

DOI: 10.11686/cyxb2024412

http://cyxb.magtech.com.cn

罗叙, 马慧, 韩翠, 等. 地上净初级生产力对植物物种丰富度的响应及影响因子分析. 草业学报, 2025, 34(9): 26-37.

LUO Xu, MA Hui, HAN Cui, *et al.* Response of aboveground net primary productivity to plant species richness and identification of the factors of influence. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(9): 26-37.

# 地上净初级生产力对植物物种丰富度的响应及影响因子分析

罗叙<sup>1</sup>, 马慧<sup>2</sup>, 韩翠<sup>1</sup>, 赵雅欣<sup>1</sup>, 赵莹<sup>1</sup>, 谢应忠<sup>1,3</sup>, 李建平<sup>1,3\*</sup>

(1. 宁夏大学林业与草业学院, 宁夏 银川 750021; 2. 甘肃亚盛薯业集团有限责任公司, 甘肃 榆中 730100; 3. 盐池北部荒漠草原宁夏野外科学观测研究站, 宁夏 盐池 751500)

**摘要:**草地生态系统的生产力在很大程度上受优势种和次优势种的影响。然而,关于优势种和次优势种不同组合建植的物种丰富度对地上生产力影响的研究相对较少。因此,为探究优势和次优势植物群落生产力的直接和间接驱动因素,本研究选取了宁夏北部盐池荒漠草原的3个优势种和7个次优势种进行单播和混播试验。确定了5个植物物种丰富度(单播,4、6、8和10种混播),并考察了不同物种组合的地上生物量、土壤微生物群落组成和胞外酶活性以及土壤理化性质。结果表明:1)优势种和次优势种混播均增加了优势细菌门(放线菌门、酸杆菌门和变形菌门)和优势真菌门(子囊菌门和担子菌门)的总相对丰度,优势细菌门总相对丰度的增加比优势真菌门明显。2)单播和混播的矢量长度为1.31~1.38,矢量角度均 $>45^\circ$ 。土壤微生物代谢主要受土壤碳(C)和磷(P)限制,单播土壤氮磷比(N/P)显著高于4种混播群落( $P<0.05$ )。3)地上净初级生产力与物种丰富度表现出显著正相关关系( $P<0.001$ ),互补性效应和选择效应对所观察到的地上净初级生产力均有显著的积极贡献。4)结构方程模型(structural equation model, SEM)表明植物物种丰富度通过选择效应、互补效应和土壤理化性质间接积极影响植物群落地上生产力。研究结果将为保护草地生物多样性和加强草地生态系统恢复提供数据支持和理论指导。

**关键词:**植物物种丰富度;微生物群落;土壤酶化学计量;土壤特性;生产力

## Response of aboveground net primary productivity to plant species richness and identification of the factors of influence

LUO Xu<sup>1</sup>, MA Hui<sup>2</sup>, HAN Cui<sup>1</sup>, ZHAO Ya-xin<sup>1</sup>, ZHAO Ying<sup>1</sup>, XIE Ying-zhong<sup>1,3</sup>, LI Jian-ping<sup>1,3\*</sup>

1. College of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. Gansu Yasheng Potato Group Co., Ltd, Yuzhong 730100, China; 3. Northern Yanchi Desert Steppe Observation and Research Station of Ningxia, Yanchi 751500, China

**Abstract:** The productivity of grassland ecosystems is largely influenced by their dominant and subdominant species. However, relatively few studies have explored the effects of species richness established by different combinations of dominant species and subdominant species on aboveground productivity. Therefore, to explore the direct and indirect driving factors of dominant and subdominant plant community productivity, we conducted monoculture and mixed-culture experiments using three dominant species and seven subdominant species from the Yanchi desert steppe in northern Ningxia. Five degrees of plant species richness (monoculture and 4-, 6-, 8-, and 10-species mixtures) were

收稿日期:2024-10-22;改回日期:2024-12-13

基金项目:国家自然科学基金(32160336),宁夏自然科学基金(2023AAC02029,2023AAC03092)和宁夏大学草学一流学科建设项目(NXYLXK2017A01)资助。

作者简介:罗叙(1995-),男,甘肃白银人,在读博士。E-mail: luoxu181226@163.com

\*通信作者 Corresponding author. E-mail: lijianpingsas@163.com

established, and the aboveground biomass, soil microbial community composition, extracellular enzyme activity, and soil physicochemical properties were investigated in each group. The results show that: 1) Mixtures of both dominant species and subdominant species increased the total relative abundance of the dominant bacterial phyla (Actinobacteriota, Acidobacteriota and Proteobacteria) and dominant fungal phyla (Ascomycota and Basidiomycota), and the increase in the total relative abundance of dominant bacterial phyla was more obvious than that of dominant fungal phyla. 2) The vector length of monocultures and mixed cultures ranged from 1.31 to 1.38, and the vector angle was greater than  $45^\circ$ . Soil microbial metabolism was mainly limited by soil carbon and phosphorus. The nitrogen:phosphorus was significantly higher in monoculture soil than in 4-species mixed-culture soil ( $P < 0.05$ ). 3) There was a significant positive correlation between aboveground net primary productivity and species richness ( $P < 0.001$ ), and both the complementarity effect and the selection effect made significant positive contributions to the observed net primary aboveground productivity. 4) The structural equation model showed that plant species richness indirectly and positively affected aboveground productivity of the plant community through a selection effect, a complementarity effect, and soil physical and chemical properties. The results of this study provide data support and theoretical guidance for devising strategies to protect grassland biodiversity and strengthen grassland ecosystem restoration.

**Key words:** plant species richness; microbial community; soil enzyme stoichiometry; soil characteristics; productivity

自1500年以来,由于人类不合理的土地利用和过度开发,导致全球约30%的物种面临威胁或灭绝<sup>[1]</sup>。若不加以控制,生物多样性的减少将伴随全球化进程逐渐扩展到更大的空间。据估算,到2100年可能有37%(不确定性为20%~50%)的物种受到灭绝的威胁,致使生态系统功能对人类的贡献降低10%~70%,这为保护生物多样性提供了更充分的理由<sup>[1-2]</sup>。值得注意的是,植物物种多样性的减少已经被确认是对陆地生态系统功能和服务的主要威胁<sup>[3-4]</sup>。因此,在全球变化背景下进行生物多样性与生态系统功能关系的研究和探讨,不仅在生态学理论研究中具有重大价值,而且对于人类生存环境的保护,维持生态系统功能与服务正常运转都具有紧迫性和现实意义。

过去20多年,关于生物多样性研究的方式从试图了解其调控和维持转向了多样性梯度变化对生态系统功能和服务的影响<sup>[5]</sup>。不断积累的证据表明,植物多样性对生态系统功能的影响大部分是由植物物种组成变化所驱动的<sup>[6]</sup>。值得注意的是,植物物种丰富度和植被生产力的关系,是理解和预测生物多样性丧失后生态系统功能和服务的基础<sup>[7]</sup>,因此研究植物物种多样性与生产力的关系对于阐明植物多样性对生态系统功能的作用具有重要意义<sup>[8]</sup>。然而对植物生物量生产的一个长期试验观察表明,优势物种占比高的群落有更高的机会包含最有效的植物物种,这样更高的生物量在更丰富的群落中可能只是“选择效应”,而不是物种之间的积极相互作用<sup>[9]</sup>。植物群落的物种组成可以直接(比如凋落物的输入)调控生态系统功能,也可以通过非生物因子间接影响微生物的组成变化进而影响生态系统功能<sup>[10]</sup>。值得注意的是,土壤环境因子通过对微生物产生影响引起植物多样性对其的响应,且这些因子既可以单独影响微生物,也可以同植物群落变化共同驱动微生物群落变化,最终影响生态系统过程<sup>[3,11]</sup>。生物与环境因子的改变深刻影响着土壤胞外酶活性及微生物新陈代谢活动<sup>[12]</sup>。自然生态系统中微生物群落是由少数丰富类群和大量稀有类群组成的<sup>[13]</sup>,传统上丰富的微生物类群因其在群落中的高相对丰度而被认为更加重要<sup>[14]</sup>,然而,稀有微生物类群在全球生物地球化学循环和生态系统功能中也发挥着关键作用<sup>[15]</sup>。土壤胞外酶可催化有机化合物的矿化、氧化和水解,从而在环境中发挥关键作用<sup>[16]</sup>。另外,已有研究证明土壤温度<sup>[17]</sup>、水分<sup>[18]</sup>、pH、有机质含量等土壤理化因子<sup>[19]</sup>是土壤胞外酶活性变化的重要驱动因素。

