北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

橡胶林恢复过程中土壤固氮微生物的多样性格局与构建机制

陈姿妍 宋亮 SujanBalami 石贤萌

Diversity patterns and assembly mechanisms of soil diazotrophic community following the restoration of rubber monocultures

Chen Ziyan, Song Liang, Sujan Balami, Shi Xianmeng

引用本文:
陈姿妍, 宋亮, SujanBalami, 石贤萌. 橡胶林恢复过程中土壤固氮微生物的多样性格局与构建机制[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(8):12–24. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260049
Chen Ziyan, Song Liang, Sujan Balami, Shi Xianmeng. Diversity patterns and assembly mechanisms of soil diazotrophic community following the restoration of rubber monocultures[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8):12–24. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260049

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260049

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

热带橡胶林不同经营模式对土壤呼吸及其组分的影响
Effects of management patterns on soil respiration and its components in tropical rubber plantations
北京林业大学学报, 2025, 47(7): 82–91. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250097

宁夏罗山5种典型林型多维度植物多样性及群落构建过程
Multidimensional plant diversity and community construction process of five typical forest types in Luo Mountain, Ningxia of northwestern China
北京林业大学学报, 2025, 47(9): 46–56. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250202

梯田与间作对橡胶林土壤水分入渗特征的调控效应
Regulatory effects of terracing and intercropping on soil moisture infiltration characteristics in rubber plantations
北京林业大学学报, 2026, 48(1): 144–154. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250229

荒漠灌木林土壤*nif*H 基因丰度及固氮微生物群落组成特征
Abundance of *nif*H gene and nitrogen-fixing microbial community composition characteristics in desert scrubland soil
北京林业大学学报, 2024, 46(11): 43–52. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240202

毛乌素沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌组成与群落构建过程
Soil fungal composition and community construction process of different aged *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Mu Us Desert, Shaanxi Province of northwestern China
北京林业大学学报, 2025, 47(5): 83–91. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240392

树种多样性对森林死木微生物分解及碳循环的影响研究进展
Research progress of impacts of tree species diversity on microbial decomposition of forest deadwood and carbon cycling
北京林业大学学报, 2024, 46(11): 1–9. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240233

DOI:10.12171/j.1000−1522.20260049

橡胶林恢复过程中土壤固氮微生物的多样性格局与构建机制

陈姿妍[1,2,3] 宋 亮[1,2] Sujan Balami[1,2] 石贤萌[1,2,4]

（1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学实验室，云南 勐腊 666303；2. 云南省森林生态系统稳定性与全球变化响应重点实验室，云南 勐腊 666303；3. 中国科学院大学，北京 100049；4. 商丘师范学院生物与食品学院，河南 商丘 476000）

摘要:【目的】热带地区单一橡胶种植园的快速扩张导致严重土壤退化与生态系统氮限制。生物固氮作用是缓解退化系统养分限制的关键，但其功能微生物群落在橡胶林生态恢复过程中的动态与构建机制尚不明确。本研究旨在揭示橡胶林恢复过程中土壤固氮微生物群落的多样性格局及其构建机制，并比较不同恢复策略（自然恢复与人工促进恢复）的差异。**【方法】**采用“空间替代时间”的方法，以云南西双版纳地区单一橡胶林（RM）、自然恢复林（NF）、人工恢复林（AF）以及成熟热带雨林（MF）为研究对象，其中 RM 代表退化森林，NF 和 AF 分别代表不同恢复策略下的恢复林，MF 代表参照森林。基于 *nifH* 基因高通量测序数据，依据丰度阈值划分不同生态类群，并结合 β 多样性分解与群落构建模型，系统解析橡胶林恢复过程中土壤固氮微生物群落多样性格局与构建机制的变化特征。**【结果】**（1）恢复林（NF 和 AF）的固氮微生物群落结构与 RM 和 MF 均存在显著差异，且 NF 与 AF 之间呈现明显分异；（2）β 多样性分解揭示，物种周转是驱动固氮微生物群落差异的主导过程，且条件稀有类群（CRT，丰度 < 1% 且部分样品 < 0.01%）和绝对稀有类群（ART，所有样品丰度 < 0.01%）与总类群呈现高度一致的周转格局，表明这些类群可能是总类群高周转格局的重要贡献者；（3）固氮微生物群落构建整体以随机性过程（生态漂变和扩散限制）为主导，并在不同恢复策略与生态类群间存在差异：总类群、CRT 与 ART 在 AF 中随机性过程占比增加，在 NF 中则有所降低；而优势类群在 AF 和 NF 中均有所降低。pH 值、土壤总碳和土壤总氮是驱动不同生态类群分化的关键环境因子，且 CRT 较其他类群具有更强的环境敏感性，展现出潜在的环境指示作用。**【结论】**橡胶林恢复过程中，固氮微生物群落结构发生显著重组且构建机制呈现差异化响应。研究启示，在恢复实践中应关注不同恢复策略对群落构建过程的长期影响，并建议实施“初期人工促进—后期自然主导”的协同恢复策略，以提升生态系统的长期稳定性与韧性。本研究系统揭示了橡胶林恢复过程中固氮微生物群落构建的差异化响应特征，为退化生态系统的功能导向性恢复提供了科学依据。

关键词：橡胶林恢复；生物固氮；β 多样性分解；群落构建；随机过程；生态类群分化

中图分类号：S714.2；Q938.1 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)08−0012−13

引文格式：陈姿妍，宋亮，Sujan Balami，等. 橡胶林恢复过程中土壤固氮微生物的多样性格局与构建机制［J］. 北京林业大学学报，2026，48(8)：12−24. Chen Ziyan, Song Liang, Sujan Balami, et al. Diversity patterns and assembly mechanisms of soil diazotrophic community following the restoration of rubber monocultures［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8): 12−24.

Diversity patterns and assembly mechanisms of soil diazotrophic community following the restoration of rubber monocultures

Chen Ziyan[1,2,3] Song Liang[1,2] Sujan Balami[1,2] Shi Xianmeng[1,2,4]

收稿日期：2026−01−27 **修回日期：**2026−05−18

基金项目：云南省重点研发计划（202403AC100028），中国科学院西双版纳热带植物园“十四五”科技创新规划项目（E3ZKFF7B），国家自然科学基金项目（32171529），云南省“兴滇英才支持计划”青年人才项目（YNWR-QNBJ-2020-066），“智慧云南”计划（202403AM140016），云南省“彩云博士后计划”创新支持项目。

第一作者：陈姿妍。主要研究方向：土壤固氮、生态恢复。Email：chenziyan@xtbg.ac.cn 地址：666303 云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇中国科学院西双版纳热带植物园。

责任作者：宋亮，研究员，博士生导师。主要研究方向：生态恢复、生物多样性和全球变化。Email：songliang@xtbg.ac.cn 地址：同上。

本刊网址：https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

(1. Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China;
2. Yunnan Key Laboratory of Forest Ecosystem Stability and Global Change, Mengla 666303, Yunnan, China;
3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;
4. College of Biology and Food, Shangqiu Normal University, Shangqiu 476000, Henan, China)

Abstract:［**Objective**］The rapid expansion of monoculture rubber plantations in tropical regions has led to severe soil degradation and ecosystem nitrogen limitation. Biological nitrogen fixation plays a crucial role in alleviating nutrient constraints in degraded systems; however, the dynamics and assembly mechanisms of its key functional microbial communities during rubber plantation restoration remain poorly understood. This study aimed to reveal the diversity patterns and assembly mechanisms of soil diazotrophic communities during restoration and to compare the differences between natural restoration and human-assisted restoration strategies.［**Method**］Using a space-for-time substitution approach, four forest types were investigated in Xishuangbanna, China: rubber monoculture (RM), naturally restored forest (NF), artificially restored forest (AF), and mature tropical rainforest (MF). Here, RM represents a degraded forest, while NF and AF represent regenerated forests under different restoration strategies, and MF serves as a reference. Based on high-throughput sequencing of the *nifH* gene, we classified different ecological groups according to abundance thresholds, and combined β diversity decomposition with community assembly models to systematically analyze the shifts in diversity patterns and assembly mechanisms of soil diazotrophic communities during rubber plantation restoration.［**Result**］(1) The community structures of diazotrophs in restored forests (NF and AF) were significantly different from both RM and MF, with a clear divergence observed between NF and AF; (2) β diversity decomposition revealed that species turnover was the dominant process driving compositional variation among diazotrophic communities, and conditionally rare taxa (CRT, abundance < 1% with partial samples < 0.01%) and absolutely rare taxa (ART, abundance < 0.01% in all samples) were highly consistent with the turnover pattern of the overall community, suggesting that these taxa might be important contributors to the high turnover of the overall community; (3) The assembly of diazotrophic communities is predominantly governed by stochastic processes (ecological drift and dispersal limitation), with variations observed across different restoration strategies and ecological groups. Specifically, the contribution of stochastic processes increased in AF but decreased in NF for overall taxa, CRT, and ART, while it decreased for dominant taxa in both AF and NF. pH, total soil carbon (TC), and total soil nitrogen (TN) were identified as key environmental factors driving the differentiation of different ecological groups, with CRT exhibiting stronger environmental sensitivity than other groups, indicating their potential as environmental indicators.［**Conclusion**］Restoration of rubber monocultures drives the restructuring of soil diazotrophic communities, with assembly mechanisms exhibiting differentiated responses. Our findings suggest that restoration practices should pay attention to the long-term impacts of different restoration strategies on community assembly processes, and we recommend adopting an integrated restoration strategy of "initial artificial facilitation followed by natural succession" to balance recovery efficiency with long-term ecosystem stability and resilience. This study reveals the differential response characteristics of diazotrophic community assembly during rubber plantation restoration, providing a scientific basis for function-oriented restoration of degraded ecosystems.

