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

栽植模式与丛枝菌根真菌对灌木根际微环境与细根形态的影响

郝龙飞 孙文娜 刘婷岩 张盛晰 吴航 赵凯悦 青春

Effects of planting patterns and arbuscular mycorrhizal fungi on rhizosphere microenvironment and fine root morphology of shrubs

Hao Longfei, Sun Wenna, Liu Tingyan, Zhang Shengxi, Wu Hang, Zhao Kaiyue, Qing Chun

引用本文:
郝龙飞, 孙文娜, 刘婷岩, 张盛晰, 吴航, 赵凯悦, 青春. 栽植模式与丛枝菌根真菌对灌木根际微环境与细根形态的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(8):1–11. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260178
Hao Longfei, Sun Wenna, Liu Tingyan, Zhang Shengxi, Wu Hang, Zhao Kaiyue, Qing Chun. Effects of planting patterns and arbuscular mycorrhizal fungi on rhizosphere microenvironment and fine root morphology of shrubs[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8):1–11. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260178

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260178

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

内蒙古温带草地丛枝菌根真菌群落对紫花苜蓿幼苗生长的影响
Influence of arbuscular mycorrhizal fungi from two temperate grassland types on *Medicago sativa* seedling growth in Inner Mongolia of northern China
北京林业大学学报, 2024, 46(11): 53–61. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240213

丛枝菌根真菌对银中杨叶片物质代谢及化学防御的影响
Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on metabolism and chemical defense of *Populus alba* × *P. berolinensis* leaves
北京林业大学学报, 2021, 43(5): 86–92. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200172

氮添加及接种处理对1年生樟子松苗木根系形态及养分含量的影响
Responses of root morphology and nutrient content of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings to nitrogen addition and inoculation treatments
北京林业大学学报, 2021, 43(4): 1–7. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200071

两种丛枝菌根真菌定殖青山杨后对舞毒蛾的抗性研究
Effects of arbuscular mycorrhizal fungal colonization on *Populus pseudo–cathayana* × *P. deltoides* resistance to *Lymantria dispar* larvae
北京林业大学学报, 2024, 46(3): 53–59. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220144

宽窄行栽植模式下三倍体毛白杨小麦复合系统的细根分布及形态特征
Fine root spatial distribution and morphology of triploid *Populus tomentosa*–wheat agroforestry system under wide– and narrow–row spacing planting schemes
北京林业大学学报, 2021, 43(10): 73–80. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200420

干旱胁迫对扁桃砧木幼苗叶片结构和根系形态的影响
Effects of drought stress on leaf structure and root morphology of almond rootstock seedlings

北京林业大学学报, 2023, 45(11): 90–99. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210263

DOI:10.12171/j.1000−1522.20260178

栽植模式与丛枝菌根真菌对灌木根际微环境与细根形态的影响

郝龙飞[1]　孙文娜[1]　刘婷岩[2]　张盛晰[1]　吴　航[3]　赵凯悦[4]　青　春[5]

（1. 内蒙古农业大学林学院，内蒙古 呼和浩特 010019；2. 内蒙古自治区林业科学研究院沙生资源保育与利用国家林业和草原局重点实验室，内蒙古 呼和浩特 010010；3. 克什克腾旗大局子林场，内蒙古 赤峰 025350；4. 锡林郭勒盟林业和草原局综合保障中心，内蒙古 锡林浩特 026000；5. 翁牛特旗乌丹镇人民政府林草站，内蒙古 赤峰 024500）