综上,关于物种丰富度试验中一个重要的争论是:物种之间的相互作用产生的一种新兴属性是否积极影响生

态系统过程?此外,土壤理化性质的变化是否以及如何产生积极的多样性—生产力关系,目前尚不清楚。因此,本研究选择宁夏北部盐池荒漠草原的3个优势物种和7个次优势物种,构建不同的物种丰富度(单播,4、6、8和10种混播)进行单播和混播试验,拟解决以下两个问题:1)不同物种混播通过互补效应和选择效应共同提高群落地上净初级生产力;2)不同物种混播通过调节生物和非生物因子间接影响地上生产力。研究结果有助于加深人们对植物多样性与生产力关系的理解 and 对于保护草地生物多样性和维持草地生态系统可持续性提供数据支持和理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于宁夏北部盐池荒漠草原野外科学观测研究站(107.28° E, 37.76° N),地势南高北低。北邻毛乌素沙地,南接黄土高原,由南向北从黄土高原丘陵区过渡到鄂尔多斯台地,是中国北方农牧区的重要过渡区。试验区地势平坦,平均海拔1600 m,年平均气温8.7 °C,年降水量294 mm(60%以上集中在7—9月,1981—2023年),年蒸发量2132 mm,年积温 $\geq 0$  °C为3430 °C,属典型的中温带大陆性气候(图1)。土壤为淡灰钙土,土壤质地多为砂壤和粉砂壤。地带性植被类型为荒漠草原,植被以旱生和中旱生植物为主,主要有3个优势种:草木樨(*Astragalus melilotoides*),沙芦草(*Agropyron mongolicum*)和牛枝子(*Lespedeza potaninii*)以及7个亚优势种:甘草(*Glycyrrhiza uralensis*),苦豆子(*Sophora alopecuroides*),冰草(*Agropyron cristatum*),糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*),沙蒿(*Artemisia desertorum*),斜茎黄芪(*Astragalus laxmannii*),披碱草(*Elymus dahuricus*)和其他伴生种。

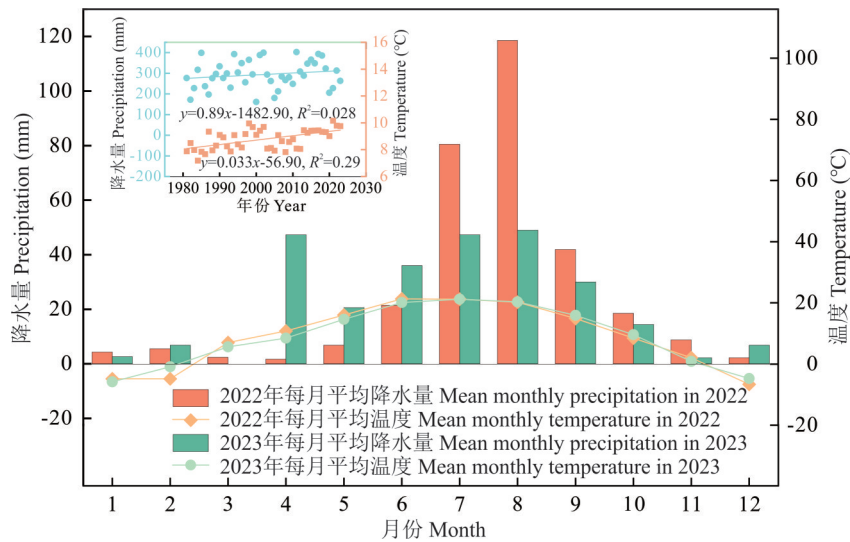


图1 研究区降水和气温分布

Fig. 1 Distribution of precipitation and air temperature in study area

### 1.2 试验设计

首先,选择宁夏回族自治区北部盐池荒漠草原3个优势种和7个亚优势种组建5个植物物种丰富度梯度(单播,4、6、8和10种混播)和不同群落种类。其中,4种混播群落中至少有1个优势种,6种混播群落中至少有2个优势种,8和10种混播群落中均包含3个优势种。次优势种依据物种丰富度和功能群填补,单播功能群数量为1种,4~8种混播功能群为2~3种,10种混播功能群为3种(表1)。其次,选择盐池县荒漠草原周边约6500 m<sup>2</sup>用于农业生产的均质性生境耕地[试验前主要用于生产青贮玉米(*Zea mays*)]。最后,利用旋耕机破除原生植被后进行深耕,人工拣除植物根系、凋落物及植物残体。

表 1 不同物种丰富度组合及播种量

Table 1 The combination of different species richness and sowing amount

物种丰富度 Species richness	组合数量 Number of combinations	功能群数量 Number of functional groups	物种名称及播种量 Species name and sowing quantity ( $\text{g} \cdot 25 \text{ m}^{-2}$ )
单播 Monoculture	10	1	甘草 <i>G. uralensis</i> (187.50), 牛枝子 <i>L. potaninii</i> (160.00), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (300.00), 苦豆子 <i>S. alopecuroides</i> (375.00), 沙芦草 <i>A. mongolicum</i> (131.00), 冰草 <i>A. cristatum</i> (187.50), 糙隐子草 <i>C. squarrosa</i> (187.50), 沙蒿 <i>A. desertorum</i> (112.50), 斜茎黄芪 <i>A. laxmannii</i> (75.00), 披碱草 <i>E. dahuricus</i> (225.00)
4 种混播 4-species mixture	3	2	糙隐子草 <i>C. squarrosa</i> (25.00), 牛枝子 <i>L. potaninii</i> (53.30), 斜茎黄芪 <i>A. laxmannii</i> (67.00), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (25.00)
		3	甘草 <i>G. uralensis</i> (62.50), 糙隐子草 <i>C. squarrosa</i> (37.50), 沙蒿 <i>A. desertorum</i> (37.50), 牛枝子 <i>L. potaninii</i> (53.30)
		3	牛枝子 <i>L. potaninii</i> (53.30), 冰草 <i>A. cristatum</i> (62.50), 沙蒿 <i>A. desertorum</i> (57.50), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (25.00)
6 种混播 6-species mixture	3	2	糙隐子草 <i>C. squarrosa</i> (15.00), 斜茎黄芪 <i>A. laxmannii</i> (15.00), 冰草 <i>A. cristatum</i> (37.50), 苦豆子 <i>S. alopecuroides</i> (195.00), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (60.00), 沙芦草 <i>A. mongolicum</i> (54.00)
		3	甘草 <i>G. uralensis</i> (73.50), 糙隐子草 <i>C. squarrosa</i> (67.50), 沙蒿 <i>A. desertorum</i> (67.50), 冰草 <i>A. cristatum</i> (89.50), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (60.00), 沙芦草 <i>A. mongolicum</i> (54.00)
		3	牛枝子 <i>L. potaninii</i> (109.80), 冰草 <i>A. cristatum</i> (37.50), 沙蒿 <i>A. desertorum</i> (67.50), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (75.00), 沙芦草 <i>A. mongolicum</i> (80.20), 甘草 <i>G. uralensis</i> (36.00)
8 种混播 8-species mixture	3	2	沙芦草 <i>A. mongolicum</i> (39.73), 牛枝子 <i>L. potaninii</i> (82.37), 斜茎黄芪 <i>A. laxmannii</i> (10.73), 冰草 <i>A. cristatum</i> (26.80), 苦豆子 <i>S. alopecuroides</i> (105.58), 甘草 <i>G. uralensis</i> (64.80), 糙隐子草 <i>C. squarrosa</i> (44.81), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (10.71)
		3	甘草 <i>G. uralensis</i> (64.80), 糙隐子草 <i>C. squarrosa</i> (16.08), 沙蒿 <i>A. desertorum</i> (49.08), 冰草 <i>A. cristatum</i> (26.80), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (42.88), 牛枝子 <i>L. potaninii</i> (98.37), 沙芦草 <i>A. mongolicum</i> (54.73), 披碱草 <i>E. dahuricus</i> (32.14)
		3	牛枝子 <i>L. potaninii</i> (82.37), 冰草 <i>A. cristatum</i> (26.80), 沙蒿 <i>A. desertorum</i> (49.08), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (42.88), 沙芦草 <i>A. mongolicum</i> (47.73), 苦豆子 <i>S. alopecuroides</i> (105.58), 糙隐子草 <i>C. squarrosa</i> (10.73), 甘草 <i>G. uralensis</i> (38.00)
10 种混播 10-species mixture	1	3	甘草 <i>G. uralensis</i> (35.05), 牛枝子 <i>L. potaninii</i> (72.53), 草木樨 <i>A. melilotoides</i> (27.27), 苦豆子 <i>S. alopecuroides</i> (72.10), 沙芦草 <i>A. mongolicum</i> (25.93), 冰草 <i>A. cristatum</i> (17.05), 糙隐子草 <i>C. squarrosa</i> (37.08), 沙蒿 <i>A. desertorum</i> (30.25), 斜茎黄芪 <i>A. laxmannii</i> (21.83), 披碱草 <i>E. dahuricus</i> (20.30)