Key words: rubber monoculture restoration; biological nitrogen fixation; β diversity decomposition; community assembly; stochastic processes; ecological group differentiation

20 世纪以来，在全球天然橡胶需求驱动下，热带地区大面积原始雨林被橡胶(*Hevea brasiliensis*)单一种植园所取代，引发了严重的土壤退化，尤其是土壤养分限制[1−3]。与原始林或次生林相比，橡胶林土壤的氮库储量及有效性显著降低，成为制约植被生产力与关键生态系统功能的主要因素[3−4]。为应对这一挑战，对退化橡胶林地开展生态恢复（如自然恢复与人工促进恢复），不仅是重建植被，更是恢复

生态系统服务功能的根本举措[5]。在恢复过程中，土壤微生物群落在有机质分解、养分循环和维持土壤功能等方面发挥着关键作用[6–8]。其中，固氮微生物通过生物固氮作用将大气氮气转化为生物可利用形态，是缓解土壤氮限制、促进系统生产力恢复的关键功能类群[9–10]。因此，理解橡胶林恢复过程中固氮微生物群落的动态与构建机制，对于制定科学有效的恢复策略至关重要。然而，现有研究多集中于描述群落组成的整体变化，对该功能群落在不同恢复策略（自然恢复与人工促进恢复）下的群落构建机制，以及群落内部不同生态类群（如优势类群与稀有类群）的差异化响应，仍缺乏系统认识。

阐明生物多样性格局及其形成机制是生态恢复研究的核心[11]。在多样性格局分析中，α 多样性与 γ 多样性分别用于表征局域和区域尺度的物种丰富度，而 β 多样性作为连接二者的关键，能有效反映物种组成沿环境或空间梯度的变化[12–13]。研究表明，物种丰富度与物种组成的变化往往不同步，例如物种组成随时间发生明显变化，而物种丰富度却可能保持稳定，这表明 β 多样性可作为 α 多样性的重要补充，更直观地揭示群落的动态变化[13–15]。为深入解析 β 多样性格局的形成机制，通常可将其分解为物种周转（turnover）与嵌套（nestedness）两个组分。其中，周转多与环境过滤和扩散限制有关，而嵌套则常与物种的定殖和灭绝历史相关联[16]。通过量化二者的相对贡献，能够更准确地识别驱动群落差异的主导生态过程，这对于进一步理解生物多样性格局与群落构建机制具有重要意义。

当前，解析群落构建机制的核心理论源于生态位理论与中性理论：前者强调确定性过程（如环境过滤、种间相互作用）的主导性，认为群落是物种适应特定生境的结果[17]；后者主张随机过程（如扩散限制、生态漂变）对群落结构的决定性影响[11,18]。这两种过程共同作用于群落组建，但其相对重要性常随生态系统类型、干扰历史及恢复阶段而异[19–21]。此外，即使在同一群落内，不同丰度类群的构建机制也可能存在显著差异。研究[21–22]表明，优势类群主要受确定性过程（如环境过滤）的调控，而稀有类群则更多地受随机过程的影响。为深入解析上述复杂机制，一系列可量化确定性与随机过程相对贡献的模型方法，如标准化随机性比率（normalized stochasticity ratio，NST）、β-最近分类单元指数（beta nearest taxon index，βNTI）以及基于系统发育分箱的生态过程定量划分方法（infer community assembly mechanisms by phylogenetic-bin-based null model analysis，iCAMP）等，已发展并被广泛应用[11,17,23]，为系统揭示微生物群落的动态构建过程提供了有力工具。

云南西双版纳地区，作为我国热带森林的典型代表，自 20 世纪 50 年代经历了大规模的天然林向橡胶林的转变[24–25]，是研究橡胶林恢复过程的理想区域。本研究以该地区单一橡胶林（rubber monocultures，RM）、自然恢复林（naturally restored forests，NF）、人工恢复林（artificially restored forests，AF）及成熟热带雨林（mature tropical rainforests，MF）为研究对象，基于 *nifH* 基因高通量测序数据，依据丰度阈值划分不同生态类群，并结合 β 多样性分解与群落构建模型，系统研究橡胶林恢复过程中土壤固氮微生物群落动态及其构建机制。旨在阐明：（1）不同恢复策略下土壤固氮微生物群落结构及 β 多样性的演变规律；（2）群落构建过程中确定性与随机过程的相对贡献及不同生态类群的差异化响应。研究结果将深化对橡胶林恢复过程中关键功能群落多样性维持机制的理解，并为热带退化生态系统的生态恢复与管理提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于云南省西双版纳傣族自治州（21°55′39″N，101°15′55″E），属北回归线以南的热带湿润区，具有典型的热带季风气候。年均气温 24 ~ 29 ℃，年均降水量 1 557 mm [26]。受西南季风和东南气流以及地形影响，降水季节分配不均，旱季为 11 月至翌年 4 月，雨季为 5—10 月[27]。该区域植被以热带季节雨林和季雨林为主，土壤类型主要为白垩纪砂岩发育而成的砖红壤[4]。受人为活动影响，西双版纳地区土地利用变化显著，表现为天然林面积减少、次生林和灌木林增加以及经济种植园（尤其是橡胶林）持续扩张[24–25]。

1.2 样点设置与土壤样品采集

研究采用“空间替代时间”的方法[26]，选取 RM、NF、AF 及 MF4 种林型作为研究对象，其中 RM 代表退化森林，NF 和 AF 分别代表自然恢复和人工促进恢复策略下的恢复林，MF 代表参照森林，样地详细信息见附表 1。每种林型设置 4 个 20 m × 20 m 的永久样方，共 16 个样方。于 2024 年旱季（2 月）和雨季（8 月）分别进行土壤样品采集。在每个样方内随机选取 9 个采样点，清除地表凋落物及其他杂物后，使用内径 5 cm 的土钻采集 0 ~ 20 cm 表层土壤。将同一样方的 9 份土壤样品过 2 mm 筛去除根系和石砾后混合均匀，形成一份复合样品，共获得 32 份复合样品（4 种林型 × 4 个样方 × 2 个季节）。每份复合样品分为两个子样品：子样品组 1 风干用于土壤

理化分析；子样品组 2 于−20 ℃ 下冷冻保存，用于后续分子生物学分析。

1.3　土壤理化性质分析

使用标准分析方法对子样品组 1 进行土壤理化性质分析。用玻璃复合电极以 1∶2.5(*w*/*v*)的土水比测量土壤 pH。风干土壤样品过 100 μm(150 目)筛网后，使用 Elementar 分析仪(Vario MAX C/N, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)测定土壤总氮(total nitrogen, TN)和土壤总碳(total carbon, TC)浓度。此外，风干土壤样品过 200 μm (75 目)筛网后，采用 X 射线荧光光谱仪(Axios MAX, Malvern Panalytical, London, UK)测定总磷(total phosphorus, TP)。

1.4　土壤 DNA 提取和高通量测序

采用 Fast DNA SPIN Kit(MP Biomedicals)试剂盒，按照制造商说明从约 0.3 g 新鲜土壤中提取总基因组 DNA。DNA 的质量和浓度分别使用 1% 凝胶电泳和 Quantus Fluorometer(PicoGreen 荧光法)进行测定。使用引物对 PolyF(5′-TGCGAYCCSAARGCBGACTC-3′)和 PolyR(5′-ATSGCCATCATYTCRCCGGA-3′)对固氮微生物 *nifH* 基因进行扩增[28]。扩增产物经纯化后，在 Illumina NextSeq 2000 平台上进行双端测序。原始序列经质量过滤、去噪、拼接后，使用 DADA2 算法在 QIIME 2 中将经过质量过滤的 reads 组装成扩增子序列变异(amplicon sequence variants, ASVs)表。为保证样本间可比性，使用 R 包“vegan”对各样本序列进行 100 次重复随机二次抽样(设置随机种子为 123)，将所有样本抽平至最小序列数(15 708 条)，以消除测序深度差异(附表 2)。基于 ASV 表及相应系统发育信息，进行后续的群落多样性、结构及构建机制分析。