摘要:【目的】脆弱生态系统植被恢复中，植物根系养分获取策略的适应性机制是生态学研究的核心议题。栽植模式与丛枝菌根真菌（AMF）的协同调控被认为是提升植物抗逆性与生态系统功能的关键途径，但二者如何协同驱动根际微环境与根系形态的耦合机制尚缺乏系统解析。为阐明栽植模式与 AMF 如何协同驱动根际微环境与根系形态的耦合机制，本研究揭示了不同栽植模式与 AMF 接种对根际过程及根系构型的协同调控效应。**【方法】**以内蒙古砒砂岩区抗逆性强的灌木树种为对象，于 2022—2023 年在内蒙古自治区鄂尔多斯市准格尔旗的典型砒砂岩区开展研究。试验设置单栽灌木铁线莲和土庄绣线菊以及 2 种灌木混栽处理 3 种栽植模式，结合 AMF 接种与未接种处理，系统分析根际土壤微环境及细根形态相关指标的变化规律。采用双因素方差分析检验处理效应，并利用偏最小二乘路径模型（PLS-PM）解析根际微环境对根系形态的驱动作用。**【结果】**栽植模式与 AMF 接种对根际微环境及根系形态存在显著的交互调控效应。单栽结合 AMF 接种显著提高了灌木铁线莲根际微生物生物量碳、氮的含量，分别较混栽接种处理提高了 120.7% 和 337.2%（$P < 0.05$）；同时，接种 AMF 使其氮水解酶活性在单栽与混栽处理下分别较不接种处理下降了 31.7% 和 41.6%（$P < 0.05$）。与单栽处理相比，混栽处理则通过种间养分互补提升灌木铁线莲和土庄绣线菊土壤有效氮含量，并协同 AMF 使 2 种灌木根际 pH 分别降低了 0.3 和 0.1 个单位。单栽处理下，接种 AMF 使灌木铁线莲和土庄绣线菊的根系平均直径较未接种处理分别增加了 16.7% 和 20.0%。未接种处理下，2 种灌木在单栽处理的根尖数分别较混栽处理显著提升了 95.1% 和 59.2%。偏最小二乘路径模型分析显示，土壤酶活性（总效应 + 0.894）与 pH（总效应 + 0.548）是驱动根系形态变化的核心因子。**【结论】**本研究整合多参数数据，揭示了砒砂岩区灌木以菌根共生为前提、由根际酶活性与 pH 重塑介导的根系构型形成对栽植模式与接种处理差异化适应，为植被修复中植物−微生物间资源配置提供了科学依据。

关键词：砒砂岩区；栽植模式；丛枝菌根真菌；根际微环境；根系形态

中图分类号：S725.2　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2026)08−0001−11

引文格式：郝龙飞，孙文娜，刘婷岩，等. 栽植模式与丛枝菌根真菌对灌木根际微环境与细根形态的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(8)：1−11. Hao Longfei, Sun Wenna, Liu Tingyan, et al. Effects of planting patterns and arbuscular mycorrhizal fungi on rhizosphere microenvironment and fine root morphology of shrubs[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8): 1−11.

Effects of planting patterns and arbuscular mycorrhizal fungi on rhizosphere microenvironment and fine root morphology of shrubs

Hao Longfei[1]　Sun Wenna[1]　Liu Tingyan[2]　Zhang Shengxi[1]
Wu Hang[3]　Zhao Kaiyue[4]　Qing Chun[5]

收稿日期：2026−04−14　**修回日期：**2026−06−22

基金项目：中央引导地方科技发展计划项目（2025ZY0038），内蒙古自治区本级事业单位引进高层次人才科研支持项目（124001003），国家自然科学基金项目（32560307）。

第一作者：郝龙飞，博士，副教授。主要研究方向：林木菌根生物技术。Email：haolongfei_00@126.com　地址：010019 内蒙古自治区呼和浩特市学苑东街 275 号内蒙古农业大学林学院。

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

(1. College of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, Inner Mongolia, China;
2. Inner Mongolia Academy of Forestry Sciences, Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Sandy Biological Resources Conservation, Cultivation and Utilization, Hohhot 010010, Inner Mongolia, China;
3. Dajuzi Forestry Farm, Hexigten Banner, Chifeng 025350, Inner Mongolia, China;
4. Comprehensive Support Center of Xilin Gol League Forestry and Grassland Bureau, Xilinhot 026000, Inner Mongolia, China;
5. Forest and Grassland Station, People's Government of Wudan Town, Ongniud Banner, Chifeng 024500, Inner Mongolia, China)