2022 年 5 月 16—18 日进行播种, 采用完全随机试验设计, 每个处理重复 7 次, 小区面积为  $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ , 走道宽 1.5 m (图 2)。单播播种量为最大环境容纳量, 混播比例按种子占单播重量的实际用价(种子纯净度与发芽率的乘积)计算, 最大环境容纳量是试验前期通过对盐池荒漠草原的样方调查和盐池北部荒漠草原宁夏野外科学观测研究站的气象站数据以及试验样地的养分状况确定的, 结合种子发芽率试验, 最终确定播种量(表 1)。播种方式为人工撒种后覆土, 为保证混播的均匀性, 每个小区撒种前, 首先抓取样地表面土壤并揉碎, 与被撒播的种子在撒播容器里充分混匀, 最后由同一工人离地面 40 cm 在小区内均匀撒种两次, 覆土厚度约 2 cm。播种 8 周后, 刈割先锋种, 留茬约 10 cm 并清除生物量, 以支持播种物种的建立。同时所有样地不定期除杂草, 从而将物种丰富度保持在计划水平或在物种没有建立的情况下略低于计划水平。没有被建立起来的物种在 2022 年 8 月中旬重新套种, 套种标准为: 1) 物种(幼苗)丰度低于  $50 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$ ; 2) 单一栽培的物种覆盖度低于 5% (播前对种子做了预处理以及发芽试验)。播种后, 根据土壤墒情适当浇水, 以确保种子正常发芽和出苗。自 2023 年开始, 试验样地停止浇水。试验过程不使用任何肥料。

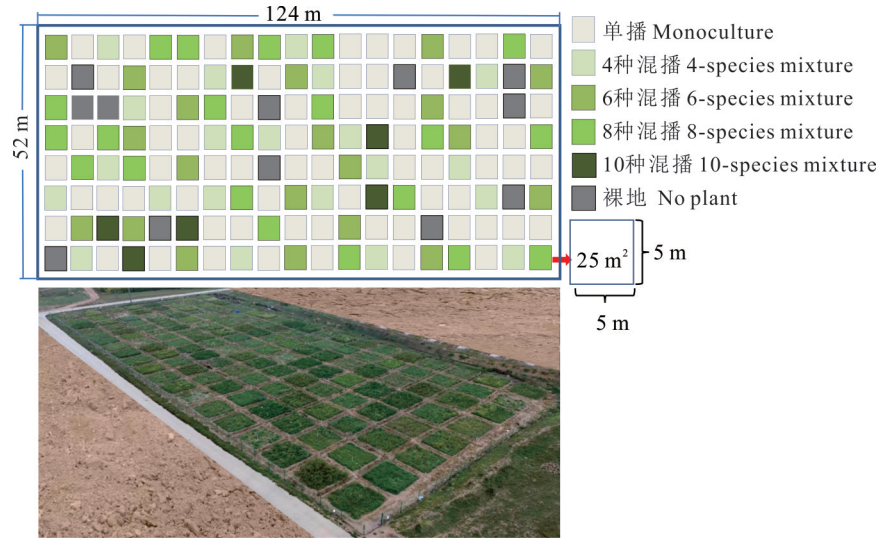


图2 试验样地布局和航拍(2023年8月拍摄)

Fig. 2 Experimental plot layout and aerial photography (taken in August 2023)

### 1.3 样品采集

2023年8月15—20日进行地上生物量测定,被测小区内避开小区边缘(1.5 m),随机选取一个1 m×1 m的样方。分物种收获地上生物量,以植物地上生物量表群落地净初级生产力,留茬高度3 cm。所有样品均经干燥(48 h, 65 °C)至恒重后称重。

生物量采集完后,在同一方内利用土壤原状土取样器(Australia Cote VD51, 澳大利亚),按对角线法取3钻0~10 cm的土壤混合作为一个小区土壤样品,过2 mm筛后,分成3份。1份迅速置于5 mL离心管中液氮保存,运回实验室-80 °C保存,用于测定土壤微生物序列;1份置于冰盒保鲜并送回实验室低温保存用于测定土壤酶活性;1份阴干后用于测定土壤理化性质。

### 1.4 指标测定与计算

土壤有机碳含量采用重铬酸钾滴定法<sup>[20]</sup>测定,土壤全氮含量采用微量凯氏定氮法<sup>[20]</sup>测定,土壤全磷含量采用钼锑抗比色法<sup>[20]</sup>测定,土壤pH采用pH值-3c计<sup>[20]</sup>(Leici, 上海, 中国)测定,土壤温度和水分使用LI-8100 (LI-COR Inc., Lincoln, NE, 美国)自带高精度探头测定。在QIIME 2中处理初始细菌和真菌测序数据,并使用GENESCLOUD平台(<https://www.genescloud.cn>)分析土壤微生物序列<sup>[21]</sup>。 $\beta$ -1, 4-葡萄糖苷酶( $\beta$ -1, 4-glucosidase,  $\beta$ G)、纤维二糖水解酶(cellobiose hydrolase, CBH)、亮氨酸氨基肽酶(leucine aminopeptidase, LAP)和碱性磷酸酶(alkaline phosphatase, AKP)的潜在活性采用96微孔酶标板法<sup>[22]</sup>测定,土壤酶化学计量通过对数转换酶活性计算,碳、氮和磷对微生物代谢相对限制的评估基于矢量分析模型,计算公式如下<sup>[23]</sup>:

$$E_{C:N} = \ln(\beta G + CBH) / \ln LAP$$

$$E_{C:P} = \ln(\beta G + CBH) / \ln AKP$$

$$E_{N:P} = \ln LAP / \ln AKP$$

$$\text{矢量长度} = \sqrt{[\ln(\beta G + CBH) / \ln LAP]^2 + [\ln(\beta G + CBH) / \ln AKP]^2}$$

$$\text{矢量角度} = \text{Degrees} \{ \text{ATAN} 2 [ \ln(\beta G + CBH) / \ln LAP, \ln(\beta G + CBH) / \ln AKP ] \}$$