1.5　数据分析

所有统计分析、模型构建及绘图均采用 R 4.3.1 完成。采用 Kruskal-Wallis 检验评估不同森林类型间土壤理化因子、固氮微生物 β 多样性及其组分、微生物类群相对丰度及 NST 值的差异，并进一步进行 Dunn 事后多重比较(Benjamini-Hochberg 校正)，显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$。

1.5.1　生态类群划分

依据物种 ASV 相对丰度阈值将固氮微生物划分为 6 个生态类群：绝对优势类(absolute abundant taxa, AAT, 所有样品丰度 ≥ 1%)、绝对稀有类(absolute rare taxa, ART, 所有样品丰度 < 0.01%)、中等丰度类(medium-abundance taxa, MT, 丰度在 0.01% ~ 1% 之间)、条件稀有类(condition-specific rare taxa, CRT, 丰度 < 1% 且部分样品 < 0.01%)、条件优势类(condition-specific abundant taxa, CAT, 丰度 > 0.01% 且部分样品 > 1%)和条件稀有优势类(condition-specific rare and abundant taxa, CRAT, 丰度在 < 0.01% 到 ≥ 1% 之间波动)。将 AAT、CAT 和 CRAT 合并定义为优势类群(dominant taxa)。

1.5.2　森林类型和季节效应检验

基于 Bray-Curtis 相异距离矩阵，采用置换多元方差分析(PERMANOVA, adonis2 函数)检验不同森林类型、季节及其交互作用对固氮微生物总类群及重要生态类群(优势类群、CRT、ART)群落结构的影响。分析显示，季节主效应不显著($P > 0.05$)，且季节与林型的交互作用亦无显著差异(附表 3)，因此，后续分析将同一林型不同季节的样品作为重复观测值(每种林型 $n = 8$)，主要侧重于揭示不同森林类型间固氮微生物群落的差异。

1.5.3　群落结构分析与 β 多样性分解

基于 Bray-Curtis 相异距离矩阵进行主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)，并采用 相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM)检验不同森林类型间固氮微生物群落结构的差异。ANOSIM 通过比较组间与组内的秩次差异生成统计量 R(值域为−1 ~ 1)，$R > 0$ 表示组间差异大于组内差异，$R = 0$ 表示组间没有差异，$R < 0$ 则表示组内差异大于组间差异；显著性通过 9 999 次置换检验评估。使用 R 包“betapart”，基于 Sørensen 非相似性指数(β_{sor})计算总 β 多样性，并将其分解为物种周转(β_{sim})和嵌套(β_{sne})两个独立组分[16]。其中，β_{sim} 反映物种替换引起的群落相异，β_{sne} 反映物种丰富度差异导致的群落相异。

1.5.4　群落构建机制分析

采用 NST 评估固氮微生物群落构建过程中随机性和确定性过程的相对重要性。NST 基于 Bray-Curtis 相异度，使用 R 包“NST”计算，随机化次数设为 1 000 次。NST 值域为 0 ~ 1，NST > 0.5 表明随机过程占主导，反之以确定性过程为主[21,29]。进一步采用 iCAMP 分析，使用 R 包“iCAMP”量化 5 种生态过程的相对贡献。首先将 ASV 划分为不同的系统发育分箱(bin)，每个 bin 内的物种被认为具有相似的生态位。对每个 bin，分别计算 β-净亲缘指数(beta nearest relatedness index, βNRI)和基于 Bray-Curtis 距离的 Raup-Crick 指数(Raup-Crick index based on Bray-Curtis, RCbray)，随机化次数设为 1 000 次。在此基础上，结合 βNTI 与 RCbray 值，将每对样方在每个 bin 上的构建过程划分为 5 种类型：同质选择(homogeneous selection, HeS, βNRI < −1.96)、异质选择(heterogeneous selection, HoS, βNRI > 1.96)、

扩散限制(dispersal limitation，DL，|βNRI| < 1.96 且 RCbray > 0.95)、同质扩散(homogenizing dispersal，HD，|βNRI| < 1.96 且 RCbray < −0.95)以及生态漂变等非主导过程(undominated，DR，|βNRI| < 1.96 且 |RCbray| < 0.95)[23]。最后，按各 bin 的物种丰富度加权平均，得到每个林型内 5 种生态过程的相对贡献。

1.5.5 环境因子影响分析

采用 Pearson 相关性分析检验不同生态类群相对丰度与土壤环境因子(pH、TC、TN、TP)之间的关联，并使用 FDR(false discovery rate)方法对 *P* 值进行多重比较校正。为直观展示固氮微生物群落、生态类群与环境因子之间的关系，进行冗余分析(redundancy analysis，RDA)。首先对物种数据进行 Hellinger 转化，以环境因子为解释变量构建 RDA 模型。采用蒙特卡洛置换检验(9 999 次置换)评估各环境因子及全模型的显著性。基于 envfit 函数计算各环境因子对群落变异的解释度(R^2)及其显著性。RDA 排序图展示样点、生态类群和环境因子的空间分布关系。

2 结果与分析

2.1 固氮微生物群落结构与组成

基于 Bray-Curtis 距离的 PCoA 分析揭示了固氮微生物群落在不同森林间的群落结构变化模式(图 1)。ANOSIM 分析表明，固氮微生物总类群在不同森林类型间均呈现显著分离(R = 0.869，P < 0.001)。对于重要固氮微生物生态类群，优势类群在 4 种森林类型间表现出最显著的分化(R = 0.890，P < 0.001)，其第一排序轴解释率为 30.74%，高于其他类群；CRT(R = 0.878，P < 0.001)和 ART(R = 0.880，P < 0.001)同样呈现显著分化，但二者的第一排序轴解释率较低(分别为 16.02% 和 19.12%)，表明稀有类群的分布可能受更多复杂环境因子或随机过程的综合影响。综上，不同生态类群(如总类群、CRT 等)在 NF 与 AF 的群落结构均沿 PC2 轴显著分离，表明不同恢复策略驱动了固氮微生物群落结构的差异化重组(图 1)。

进一步分析重要固氮微生物生态类群在相对丰度与物种组成上的差异。从平均相对丰度占比来看(表 1)，优势类群在 NF 和 AF 中相对丰度最高(分别为 43.83% 和 43.14%)，显著高于 RM(28.02%)和 MF(17.62%)；而 CRT 则在 MF 中占比最高(81.56%)，在 RM 中次之(69.23%)，在 NF 和 AF 中较低(53.13% ~ 53.77%)；ART 在各林型中占比均较低(0.38% ~ 0.88%)，林型间无显著差异。物种组成分析显示(附表 4)，总群落中以 α-变形菌纲(Alphaproteobacteria)为优势纲，在 AF 中相对丰度最高(76.46%)，显著高于其他林型；δ-变形菌纲(Deltaproteobacteria)则在 RM 中相对丰度较高(11.72%)，而在其他林型中较低。优势类群中，AF 几乎完全由 α-变形菌纲组成(94.80%)，而 NF 则包含较多分类地位未明确的细菌类群(26.06%)，包括未分类(unclassified)、未分类变形菌门(unclassified_p__Proteobacteria)、未分类细菌界(unclassified_k__norank_d__Bacteria)和未归属细菌(norank_d__Bacteria)。CRT 在各林型中均以 α-变形菌纲为主导(50.78% ~ 62.44%)，其中 RM 的 δ-变形菌纲占比显著高于其他林型(11.91%)；ART 中，NF、AF 和 MF 以未分类细菌(unclassified_k__norank_d__Bacteria)为主(31.91% ~ 35.59%)，而 RM 则以 α-变形菌纲的相对丰度最高(35.68%)。

