Biology. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2010: 371-406.
[50] Widdig M, Schleuss P-M, Biederman L A, Borer E T, Crawley M J, Kirkman K P, Seabloom E W, Wragg P D, Spohn M, Microbial carbon use efficiency in grassland soils subjected to nitrogen and phosphorus additions. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 146: 107815.
[51] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. Nature, 2006, 440(7081): 165-173.
[52] Fierer N, Schimel J P, Holden P A. Influence of drying-rewetting frequency on soil bacterial community structure. Microbial Ecology, 2003, 45(1): 63-71.
[53] Clark J S, Campbell J H, Grizzle H, Acosta-Martìnez V, Zak J C. Soil microbial community response to drought and precipitation variability in the Chihuahuan Desert. Microbial Ecology, 2009, 57(2): 248-260.
[54] Gray S B, Classen A T, Kardol P, Yermakov Z, Mille R M. Multiple climate change factors interact to alter soil microbial community structure in an old-field ecosystem. Soil Science Society of America Journal, 2011, 75(6): 2217-2226.
[55] Cruz-Martínez K, Suttle K B, Brodie E L, Power M E, Andersen G L, Banfield J F. Despite strong seasonal responses, soil microbial consortia are more resilient to long-term changes in rainfall than overlying grassland. The ISME Journal, 2009, 3(6): 738-744.
[56] Harris Z S. Morpheme alternants in linguistic analysis. Hiż H. Papers on Syntax. Dordrecht: Springer, 1981: 23-35.
[57] Strickland M S, Rousk J. Considering fungal: bacterial dominance in soils-Methods, controls, and ecosystem implications. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(9): 1385-1395.
[58] 杨阳, 章妮, 蒋莉莉, 陈克龙. 青海湖高寒草地土壤理化性质及微生物群落特征对模拟降水的响应. 草地学报, 2021, 29(5): 1043-1052.
[59] Martiny J B, Martiny A C, Weihe C, Lu Y, Berlemont R, Brodie E L, Goulden M L, Treseder K K, Allison S D. Microbial legacies alter decomposition in response to simulated global change. The ISME Journal, 2017, 11(2): 490-499.
[60] Schimel J P, Gulledge J. Microbial community structure and global trace gases. Global Change Biology, 1998, 4(7): 745-758.
[61] Delgado-Baquerizo M, Eldridge D J, Maestre F T, Karunaratne S B, Trivedi P, Reich P B, Singh B K. Climate legacies drive global soil carbon stocks in terrestrial ecosystems. Science Advances, 2017, 3(4): e1602008.
[62] Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, Kuramae E E, van der Heijden M G A. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. Nature Communications, 2019, 10: 4841.
[63] de Vries F T, Manning P, Tallowin J R B, Mortimer S R, Pilgrim E S, Harrison K A, Hobbs P J, Quirk H, Shipley B, Cornelissen J H C, Kattge J, Bardgett R D. Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities. Ecology Letters, 2012, 15(11): 1230-1239.
[64] Prober S M, Leff J W, Bates S T, Borer E T, Firn J, Harpole W S, Lind E M, Seabloom E W, Adler P B, Bakker J D, Cleland E E, DeCrappeo N M, DeLorenze E, Hagenah N, Hautier Y, Hofmockel K S, Kirkman K P, Knops J M H, La Pierre K J, MacDougall A S, McCulley R L, Mitchell C E, Risch A C, Schuetz M, Stevens C J, Williams R J, Fierer N. Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. Ecology Letters, 2015, 18(1): 85-95.
[65] Smith S E, Read D J, Mycorrhizal symbiosis, 3rd ed, Academic Press, Amsterdam Boston, 2008.
[66] Chen Y, Zhang J, Liu Y, Wang L, Zheng H, Effects of single plant functional type loss on microbial community composition and litter decomposition in an alpine timberline ecotone. European Journal of Soil Biology, 2021, 104: 103318.
[67] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, Hooper D U, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace G M, Tilman D, Wardle D A, Kinzig A P, Daily G C, Loreau M, Grace J B, Larigauderie A, Srivastava D S, Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature, 2012, 486(7401): 59-67.
[68] Mille-Lindblom C, Fischer H, Tranvik L J. Antagonism between bacteria and fungi: substrate competition and a possible tradeoff between fungal growth and tolerance towards bacteria. Oikos, 2006, 113(2): 233-242.
[69] Kawaguchi M, Nonaka K, Masuma R, Tomoda H. New method for isolating antibiotic-producing fungi. The Journal of Antibiotics, 2013, 66(1): 17-21.
[70] Schmidt R, Cordovez V, de Boer W, Raaijmakers J, Garbeva P. Volatile affairs in microbial interactions. The ISME Journal, 2015, 9(11): 2329-2335.
[71] Yu X Q, Polz M F, Alm E J. Interactions in self-assembled microbial communities saturate with diversity. The ISME Journal, 2019, 13(6): 1602-1617.
[72] Becker J, Eisenhauer N, Scheu S, Jousset A. Increasing antagonistic interactions cause bacterial communities to collapse at high diversity. Ecology Letters, 2012, 15(5): 468-474.
[73] Bruno J F, Stachowicz J J, Bertness M D. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology & Evolution, 2003, 18(3): 119-125.
[74] Boer W D, Folman L B, Summerbell R C, Boddy L, Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. FEMS Microbiology Reviews, 2005, 29 (4): 795-811.