式中: $E_{C:N}$ 表示碳获取酶活性与氮获取酶活性的比值; $E_{C:P}$ 表示碳获取酶活性与磷获取酶活性的比值; $E_{N:P}$ 表示氮获取酶活性与磷获取酶活性的比值。矢量长度越长,表明微生物代谢受到土壤碳(carbon, C)限制越大,矢量角度小于45°表示微生物代谢受土壤氮(nitrogen, N)限制,矢量角度大于45°表示微生物代谢受土壤磷(phosphorus, P)限制,微生物氮限制随角度减小而增大,P限制随角度增大而增大。

净生物多样性效应计算公式如下<sup>[24]</sup>:

$$\Delta Y = Y_O - Y_E = \sum_i RY_{O,i}M_i - \sum_i RY_{E,i}M_i = \sum_i \Delta RY_i M_i = N \overline{\Delta RY} \bar{M} + Ncov(\Delta RY, M)$$

式中:  $\Delta Y$ , 净生物多样性效应;  $N \overline{\Delta RY} \bar{M}$ , 互补效应;  $Ncov(\Delta RY, M)$ , 选择效应;  $Y_O$ , 混播测得的总产量;  $Y_E$ , 混播群落中单一栽培产量的加权(混合物种的初始相对丰度)平均值;  $M_i$ , 物种  $i$  的单播产量;  $Y_{O,i}$ , 混播中物种  $i$  的实测产量;  $RY_{O,i} = Y_{O,i}/M_i$ , 混播中物种  $i$  的实测相对产量;  $RY_{E,i}$ , 混播中物种  $i$  期望的相对产量;  $\Delta RY_i = RY_{O,i} - RY_{E,i}$ 。

## 1.5 数据分析

采用单因子方差分析(ANOVA)和 Tukey 多重比较法来确定不同物种丰富度间土壤理化性质和微生物代谢养分限制的显著差异, 使用一般线性模型分析群落地上净初级生产力; 使用加性划分方法计算净生物多样性效应<sup>[24]</sup>; 所有分析使用 SPSS (IBM Corporation, 美国) 进行, 采用 Origin 2024 (OriginLab Corporation, 美国) 对分析结果绘图。利用 R 4.4.1 (RStudio Inc., Boston, 美国) 中的软件包“piecewise SEM”“nlme”和“lme 4”进行分段结构方程建模<sup>[25]</sup>, 以确定净生物多样性效应、土壤理化性质、微生物优势类群和土壤胞外酶化学计量如何影响植物群落地上净初级生产力, 并探讨植物物种丰富度间地上生产力的直接和间接驱动因素。

## 2 结果与分析

### 2.1 植物物种丰富度对微生物群落组成和代谢养分限制的影响

门水平上, 放线菌门(Actinobacteriota)、酸杆菌门(Acidobacteriota)和变形菌门(Proteobacteria)是优势细菌门, 3个优势细菌门总相对丰度依次为4种混播(61.44%)>8种混播(61.06%)>6种混播(60.48%)>10种混播(60.09%)>单播(58.55%)(图3A)。在真菌群落组成中, 子囊菌门(Ascomycota)和担子菌门(Basidiomycota)是优势真菌门, 两个优势真菌门总相对丰度依次为6种混播(97.54%)>8种混播(97.44%)>4种混播(96.99%)>10种混播(96.85%)>单播(96.47%)(图3B)。

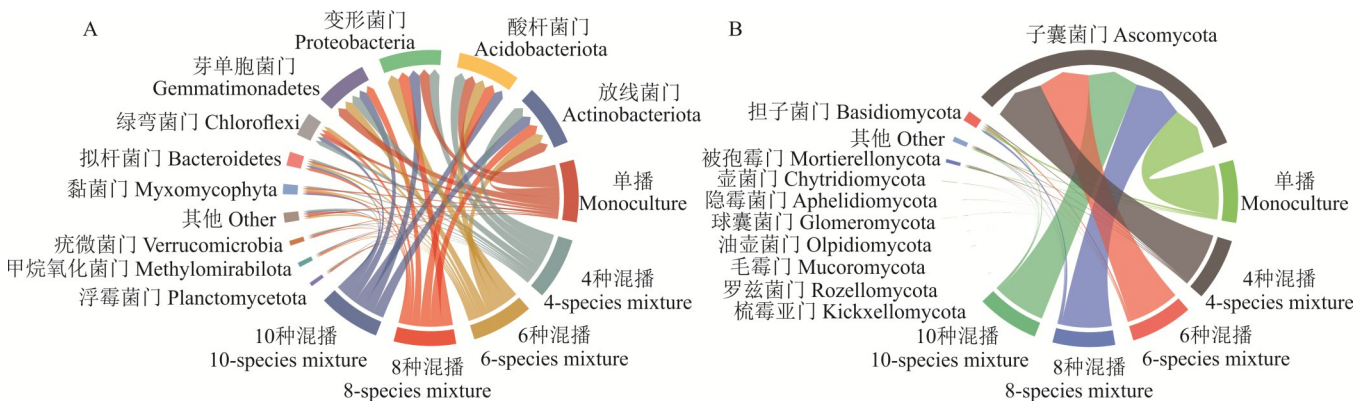


图3 不同植物物种丰富度下微生物群落组成(门水平)

Fig. 3 Microbial community composition at different plant species richness (phylum level)

不同物种丰富度组合的微生物代谢主要受碳和磷养分限制(图4A)。矢量长度均大于1.31, 其中8种混播中微生物代谢碳限制显著低于单播( $P < 0.05$ , 图4B)。矢量角度均大于 $45^\circ$ , 其中10种混播( $53.57^\circ$ )<8种混播( $53.69^\circ$ )<4种混播( $53.96^\circ$ )<6种混播( $54.18^\circ$ )<单播( $54.39^\circ$ )(图4C)。

### 2.2 植物物种丰富度对土壤理化性质的影响

单播土壤有机碳(图5A)、全氮(图5B)和全磷(图5C)含量均略高于混播群落, 但单混播之间均未达到显著差异; 除10种混播外, 单播群落土壤C/N(图5D)低于混播群落, 单播群落土壤C/P(图5E)和N/P(图5F)高于混播群落, 其中单播土壤N/P显著高于4种混播群落; 4种混播土壤pH显著高于10种混播(图5G); 单播的土壤温度(图5H)和水分(图5I)均高于混播, 但物种丰富度之间未达到显著差异。