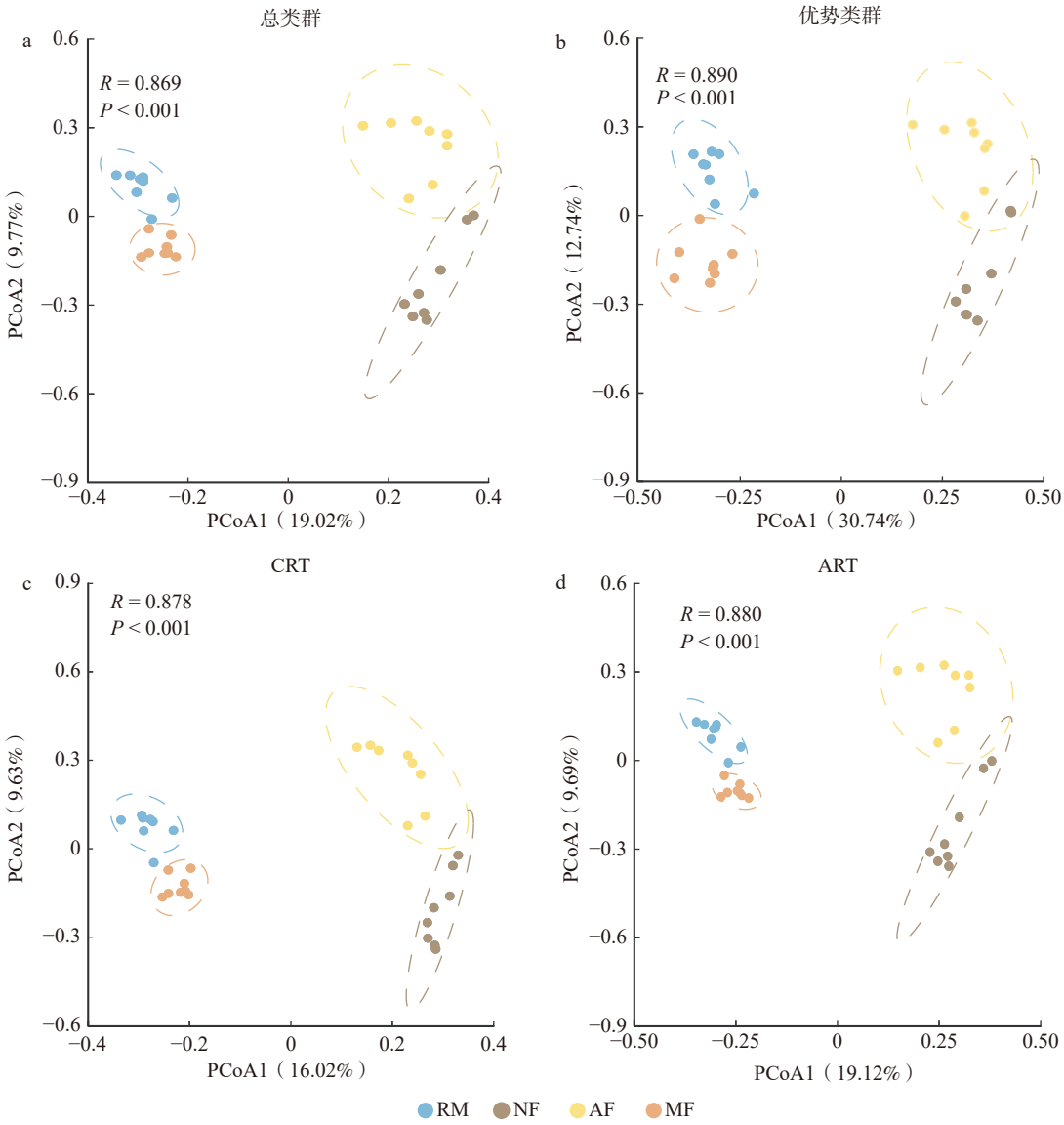
2.2 固氮微生物 β 多样性及其组分分解

进一步将区域间各样点两两配对并对固氮微生物总 β 多样性指数进行计算和分解(图 2，附表 5)。总类群 β 多样性在 MF 中最高，显著高于其他林型(P < 0.05)；NF 最低，显著低于 RM 和 MF(P < 0.05)，而与 AF 无显著差异。物种周转贡献率对其总 β 多样性的贡献率在各林型中均超过 96%，嵌套贡献率极低(1.92% ~ 3.25%)且林型间无显著差异。

重要固氮微生物生态类群的 β 多样性模式存在显著差异(附表 5)。稀有类群(CRT 和 ART)的 β 多样性范围为 0.829 2 ~ 0.936 5，显著高于优势类群(0.289 4 ~ 0.497 7)。从周转与嵌套贡献来看，稀有类群的周转贡献率均超过 96%，嵌套贡献率不足 4%；而优势类群的周转贡献率为 81.23% ~ 89.85%，嵌套贡献率为 10.15% ~ 18.77%，其嵌套占比在 NF 中最高(18.77%)。综上，物种周转是驱动固氮微生物群落 β 多样性的核心过程(图 2)。

2.3 固氮微生物群落构建的生态过程与机制分化

基于 NST 的分析表明，随机性过程在不同森林类型和固氮微生物生态类群中的相对贡献存在显著差异(图 3a 和附表 6)。固氮微生物总类群、CRT 与 ART 的 NST 均值呈现一致格局：RM、NF 和 AF 的 NST 均大于 0.50，且三者间无显著差异，表明随机过程占主导；然而，与 RM 相比，NF 和 AF 群落的 NST 值有所降低，表明确定性环境选择的相对作用在恢复进程中有所增强。而 MF 的 NST 均值显著低于其他森林(P < 0.05)，且小于 0.50，表明确定性过程占主导。相比之下，优势类群的 NST 均值均大于 0.50，且在各林型间无显著差异(P > 0.05)，表明随机过程占主导。



CRT. 条件稀有类群；ART. 绝对稀有类群。图中椭圆表示 95% 置信区间，坐标轴括号内数值为对应主坐标解释的变异百分比；*R* 值表示 ANOSIM 分析的组间差异程度，*P* 值表示显著性水平。RM. 单一橡胶林；NF. 自然恢复林；AF. 人工恢复林；MF. 成熟热带雨林。下同。

图 1　基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析（PCoA）排序图

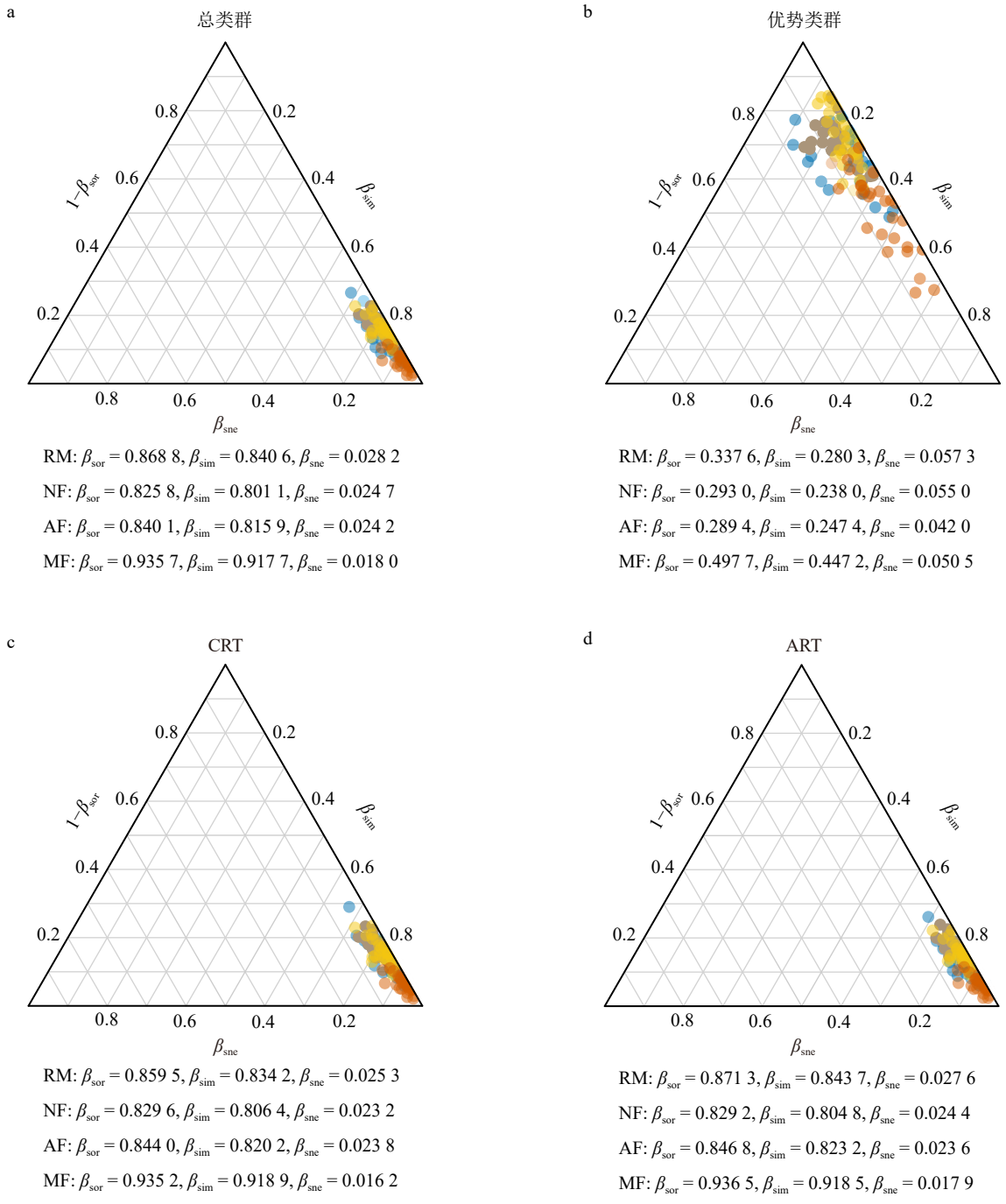
Fig. 1　Principal coordinate analysis (PCoA) plot based on Bray-Curtis distance

表 1　不同固氮微生物生态类群在不同森林类型中的相对丰度

Tab. 1　Relative abundance of abundance-based ecological groups of diazotrophs across different forest types　%

类别	RM	NF	AF	MF
优势类群	28.02 ± 8.18 b	43.83 ± 5.39 a	43.14 ± 5.75 a	17.62 ± 5.51 b
绝对优势类（AAT）	0.00 ± 0.00 b	2.23 ± 0.90 a	0.00 ± 0.00 b	0.00 ± 0.00 b
条件优势类（CAT）	7.39 ± 3.56 bc	16.24 ± 3.02 ab	23.88 ± 3.69 a	1.78 ± 1.27 c
条件稀有优势类（CRAT）	20.63 ± 8.66 ab	25.35 ± 5.64 a	19.26 ± 5.18 ab	15.85 ± 4.90 b
中等丰度类（MT）	1.87 ± 0.89 a	2.66 ± 0.71 a	2.67 ± 1.00 a	0.00 ± 0.00 b
条件稀有类（CRT）	69.23 ± 7.75 a	53.13 ± 5.31 b	53.77 ± 5.31 b	81.56 ± 5.37 a
绝对稀有类（ART）	0.88 ± 0.55 a	0.38 ± 0.18 a	0.42 ± 0.13 a	0.82 ± 0.46 a

注：表中数值为平均值 ± 标准差，同行不同字母表示不同林型间相对丰度差异显著（$P < 0.05$）。

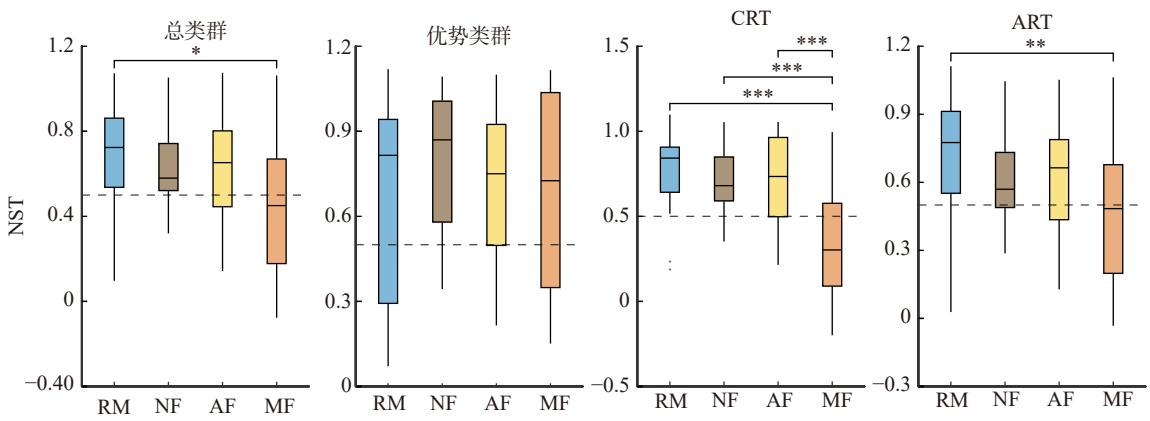


图中每个点代表一对样本，其位置由该样本对在群落相似性（$1-\beta_{sor}$）、物种周转（β_{sim}）和嵌套度（β_{sne}）3个维度上的数值决定，三者之和为 1。图中标注的数值为各森林类型内所有样本对 β 多样性组分的平均值。

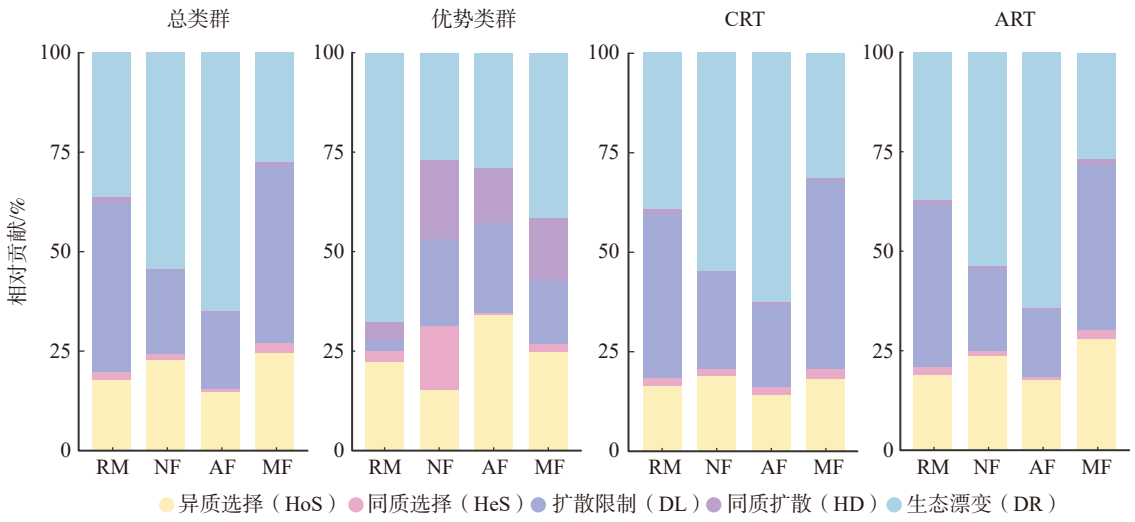
图 2 土壤固氮微生物群落 β 多样性组分分解三元图

Fig. 2 Ternary plots showing the decomposition of β diversity components of soil diazotrophs communities

iCAMP 分析进一步量化了不同生态过程的相对贡献(图 3b 和附表 7)。固氮微生物群落的构建过程在所有林型中均以随机性过程为主导，但这一过程的相对贡献在不同恢复策略之间存在差异，且在群落内部的不同生态类群之间也表现出显著分化。具体而言，在固氮微生物总类群、CRT 与 ART 中，与 RM 相比，AF 中随机过程占比(81.51% ~ 84.51%)增加，主要由生态漂变(62.66% ~ 64.88%)和扩散限制(16.88% ~ 20.68%)贡献；NF 以及 MF 中则随机性过程占比降低，确定性过程占比增加，主要由异质选择(NF：18.81% ~ 23.84%；MF：18.02% ~ 28.13%)贡献。相比之下，优势类群中随机性过程占比在恢复林(NF 和 AF)以及 MF 中均降低，确定性过程占比在 AF 中最高(34.68%)，主要由异质选择(34.09%)贡献；在 NF 中次之(31.53%)，主要由同质选择(16.27%)贡献。



a 基于物种组成零模型的标准化随机性比率（NST）箱线图



b 5 种生态过程相对贡献率

虚线表示 NST = 0.5 的阈值，NST > 0.5 表示随机性过程主导，NST < 0.5 表示确定性过程主导。* 表示$P < 0.05$，**表示 $P < 0.01$，***表示 $P < 0.001$。下同。