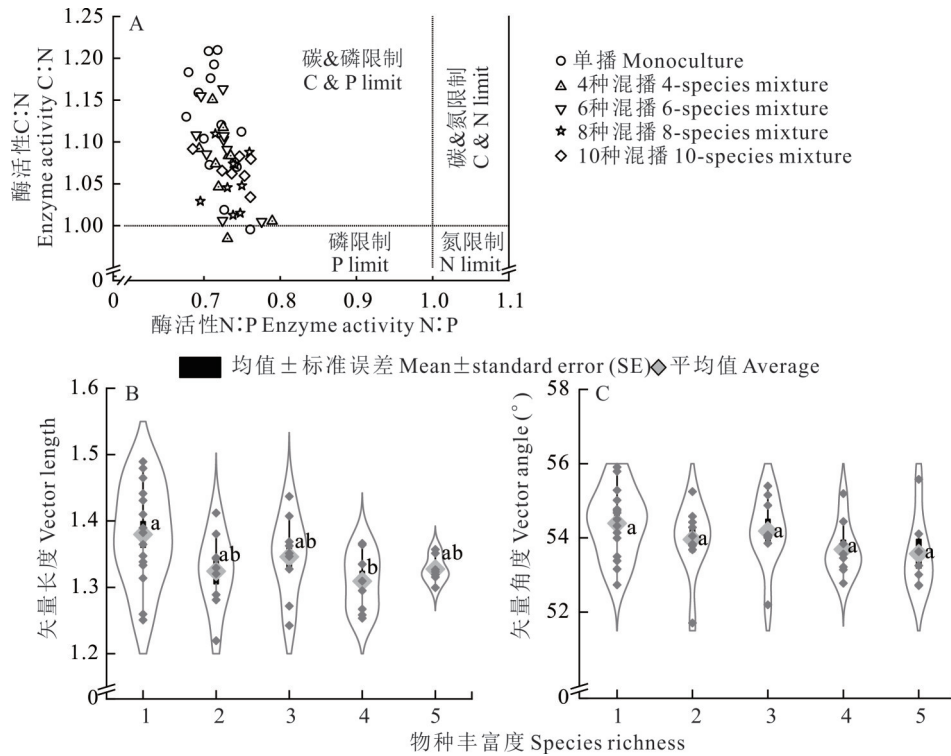


图4 不同植物物种丰富度下微生物代谢养分限制

Fig. 4 Nutrient limitation of microbial metabolism at different plant species richness

同一变量中不同小写字母表示不同植物物种丰富度在0.05水平上存在显著差异。Different lowercase letters in the same variable indicate significant differences in the richness of different plant species at the 0.05 level. 1:单播 Monoculture; 2:4种混播 4-species mixture; 3:6种混播 6-species mixture; 4:8种混播 8-species mixture; 5:10种混播 10-species mixture. 下同 The same below.

### 2.3 植物物种丰富度对地上净初级生产力的影响

混播群落地上生物量为  $155\sim 1173\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ , 选择效应和补偿效应对所观察到的地上生产力均有显著的积极贡献(图6)。植物物种丰富度与地上生物量呈显著正相关关系( $P < 0.001$ , 图6A); 选择效应随物种丰富度的增加表现出先上升后下降的变化趋势, 8种混播群落的选择效应达到峰值( $P < 0.001$ , 图6B); 互补效应随物种丰富度的增加呈线性增加( $P < 0.001$ , 图6C)。

### 2.4 植物物种丰富度对地上生产力的直接和间接影响途径

采用分段结构方程模型(structural equation modeling, SEM)建立了植物物种丰富度对地上净初级生产力影响的综合途径[赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)=54.02, 贝叶斯信息准则(Bayesian information criterion, BIC)=90.66, 费舍尔C统计量(Fisher's C statistic, Fisher's C)=6.02,  $P=0.20$ , 自由度(degrees of freedom,  $df$ )=4], 发现植物物种丰富度通过净生物多样性效应( $P < 0.001$ )和土壤理化性质( $P < 0.05$ )间接积极影响植物群落地上净初级生产力。与微生物代谢养分限制相关的土壤胞外酶化学计量( $P < 0.05$ )对群落地上净初级生产力产生消极影响, 最终模型解释了63%的净生物多样性效应和98%的植物群落地上净初级生产力(图7)。

## 3 讨论

### 3.1 植物物种丰富度对微生物群落和土壤性质的影响

对宁夏北部盐池荒漠草原优势种和次优势种单播和混播研究发现, 不同物种丰富度的核心菌群相同, 但群落丰度存在差异, 进一步证实了Shade等<sup>[26]</sup>提出的同一地区的植物共享一个核心微生物群, 但由于采样点环境不同导致群落丰度存在差异的结论。另外, 本研究中除8种混播外, 土壤微生物数量随物种丰富度的增加表现为降低趋势, 说明不同物种混播会影响土壤微生物群落<sup>[27]</sup>。植物物种丰富度梯度下共存的放线菌门成员能够形成菌丝

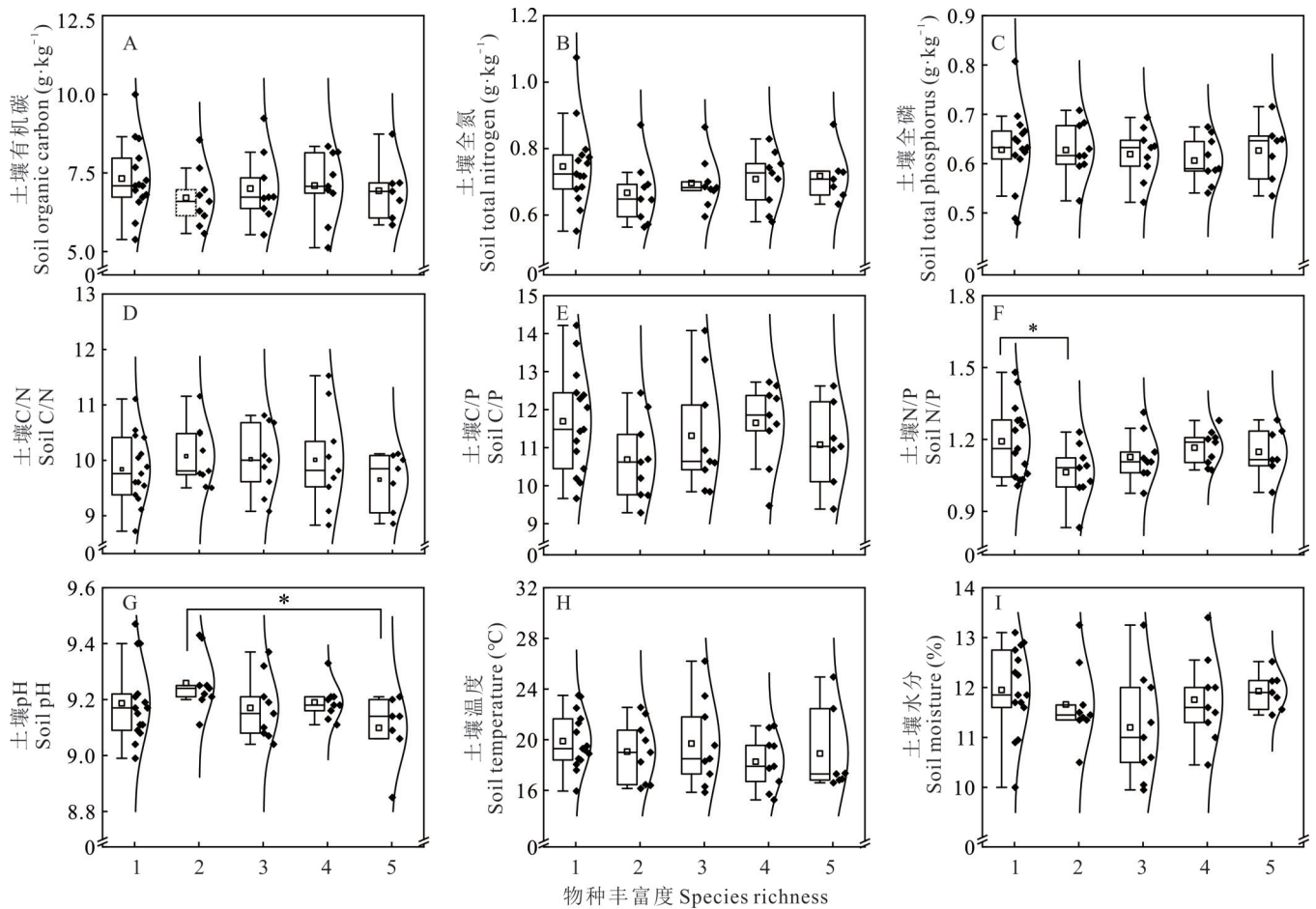


图 5 植物物种丰富度下土壤理化特性

Fig. 5 Physical and chemical properties of soil among plant species richness

同一变量中\*表示不同植物物种丰富度在 0.05 水平上存在显著差异。\* in the same variable indicate significant differences in the richness of different plant species at the 0.05 level.