图 3　土壤固氮微生物群落构建机制分析

Fig. 3　Analysis of soil diazotrophic community assembly mechanisms

2.4　土壤理化性质对群落构建的确定性驱动机制

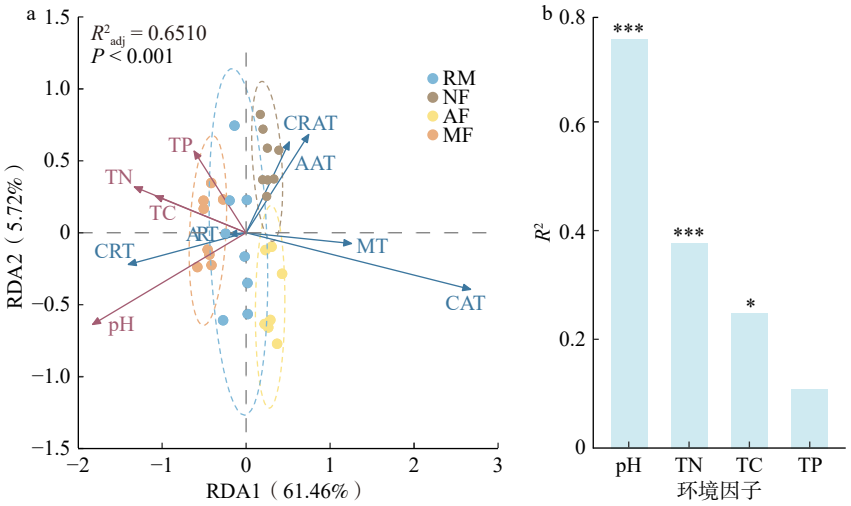
Pearson 相关性分析（附表 8）显示，不同环境因子与固氮微生物各类群的相关性存在显著差异。pH 与 CRT 呈显著正相关（$r = 0.798$，$P < 0.001$），而与 AAT（$r = -0.634$，$P < 0.001$）、CAT（$r = -0.701$，$P < 0.001$）、CRAT（$r = -0.404$，$P < 0.05$）和 MT（$r = -0.720$，$P < 0.001$）呈显著负相关。TN 与 CRT 呈显著正相关（$r = 0.551$，$P < 0.01$），与 CAT（$r = -0.488$，$P < 0.05$）和 MT（$r = -0.633$，$P < 0.001$）呈显著负相关。TC 与 MT 呈显著负相关（$r = -0.562$，$P < 0.01$），与 CRT 呈显著正相关（$r = 0.449$，$P < 0.05$）。TP 仅与 CAT 呈显著负相关（$r = -0.410$，$P < 0.05$）。

RDA 分析进一步揭示了土壤环境因子对固氮微生物群落结构的显著影响（$P < 0.001$，图 4 和附表 9）。全模型在前两轴共解释群落变异的 67.18%，其中 RDA1 解释 61.46%，RDA2 解释 5.72%。pH 的解释力最强（$R^2 = 0.753$，$P < 0.001$），其次为 TN（$R^2 = 0.378$，$P < 0.05$）和 TC（$R^2 = 0.250$，$P < 0.05$），TP 未达到显著水平（$R^2 = 0.110$，$P = 0.185$）。沿 RDA 第一轴，pH、TN 和 TC 均呈负向分布，CRT 同为负向分布，而 AAT、CAT、CRAT 和 MT 呈正向分布。

3　讨　　论

3.1　橡胶林恢复过程中固氮微生物群落结构与 β 多样性格局

作为生态系统恢复的核心属性，β 多样性紧密关联着物种形成、灭绝及分布变化的时空动态，能够有效反映生物多样性的恢复进程[11,13]。本研究发现，从单一橡胶林向成熟热带雨林的恢复过程中，物种周转是驱动土壤固氮微生物群落结构差异的绝对主导过程（图 3 和附表 5）。不同固氮微生物生态类群的 β 多样性模式呈现差异。其中，稀有类群（CRT



蓝色箭头表示固氮微生物生态类群（响应变量），箭头方向反映该类群与环境因子之间的关联方向，箭头长度反映该类群在排序空间中的变异程度；红色箭头表示环境因子（解释变量），箭头方向表示环境因子的梯度方向，箭头长度表示该环境因子对群落变异的解释强度（以 R^2 表示）。

图 4 固氮微生物群落与环境因子的冗余分析

Fig. 4 Redundancy analysis (RDA) of diazotrophic communities and environmental factors

和 ART)的 β 多样性格局与总类群高度一致，其周转贡献率均超过 96%，嵌套贡献率极低(< 4%)；而优势类群的周转贡献率(81.23% ~ 89.85%)虽仍占主导，但其嵌套贡献率(10.15% ~ 18.77%)显著高于稀有类群(图 2 和附表 5)。结合稀有类群(如 CRT)在群落中较高的相对丰度(表 1)，上述结果提示稀有类群可能是固氮微生物总类群的“高周转、低嵌套”格局重要贡献者，而优势类群则更易受到物种非随机丧失过程的影响[16]。

在热带森林转为单一橡胶林后，长期集约化经营导致的土壤退化(如养分淋失、结构压实)增强了环境过滤，进而可能抑制物种周转并促进物种的非随机丧失，使嵌套性贡献相对增高[1,4,16]。本研究结果支持该推断：RM 中所有固氮微生物生态类群的嵌套贡献均高于 MF(附表 5)。同时，固氮微生物类群的组成变化为此提供了进一步的证据(附表 4)。RM 中 δ-变形菌纲较 MF 占比增加，该类群包含许多厌氧或兼性厌氧菌，常见于通气不良的受干扰土壤[30−31]，其富集趋势与橡胶林土壤压实、通气性下降的环境特征相符。此外，RM 中优势类群表现出最高的嵌套性(16.97%)，且该类群中 α-变形菌纲的占比较 MF 降低，提示在土地利用转变过程中，一些特定功能类群可能发生了非随机丧失[16]。随着橡胶林恢复，NF 和 AF 中固氮微生物总类群、CRT 以及 ART 的物种周转作用则呈增强趋势，嵌套作用有所降低(附表 5)。广泛观察到的模式认为：高周转既可源于环境异质性驱动的确定性筛选，也可源于扩散限制或生态漂变主导的随机过程[13,16]。研究[26,32]表明，橡胶林植被恢复可通过增加凋落物输入、根系分泌物和改善水分利用效率，显著促进土壤碳、氮养分的积累，从而提升土壤异质性，这可能为依赖不同资源利用策略的固氮微生物类群提供多样化的生态位，促进物种替换与共存[20,30,33]。然而，本研究中恢复林(NF 和 AF)土壤各指标的变异系数仍普遍较低(附表 10)，表明环境异质性尚未显著提升。结合 iCAMP 分析结果(图 3 和附表 7)，恢复林(NF 和 AF)中固氮微生物各类群的构建均以随机过程(尤其是生态漂变)为主，因此其高周转格局可能主要源于随机性过程，而非环境筛选。相比之下，MF 中随机过程仍为主导；但其土壤指标变异系数较高(8.90% ~ 19.37%，附表 10)，且异质选择贡献显著高于恢复林(NF 和 AF，附表 7)，表明成熟热带雨林的复杂生境通过生态位分化对物种周转的促进作用有所增强[8,13]。然而，尽管恢复林(NF 和 AF)的物种周转相对贡献率较 RM 有所增强，但所有固氮微生物生态类群的整体 β 多样性水平均显著低于 MF(附表 5)。这表明，当前恢复林(NF 和 AF)中土壤固氮微生物群落的 β 多样性恢复可能存在时滞效应[34−35]，恢复林在短期内难以突破历史遗留效应与地下微环境改善滞后(地上植被恢复快于土壤功能重建)所形成的恢复阈值。

3.2 橡胶林恢复对固氮微生物群落构建机制的影响

通过阐明确定性过程与随机过程在群落构建中的相对重要性，本研究进一步揭示了橡胶林恢复背景下固氮微生物群落构建机制的动态特征。NST 与 iCAMP 结果虽存在一定差异，但均表明随机性过程在群落构建中具有重要作用(见 2.3 节)。iCAMP 结果(附表 7)表明，在所有森林类型中，固氮微生物总类群及各生态类群的构建均以随机性过程为主导，