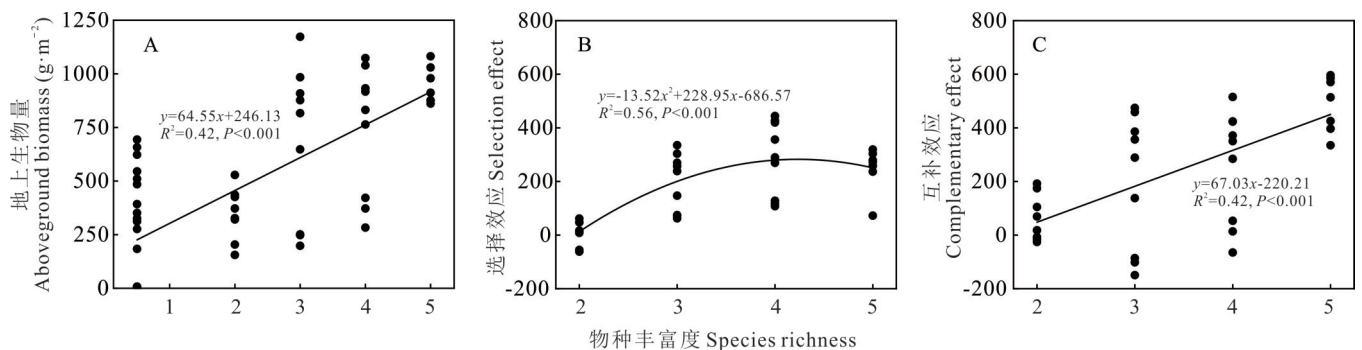


图 6 植物物种丰富度下地上生物量及选择效应和互补效应

Fig. 6 Aboveground biomass and selection and complementary effects among plant species richness

以获取水分和稀缺养分<sup>[21]</sup>,从而实现在干旱环境中的生存策略,它们在提高荒漠草原植物抗旱性方面起着关键作用。许多子囊菌门具有固氮能力,可以通过溶解磷酸盐和降解残留物质来增加养分有效性<sup>[28]</sup>,从而促进荒漠草原植物生长。子囊菌多为腐生真菌,更倾向于利用容易分解的碳成分,相比之下,担子菌门偏好木质素、纤维素等难降解的有机物。值得注意的是,本研究 8 种混播土壤中担子菌门相对丰度高于其他混播群落,原因可能是较低的土壤 pH 增加了真菌群落的活性<sup>[29]</sup>,从而提高真菌群落对植物生长的响应。

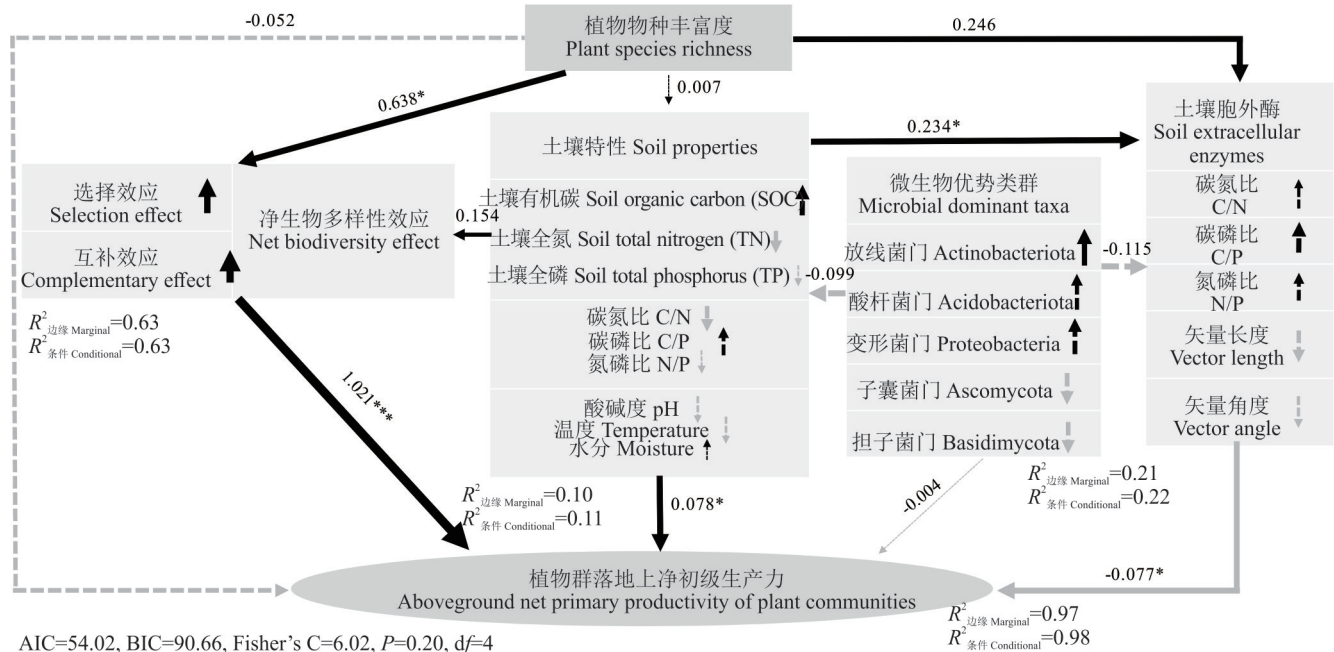


图7 植物物种丰富度间驱动植物地上生物量的主要途径

Fig. 7 Main pathways driving plant aboveground biomass among plant species richness

黑色和灰色箭头分别表示积极影响和消极影响,实线和虚线表示影响显著(\*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$ , \*\*\*:  $P < 0.001$ )和不显著( $P > 0.05$ )。综合变量之间带数字的箭头代表直接路径和标准化路径系数,箭头的宽度与路径系数的强度成正比。Black and grey arrows indicate positive and negative impacts, respectively, with solid and dashed lines indicating significant (\*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$ , \*\*\*:  $P < 0.001$ ) and non-significant effect ( $P > 0.05$ ). Arrows with numbers among composite variables represent direct and standardized path coefficients, and the width of the arrow is proportional to the strength of the path coefficient.

植物引起的土壤性质变化可能是通过根系分泌物发生的<sup>[30]</sup>,植物物种可能通过调节微生物酶分泌和改变土壤微环境间接影响土壤胞外酶活性<sup>[31]</sup>。不同植物群落土壤胞外酶化学计量分析表明,微生物代谢始终受到土壤C和P的限制。8种混播微生物代谢碳的相对限制显著小于单一栽培( $P < 0.05$ ),因为当微生物受到某种资源的限制时,为了优先获得酶,它们会因资源短缺而增加投入的能量和养分<sup>[32]</sup>。土壤有机碳的变化也会改变土壤养分平衡,影响微生物对养分的需求,进而调节土壤胞外酶活性<sup>[33]</sup>。此外,较低的氮和磷含量可能促进植物调节微生物获取土壤养分,高土壤pH能够加速细菌介导的土壤快速营养周转<sup>[3]</sup>。本研究中,土壤pH仅在4种混播群落中显著高于10种混播群落,这可能是由于本研究所选择的植物群落之间的物种组成差异较小<sup>[34]</sup>。不同物种丰富度之间土壤全磷含量没有显著差异,这是因为磷是北方农牧交错区最有限的元素之一,这种磷限制可以通过调节土壤微生物和植物养分需求影响土壤酶的分泌<sup>[35]</sup>。

### 3.2 生物和非生物因子对地上净初级生产力的直接和间接影响

生物多样性是生态系统过程的基础,特别是初级生产力。植物多样性通过植物群落、土壤特性和微生物等属性间接驱动或调节生态系统功能。混播群落的高生产力可以通过选择效应和互补效应来解释<sup>[36]</sup>,正选择效应来自单一或少数高产植物物种,对群落生物量产生不成比例的巨大影响,且在物种丰富度较高的群落中出现的可能性更大<sup>[37]</sup>。一些学者提出,生物多样性与生产力之间的正相关关系可能归因于选择效应,这表明随着物种数量的增加,包含优势物种和高产物种的概率也会增加<sup>[38]</sup>。传统的取样效应认为在多样性较高的群落中,单播中表现最佳的物种在混播群落中出现的几率增加<sup>[8]</sup>,因而导致多样性-群落生产力的正相关关系。这种取样效应理论假定单播中最高产物种对群落生产力的增加有决定性作用,试验证明这种现象的确存在,但并非总是如此。本研究发现,选择效应随着物种丰富度的增加表现出先增加后降低的变化趋势,8种混播选择效应最大,这是因为低多样性混播中高产物种的平均产量比优势和次优势物种单一栽培的平均产量要高得多<sup>[24]</sup>。此外,本研究还观察到,在选定的荒漠草原优势和次优势物种组合中,物种丰富度越高,互补效应越明显,这是植物多样性增加引起群落

生产力提高的主要驱动因素<sup>[38-39]</sup>。由于取样效应将群落生产力限制在最高物种的生产力水平内因而在取样效应占主导地位的群落中系统生产力在某一多样性水平下达到最高后不会再随着物种多样性的增加而线性增加。而受互补效应支配的群落,任何一个物种的单产都不会超过多物种混合群落的产量,因而其生产力则会随着物种多样性增加而不断增加<sup>[8]</sup>。

除生物效应外,不同植物群落的有益非生物环境,如较高的土壤湿度和中性土壤 pH,同样有助于解释植物多样性与生产力之间的正相关关系<sup>[40]</sup>。植物多样性通过创造更有利的土壤特性,如中性土壤 pH,增加土壤水分和养分含量,更有利于高生长和密集根系的物种,导致物种丰富的群落具有更高的生物量生产<sup>[41-42]</sup>。混播通过向土壤输入更多外源有机质,增加土壤微生物的养分来源,促进微生物代谢活动,从而水解纤维素,产生葡萄糖为植物提供能量,刺激土壤微生物分泌更多与碳转化过程相关的胞外酶<sup>[43]</sup>。随着植物生长发育,植物体以及微生物对可利用氮素的竞争导致微生物群落消耗更多的有机质以分泌限制元素代谢相关的酶<sup>[23]</sup>。此外,土壤 P 元素在微生物生长受到养分限制调控过程中的作用不容忽视,混播群落中微生物高效的碳代谢作用促进有机物质中磷的水解并提高磷的有效性<sup>[44]</sup>。另外,Yuan 等<sup>[45]</sup>的研究也发现氮添加会促使微生物产生更多的磷酸酶,这进一步证实了磷元素在微生物生长受到养分限制调控过程中的重要作用,P 元素与 C 和 N 元素之间的复杂共变规律和耦合关系决定了其在微生物相对 C 限制变异过程中的重要地位<sup>[46]</sup>。土壤酶化学计量和矢量特征揭示了荒漠草原优势种和次优势种混播群落的土壤微生物受 C 和 P 限制,单播加剧了 C 限制,混播能够缓解 P 限制。值得注意的是,土壤中充足的 P 元素有助于微生物的快速生长,以便于微生物分泌胞外酶转化分解所需的营养元素。以往的研究表明,群落中的植物种类越多,群落越能够互补性地利用资源,那么本研究可以推测在物种丰富度高的群落里土壤养分含量是越低的。然而,在本试验中,不同物种丰富度下土壤养分无显著差异,原因可能是用作混播的植物对各种资源的需求相似和有着类似的根系垂直分布特征<sup>[46]</sup>。

#### 4 结论

不同物种丰富度的核心菌群相同,混播增加了优势细菌门和优势真菌门的总相对丰度,这些变化影响着土壤性质,形成净初级生产力的直接和间接驱动力。单播和混播的土壤微生物代谢受土壤 C 和 P 限制,混播能够减缓微生物代谢的 P 限制。净生物多样性效应(选择效应和互补效应)和土壤特性是对生物量生产影响较大的变量,选择效应和互补效应对地上净初级生产力均具有直接积极的贡献。研究结果有助于加深人们对生物多样性与生态系统功能之间的关系和潜在机制的理解。

#### 参考文献 References:

- [1] Isbell F, Balvanera P, Mori A S, *et al.* Expert perspectives on global biodiversity loss and its drivers and impacts on people. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2023, 21(2): 94–103.
- [2] Van K R, Bowler D E, Gongalsky K B, *et al.* Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science*, 2020, 368(6489): 417–420.
- [3] de Vries F T, Manning P, Tallowin J R B, *et al.* Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities. *Ecology Letters*, 2012, 15(11): 1230–1239.
- [4] Liang J J, Crowther T W, Picard N, *et al.* Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 2016, 354(6309): 196.
- [5] Mace G M. Whose conservation? *Science*, 2014, 345(6204): 1558–1560.
- [6] Fraser L H, Pither J, Jentsch A, *et al.* Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science*, 2015, 349(6245): 302–305.
- [7] Zhu Y, Veen G F, Heinen R, *et al.* Large mammalian herbivores affect arthropod food webs via changes in vegetation characteristics and microclimate. *Journal of Ecology*, 2023, 111(9): 2077–2089.
- [8] Jiang X L, Yue J, Zhang W G, *et al.* Biodiversity, ecosystem functioning and spatio-temporal scales. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, 19(1): 219–225.  
江小雷,岳静,张卫国,等.生物多样性,生态系统功能与时空尺度.草业学报,2010,19(1):219–225.