这与多项研究的结果一致[11,19,36]。然而，随机性过程的相对占比在不同恢复策略与生态类群间存在差异（图 3 和附表 7）。其中，固氮微生物总类群、CRT 与 ART 的构建机制呈现相似格局：与 RM 相比，AF 中随机性过程的贡献上升，而在 NF 中其贡献则有所下降。这一差异主要源于生态漂变和扩散限制变化幅度的不同。具体而言，AF 中生态漂变的增强是其随机性上升的主要驱动力。生态漂变通常在环境选择较弱、种群规模较小的局域群落中作用更强[11]。本研究中，AF 各土壤指标的变异系数普遍较低，表明人工恢复措施可能导致土壤环境均质化，削弱了环境筛选的异质性；同时，稀有类群因其种群规模小，对出生、死亡等随机事件更为敏感，可能进一步放大了生态漂变的贡献[21,37]。尽管 AF 中扩散限制也显著下降，但生态漂变的上升幅度占主导，最终使随机性总占比增加。相反，NF 中随机性过程总占比的下降源于扩散限制的缓解以及生态漂变上升幅度较小：NF 中可能因土壤物理结构改善、连通性增强，大幅降低了扩散限制[11,27]；同时，其较低的 pH 和较高的养分含量（附表 10）强化了确定性选择。RDA 与相关性分析（图 4 和附表 8）表明，pH 是解释群落变异的最强环境因子，且 CRT 丰度与土壤 pH、TN、TC 呈显著正相关。因此，NF 中环境过滤减缓了生态漂变的上升幅度[38–40]，从而进一步增强了确定性过程。该作用在优势类群中更为突出，无论 NF 还是 AF，优势类群的随机性过程贡献均低于 RM，即确定性过程均相对增强（附表 7）。环境因子分析显示，优势类群（AAT、CAT 及 CRAT）丰度与土壤 pH、TN 和 TC 多呈显著负相关，表明其适应酸性、低养分环境（附表 8）。因此，恢复林（NF 和 AF）中普遍偏低的土壤 pH 构成了异质选择压力，通过环境过滤筛选出耐酸的优势类群，从而增强了确定性过程在群落构建中的相对贡献。上述分化格局反映了不同固氮微生物生态类群在生态策略和环境适应性上的差异[41–42]。其中，相比其他生态类群，CRT 丰度变化表现出更强的环境可预测性（相关系数绝对值最高，附表 8），尽管其群落构建仍以随机过程为主，但对 pH 和养分梯度高度敏感，可作为响应环境变化的潜在指示类群[43]。

为了评估不同恢复策略的生态效益，本研究进一步将恢复林（NF 和 AF）与参照森林 MF 进行直接比较。MF 由于高环境异质性，异质选择可促进物种的生态位分化[8]，同时高物种丰富度与复杂的空间结构也维持了扩散限制和生态漂变等随机过程的作用[44]。从群落结构看，总类群及各生态类群的 PCoA 分析（图 1）均显示，NF 和 AF 的样点与 MF 分离。从物种组成看（表 1，附表 4），以 CRT 为例，其相对丰度占比在 NF（53.13%）和 AF（53.77%）中均低于 MF（81.56%），且 NF 中 α-变形菌纲占比（50.78%）比 AF（62.44%）更接近 MF（54.43%）。从构建机制看，总类群、CRT 和 ART 在确定性过程贡献上均表现为 NF（20.41% ~ 25.07%）比 AF（15.49% ~ 18.49%）更接近 MF（20.56% ~ 30.28%）；AF 的生态漂变贡献（62.66% ~ 64.88%）远高于 MF（26.61% ~ 31.33%）（附表 7）。因此，尽管两种恢复策略均改变了固氮微生物群落的动态，但 NF 在关键类群群落结构、组成及构建过程上比 AF 更接近 MF，然而二者均未完全重建 MF 的构建模式，未来仍需优化恢复策略。

3.3　对恢复实践的启示与研究展望

本研究从格局与机制层面，为热带退化橡胶林的生态恢复提供了关键的微生物学见解。不同森林固氮微生物整体呈现由随机过程主导的“高周转、低嵌套”格局；即使群落结构发生变化，固氮优势类群（如 α-变形菌纲）仍始终存在，这表明固氮功能群具备一定的功能韧性[45]，能够在植被剧烈更替与微环境剧变下维持氮输入连续性，为功能导向性恢复实践提供了重要的理论依据。然而，两种恢复策略的群落构建机制均存在不足（见 3.2 节），基于此，我们建议采用“初期人工促进—后期自然主导”的适应性恢复范式，在恢复的早期建群阶段（如 0 ~ 5 年），主动引入适应本地环境的热带豆科植物，如林下常配植的大叶千斤拔（*Flemingia macrophylla*）或联合接种高效固氮菌剂，以促进功能群落定殖与土壤氮库重建[8,46–47]；并在整地过程中避免高强度人为扰动，减轻土壤生境均质化。待林冠郁闭（进入中后期）后，可减少人为除草与干扰，通过自然演替过程构建稳定且高度特异性的地下微生态网络[5,6,13]，以期在效率与韧性之间取得最优平衡。

研究亦存在若干局限，有待未来研究深化。首先，研究结论主要基于“空间替代时间”的序列比较及单年度的旱雨季采样，未能充分捕捉群落构建的连续时间动态，未来需依托长期生态学观测网络开展连续监测[29,48]。其次，pH 和 TN 等因子对群落变异的解释度有限，其他因素（如微量元素、植物输入、空间异质性）可能也发挥作用，未来需纳入更多维度的环境变量，并通过可控的田间或微宇宙试验验证关键因子的影响[45,49–51]。最后，本研究基于 *nifH* 扩增子的群落遗传潜能（DNA 层面），未测定原位固氮速率（如乙炔还原法或 ^{15}N 同位素示踪法）[9,52]，群落高周转与固氮通量的直接关联尚需功能数据印证。未来研究应整合宏基因组学、转录组学及代谢组学等多维度数据，构建从微生物分类单元、群落构建过

程到实际固氮功能通量的定量化关联网络[33,53]，为生态系统修复的精准调控提供理论依据。

4 结　　论

本研究从群落构建机制视角阐明，热带退化橡胶林在不同恢复策略（自然恢复与人工促进恢复）下，土壤固氮微生物群落发生了显著重组与机制分异。固氮微生物群落 β 多样性变化主要源于物种周转过程，其中稀有类群（CRT 和 ART）可能为重要贡献者。群落构建机制分析进一步表明，固氮微生物群落构建总体上以随机性过程为主导，并随恢复策略与生态类群而异：与 RM 相比，AF 增强了 CRT 与 ART 的随机性组装，与总类群格局一致；而 NF 则增强了确定性环境筛选的作用。环境因子分析表明，pH、TC 和 TN 是驱动群落分化的关键确定性因子，并揭示了不同固氮微生物生态类群的功能分化。优势类群对环境因子的响应较为稳定；CRT 表现出对 pH 与养分变化的高度敏感性，具有环境指示潜力；ART 则主要受生态漂变调控，与环境因子相关性较弱。尽管固氮微生物群落结构发生显著变化，不同林型中始终存在稳定的固氮优势类群，表明固氮功能群具备一定的功能韧性。综上，在恢复实践中应关注不同恢复策略对固氮微生物群落构建过程的长期影响，并建议采用“初期人工促进—后期自然主导”的协同恢复策略，以兼顾恢复效率与生态系统长期韧性。本研究为深化理解橡胶林恢复的生态过程提供了新的机制见解，并对退化生态系统的功能导向性恢复实践具有指导意义。

附表 1～10 数据详见 https://j.bjfu.edu.cn/article/exportSupplementary?id=0da10cf3-593c-4239-a438-10dd94fe707f&pageType=cn。

参 考 文 献

[1] Ahrends A, Hollingsworth P M, Ziegler A D, et al. Current trends of rubber plantation expansion may threaten biodiversity and livelihoods [J]. Global Environmental Change, 2015, 34: 48−58.

[2] Wang Y X, Zhang L. From primary forests to rubber plantations: a huge ecological loss [J]. The Innovation, 2025, 6(5): 100836.

[3] Singh A K, Liu W J, Zakari S, et al. A global review of rubber plantations: impacts on ecosystem functions, mitigations, future directions, and policies for sustainable cultivation [J]. Science of the Total Environment, 2021, 796: 148948.

[4] Singh A K, Liu W J, Zhu X A, et al. The detrimental effect of rainforest conversion to rubber plantations on soil dissolved organic carbon and C: N stoichiometry, mediated by altered soil biogeochemistry [J]. Journal of Environmental Management, 2024, 370: 122965.

[5] Song L, Balami S, Dossa G G O, et al. Ecological restoration of rubber monocultures: strategies for biodiversity and ecosystem recovery in tropical regions [J]. Integrative Conservation, 2025, 4: 345−353.

[6] Coban O, de Deyn G B, van der Ploeg M. Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands [J]. Science, 2022, 375(6584): abe0725.

[7] Philippot L, Chenu C, Kappler A, et al. The interplay between microbial communities and soil properties [J]. Nature Reviews Microbiology, 2024, 22(4): 226−239.

[8] Chen J, Feng K, Hannula S E, et al. InterKingdom plant-microbial ecological networks under selective and clear cutting of tropical rainforest [J]. Forest Ecology and Management, 2021, 491: 119182.

[9] Zhang J, Zheng M H, Zhang Y J, et al. Soil phosphorus availability affects diazotroph communities during vegetation succession in lowland subtropical forests [J]. Applied Soil Ecology, 2021, 166: 104009.

[10] Zheng M H, Chen H, Li D J, et al. Substrate stoichiometry determines nitrogen fixation throughout succession in southern Chinese forests [J]. Ecology Letters, 2020, 23(2): 336−347.