- [9] Loreau M. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 1998, 82(3): 600–602.
- [10] Giling D P, Beaumelle L, Phillips H R P, *et al.* A niche for ecosystem multifunctionality in global change research. *Global Change Biology*, 2019, 25(3): 763–774.
- [11] Yang X Q, Li Y, Niu B, *et al.* Temperature and precipitation drive elevational patterns of microbial beta diversity in alpine grasslands. *Microbial Ecology*, 2022, 84(4): 1141–1153.
- [12] Xiao W, Chen X, Jing X, *et al.* A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 123: 21–32.
- [13] Nemergut D R, Costello E K, Hamady M, *et al.* Global patterns in the biogeography of bacterial taxa. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(1): 135–144.
- [14] Saunders A M, Albertsen M, Vollertsen J, *et al.* The activated sludge ecosystem contains a core community of abundant organisms. *The ISME Journal*, 2016, 10(1): 11–20.
- [15] Jousset A, Bienhold C, Chatzinotas A, *et al.* Where less may be more: how the rare biosphere pulls ecosystems strings. *The ISME Journal*, 2017, 11(4): 853–862.
- [16] Banerjee S, Thrall P H, Bissett A, *et al.* Linking microbial co-occurrences to soil ecological processes across a woodland-grassland ecotone. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(16): 8217–8230.
- [17] Steinweg J M, Dukes J S, Paul E A, *et al.* Microbial responses to multi-factor climate change: effects on soil enzymes. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 146.
- [18] Baldrian P, Merhautová V, Petránková M, *et al.* Distribution of microbial biomass and activity of extracellular enzymes in a hardwood forest soil reflect soil moisture content. *Applied Soil Ecology*, 2010, 46(2): 177–182.
- [19] Sinsabaugh R L, Shah J J F. Ecoenzymatic stoichiometry and ecological theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, 43: 313–343.
- [20] Wang Y T. Impacts of precipitation change and nitrogen deposition on ecosystem multifunctionality of typical steppe in the Loess Plateau. Yinchuan: Ningxia University, 2023.  
王誉陶. 降水变化与氮沉降对黄土高原典型草原生态系统多功能性的影响. 银川: 宁夏大学, 2023.
- [21] Yang Y, Qiu K Y, Xie Y Z, *et al.* Geographical, climatic, and soil factors control the altitudinal pattern of rhizosphere microbial diversity and its driving effect on root zone soil multifunctionality in mountain ecosystems. *Science of the Total Environment*, 2023, 904: 166932.
- [22] Qi R M, Li J, Lin Z A, *et al.* Temperature effects on soil organic carbon, soil labile organic carbon fractions, and soil enzyme activities under long-term fertilization regimes. *Applied Soil Ecology*, 2016, 102: 36–45.
- [23] Xu W, Hao J Q, Jiang T Y, *et al.* Response characteristics of farmland soil enzyme activity and microbial nutrient restriction under long-term mulching measures in the Loess Plateau. *Environmental Science*, 2025, 46(2): 1056–1064.  
徐文, 郝嘉琪, 姜天宇, 等. 黄土高原长期覆盖措施下农田土壤酶活性与微生物养分限制的响应特征. *环境科学*, 2025, 46(2): 1056–1064.
- [24] Roscher C, Temperton V M, Scherer Lorenzen M, *et al.* Overyielding in experimental grassland communities- irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters*, 2005, 8(4): 419–429.
- [25] Tian P, Zhao X C, Liu S G, *et al.* Soil microbial respiration in forest ecosystems along a north-south transect of eastern China: Evidence from laboratory experiments. *Catena*, 2022, 211: 105980.
- [26] Shade A, Handelsman J. Beyond the Venn diagram: the hunt for a core microbiome. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(1): 4–12.
- [27] Wang S K, Zuo X A, Zhao X A, *et al.* Dominant plant species shape soil bacterial community in semiarid sandy land of northern China. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(3): 1693–1704.
- [28] Yang S D, Liu H W, Xie P H, *et al.* Emerging pathways for engineering the rhizosphere microbiome for optimal plant health. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2023, 71(11): 4441–4449.
- [29] Rousk J, Bååth E, Brookes P C, *et al.* Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 2010, 4(10): 1340–1351.
- [30] Jian Z J, Ni Y Y, Zeng L X, *et al.* Latitudinal patterns of soil extracellular enzyme activities and their controlling factors in *Pinus massoniana* plantations in subtropical China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 495: 119358.
- [31] Liu X W, Li X W, Li X L, *et al.* Dominant plant identity determines soil extracellular enzyme activities of its entire community in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology*, 2021, 161: 103872.

- [32] Yang M, Yang Z, Xu X, *et al.* Effects of different vegetation restoration types on extracellular enzymes and stoichiometric characteristics of soil in Lu-shi expressway slopes, Sichuan Province. *Chinese Journal of Soil Science*, 2024, 55(1): 161–172.  
杨敏, 阳珍, 胥晓, 等. 不同植被恢复类型对四川泸石高速公路边坡土壤胞外酶及化学计量特征的影响. *土壤通报*, 2024, 55(1): 161–172.
- [33] Sun S Y, Lu S X, Lu Y M, *et al.* Effects of Chinese fir interplanted with broadleaved trees on soil ecological enzyme activity and stoichiometry. *Forest Research*, 2021, 34(1): 106–113.  
孙思怡, 卢胜旭, 陆宇明, 等. 杉木林下套种阔叶树对土壤生态酶活性及其化学计量比的影响. *林业科学研究*, 2021, 34(1): 106–113.
- [34] Cui Y X, Fang L C, Guo X B, *et al.* Natural grassland as the optimal pattern of vegetation restoration in arid and semi-arid regions: Evidence from nutrient limitation of soil microbes. *Science of the Total Environment*, 2019, 648: 388–397.
- [35] Ma W J, Li J, Gao Y, *et al.* Responses of soil extracellular enzyme activities and microbial community properties to interaction between nitrogen addition and increased precipitation in a semi-arid grassland ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2020, 703: 134691.
- [36] Marquard E, Weigelt A, Temperton V M, *et al.* Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment. *Ecology*, 2009, 90(12): 3290–3302.
- [37] Li A, Du G Z. Influence of community structure of artificial grassland and soil nutrient on selection effect in eastern Tibetan Plateau. *Ecological Science*, 2014, 33(2): 307–312.  
李昂, 杜国祯. 青藏高原东缘人工草地群落结构和土壤养分对选择效应的影响. *生态科学*, 2014, 33(2): 307–312.
- [38] Li S S, Wang N X, Zheng W, *et al.* Comparison of transgressive overyielding effect and plant diversity effects of annual and perennial legume-grass mixtures. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(1): 23–37.  
黎松松, 王宁欣, 郑伟, 等. 一年生和多年生豆禾混播草地超产与多样性效应的比较. *植物生态学报*, 2021, 45(1): 23–37.
- [39] Li A, Zhang M, Du G Z. Impacts of species composition, richness, sowing density, and soil nutrients on the complementary effect of plant communities. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(10): 2443–2448.  
李昂, 张鸣, 杜国祯. 物种组成、丰富度、播种密度和土壤养分对群落补偿效应的影响. *生态学杂志*, 2012, 31(10): 2443–2448.
- [40] Jiang Y, Zang R, Letcher S G, *et al.* Associations between plant composition/diversity and the abiotic environment across six vegetation types in a biodiversity hotspot of Hainan Island, China. *Plant and Soil*, 2016, 403(1/2): 21–35.
- [41] Xu S, Eisenhauer N, Ferlian O, *et al.* Species richness promotes ecosystem carbon storage: evidence from biodiversity-ecosystem functioning experiments. *Proceedings of the Royal Society B*, 2020, 287(1939): 20202063.
- [42] Dietrich P, Eisenhauer N, Roscher C. Linking plant diversity-productivity relationships to plant functional traits of dominant species and changes in soil properties in 15-year-old experimental grasslands. *Ecology and Evolution*, 2023, 13(3): e9883.
- [43] Ding W Y, Li Y N, Guo J W, *et al.* Effects of plastic film mulching and straw returning on soil nutrients and water and fertilizer productivity of wheat. *Water Saving Irrigation*, 2021(12): 8–13.  
丁午阳, 李援农, 郭俊文, 等. 不同种植模式对冬小麦土壤养分及水肥利用效率的影响. *节水灌溉*, 2021(12): 8–13.
- [44] Chen R F, Zeng Q C, Hu M, *et al.* Ecological stoichiometry characteristics of soil extracellular enzymes under different citrus ages and analysis of their driving factors. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2024, 32(10): 1709–1718.  
陈锐峰, 曾全超, 胡漫, 等. 不同柑橘种植年限土壤胞外酶生态化学计量特征及其驱动因子解析. *中国生态农业学报*, 2024, 32(10): 1709–1718.
- [45] Yuan X B, Niu D C, Gherardi L A, *et al.* Linkages of stoichiometric imbalances to soil microbial respiration with increasing nitrogen addition: Evidence from a long-term grassland experiment. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 138: 107580.
- [46] Liu Z H, Lu S J, Wang Y X, *et al.* Effects of biodiversity on primary productivity and its mechanism in artificially sown clonal plant communities of the Sanjiangyuan region. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(9): 27–38.  
刘增辉, 卢素锦, 王雨欣, 等. 三江源地区人工克隆植物群落生物多样性对初级生产力的影响及机制. *草业学报*, 2023, 32(9): 27–38.