[11] Zhou J Z, Ning D L. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology? [J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2017, 81(4): e00002−e00017.

[12] Mori A S, Isbell F, Seidl R. β-diversity, community assembly, and ecosystem functioning [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2018, 33(7): 549−564.

[13] Wu Y H, Yang Z Y, Chen S R, et al. Drivers of β-diversity and its component-dependence along the natural restoration in an extremely heterogeneous forest ecosystem [J]. Catena, 2024, 243: 108224.

[14] Hillebrand H, Blasius B, Borer E T, et al. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: consequences for conservation and monitoring [J]. Journal of Applied Ecology, 2018, 55(1): 169−184.

[15] 薛婴, 德吉, 王兰, 等. 青藏高原冰川补给湖泊色林错细菌群落多样性及其构建机制 [J]. 冰川冻土, 2025, 47(4): 1099−1111.
Xue Z, De J, Wang L, et al. Bacterial community diversity and assembly mechanisms in glacial-fed lake Selin Co on Qinghai-Xizang Plateau [J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2025, 47(4): 1099−1111.

[16] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity [J]. Global Ecology and Biogeography, 2010, 19(1): 134−143.

[17] Stegen J C, Lin X J, Konopka A E, et al. Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities [J]. The ISME Journal, 2012, 6(9): 1653−1664.

[18] Chisholm R A, Lichstein J W. Linking dispersal, immigration and scale in the neutral theory of biodiversity [J]. Ecology Letters, 2009, 12(12): 1385−1393.

[19] Li R X, Liu Q H, Luo R Y, et al. Disentangling assembly processes of bacterial and fungal communities in alpine slope ecological restoration [J]. Catena, 2026, 262: 109632.

[20] Jiao S, Yang Y F, Xu Y Q, et al. Balance between community assembly processes mediates species coexistence in agricultural soil microbiomes across eastern China [J]. The ISME Journal, 2020, 14(1): 202−216.

[21] 刘丰瑜, 韩雪梅, 杨家顶, 等. 汛期扰动下河流浮游真核微生物群落时序动态及其构建机制 [J]. 生态学报, 2025, 45(21): 10809−10821.
Liu F Y, Han X M, Yang J D, et al. Temporal dynamics and assembly mechanisms of riverine planktonic eukaryotic microbial communities under flood season disturbance [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(21): 10809−10821.

[22] Graham E B, Stegen J C. Dispersal-based microbial community assembly decreases biogeochemical function [J]. Processes, 2017, 5(4): 65.

[23] Ning D L, Yuan M T, Wu L W, et al. A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming [J]. Nature Communications, 2020, 11: 4717.

[24] Li H M, Ma Y X, Liu W J, et al. Clearance and fragmentation of tropical rain forest in Xishuangbanna, SW, China [J]. Biodiversity and Conservation, 2009, 18(13): 3421−3440.

[25] Wang J, Bai Y, Huang Z D, et al. Identifying ecological security patterns to prioritize conservation and restoration: a case study in Xishuangbanna tropical region, China [J]. Journal of Cleaner Production, 2024, 444: 141222.

[26] Cai X Y, Chen C F, Singh A K, et al. Anthropogenic restoration exhibits more complex and stable microbial co-occurrence patterns than natural restoration in rubber plantations [J]. Science of the Total Environment, 2024, 948: 174935.

[27] Zeng H H, Wu J N, Zhu X A, et al. Jungle rubber facilitates the restoration of degraded soil of an existing rubber plantation [J]. Journal of Environmental Management, 2021, 281: 111959.

[28] Brankatschk R, Bodenhausen N, Zeyer J, et al. Simple absolute quantification method correcting for quantitative PCR efficiency variations for microbial community samples [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(12): 4481−4489.

[29] Zhu L Y, Luan L, Chen Y, et al. Community assembly of organisms regulates soil microbial functional potential through dual mechanisms [J]. Global Change Biology, 2024, 30(2): e17160.

[30] Meng H, Zhou Z C, Wu R N, et al. Diazotrophic microbial community and abundance in acidic subtropical natural and re-vegetated forest soils revealed by high-throughput sequencing of nifH gene [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2019, 103(2): 995−1005.

[31] Mastný J, Bárta J, Kaštovská E, et al. Decomposition of peatland DOC affected by root exudates is driven by specific r and K strategic bacterial taxa [J]. Scientific Reports, 2021, 11: 18677.

[32] Ren Y, Lin F M, Jiang C, et al. Understory vegetation management regulates soil carbon and nitrogen storage in rubber plantations [J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2023, 127(2): 209−224.

[33] Pedrinho A, Mendes L W, Merloti L F, et al. Forest-to-pasture conversion and recovery based on assessment of microbial communities in eastern Amazon rainforest [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2019, 95(3): fiy236.

[34] Suding K N, Hobbs R J. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2009, 24(5): 271−279.

[35] 梅傲涵. 生态时滞效应及其对生物多样性影响研究进展 [J]. 环境保护前沿, 2024, 14(3): 473−481.
Mei A H. Research progress in ecological time lag effects and impact on biodiversity [J]. Advances in Environmental Protection, 2024, 14(3): 473−481.

[36] Dini-Andreote F, Stegen J C, van Elsas J D, et al. Disentangling mechanisms that mediate the balance between stochastic and deterministic processes in microbial succession [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(11): E1326−E1332.

[37] Nemergut D R, Schmidt S K, Fukami T, et al. Patterns and processes of microbial community assembly [J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2013, 77(3): 342−356.

[38] Wang Y S, Li C N, Tu B, et al. Species pool and local ecological assembly processes shape the β-diversity of diazotrophs in grassland soils [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 160: 108338.

[39] Tripathi B M, Stegen J C, Kim M, et al. Soil pH mediates the balance between stochastic and deterministic assembly of bacteria [J]. The ISME Journal, 2018, 12(4): 1072−1083.

[40] Yu Z, Zeng X M, Cheng X L, et al. Patterns and environmental drivers of soil microbial succession [J]. Global Change Biology, 2025, 31(9): e70475.

[41] Jiao S, Lu Y H. Soil pH and temperature regulate assembly processes of abundant and rare bacterial communities in agricultural ecosystems [J]. Environmental Microbiology, 2020, 22(3): 1052−1065.

[42] Benone N L, Soares B E, Lobato C M C, et al. How modified landscapes filter rare species and modulate the regional pool of ecological traits? [J]. Hydrobiologia, 2022, 849(20): 4499−4514.

[43] Li L Y, Pujari L, Wu C, et al. Assembly processes and co-occurrence patterns of abundant and rare bacterial community in the eastern Indian Ocean [J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 616956.

[44] Wang X G, Wiegand T, Kraft N J B, et al. Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes in

species rich forests [J]. Ecology, 2016, 97(2): 347−360.

[45] Reed S C, Cleveland C C, Townsend A R. Functional ecology of free-living nitrogen fixation: a contemporary perspective [J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2011, 42: 489−512.

[46] Wang X, Li Y Y, Rensing C, et al. Early inoculation and bacterial community assembly in plants: a review [J]. Microbiological Research, 2025, 296: 128141.

[47] Chen C F, Liu W J, Wu J N, et al. Can intercropping with the cash crop help improve the soil physico-chemical properties of rubber plantations? [J]. Geoderma, 2019, 335: 149−160.

[48] 贺纪正, 王军涛. 土壤微生物群落构建理论与时空演变特征 [J]. 生态学报, 2015, 35(20): 6575−6583.
He J Z, Wang J T. Mechanisms of community organization and spatiotemporal patterns of soil microbial communities [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(20): 6575−6583.

[49] Feng M M, Adams J M, Fan K K, et al. Long-term fertilization influences community assembly processes of soil diazotrophs [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 126: 151−158.

[50] Fu R X, Ge D L, Li J S, et al. Nitrogen deposition reshapes biological nitrogen fixation and soil diazotrophic communities across urban and rural forests [J]. Catena, 2025, 256: 109101.

[51] Fan K K, Weisenhorn P, Gilbert J A, et al. Soil pH correlates with the co-occurrence and assemblage process of diazotrophic communities in rhizosphere and bulk soils of wheat fields [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 121: 185−192.

[52] Fu R X, Cao C Y, Liu L T, et al. Limited dependence on soil nitrogen fixation as subtropical forests develop [J]. Microbiological Research, 2024, 285: 127757.

[53] Liu Y P, Ise Y, Takami H, et al. Soil pH modulates microbial nitrogen allocation in soil via compositional and metabolic shifts across forests in Japan [J]. iMetaOmics, 2025, 2(4): e70054.

（责任编辑 孟 瑶
责任编委 臧润国）