Abstract: [**Objective**] The adaptive mechanisms underlying plant root nutrient acquisition strategies in fragile ecosystems represent a central topic in ecological research. The synergistic regulation of planting patterns and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) is widely recognized as a key pathway to enhance plant stress resistance and ecosystem function. However, the coupled mechanisms by which these two factors drive rhizosphere microenvironments and root morphology remain insufficiently understood. To elucidate how planting patterns and AMF synergistically shape the coupling between rhizosphere processes and root architecture, this study aims to reveal the coordinated regulatory effects of different planting patterns and AMF inoculation on rhizosphere dynamics and root system configuration. [**Method**] This study was conducted from 2022 to 2023 in the typical Pisha sandstone area of Jungar Banner, Ordos City, Inner Mongolia of northern China, focusing on stress-tolerant shrub species native to the region. The experiment included three planting patterns: monoculture of *Clematis fruticosa* and *Spiraea pubescens*, respectively, and a mixed-culture treatment of both shrubs combined with AMF inoculation and non-inoculation treatments. We systematically analyzed variations in rhizosphere soil microhabitats and fine root morphological traits. Two-way analysis of variance (ANOVA) was employed to test treatment effects, while partial least squares path modeling (PLS-PM) was used to dissect the driving effects of rhizosphere microenvironment on root morphology. [**Result**] The results demonstrated that significant interactive effects existed between planting patterns and AMF inoculation on the rhizosphere microenvironment and root morphology. Under monoculture combined with AMF inoculation, the contents of microbial biomass carbon and nitrogen in the rhizosphere of *Clematis fruticosa* increased significantly by 120.7% and 337.2%, respectively compared with the mixed-culture inoculation treatment ($P < 0.05$). Meanwhile, AMF inoculation reduced nitrogen hydrolase activity under monoculture and mixed-culture treatments by 31.7% and 41.6%, respectively compared with non-inoculation controls ($P < 0.05$). In contrast, mixed-culture enhanced soil available nitrogen content for both *C. fruticosa* and *S. pubescens* through interspecific nutrient complementarity, and synergized with AMF to decrease rhizosphere pH of the two shrubs by 0.3 and 0.1 units, respectively. Under monoculture, AMF inoculation significantly increased average root diameter of *C. fruticosa* and *S. pubescens* by 16.7% and 20.0%, respectively compared with non-inoculated controls. Without AMF inoculation, the number of root tips for both shrubs under monoculture increased significantly by 95.1% and 59.2%, respectively compared with mixed-culture treatments. Partial least squares path modeling (PLS-PM) analysis revealed that soil enzyme activity (total effect + 0.894) and pH (total effect + 0.548) were the core drivers of changes in root morphology. [**Conclusion**] By integrating multi-parameter datasets, this study demonstrates that shrub root architectural formation in the Pisha sandstone region is predicated on mycorrhizal symbiosis and mediated by remodeling of rhizosphere enzyme activity and pH. This plasticity reflects a differentiated adaptive strategy to planting patterns and inoculation treatments, offering a scientific foundation for optimizing plant-microbe resource allocation in vegetation restoration.

Key words: Pisha sandstone area; planting patterns; arbuscular mycorrhizal fungi; rhizosphere microenvironment; root morphology

植物根系在长期进化过程中形成了多样化的资源获取策略，这些策略支撑了植物的生存、物种共存和生态系统功能，决定了植物对多变环境的适应能力[1]。吸收根与菌根真菌是林木获取养分的 2 种主

要途径，在生理和形态上紧密相关，从而形成养分觅食连续体[2]。这种互利共生关系不仅缓解了植物在氮磷共同限制下的资源胁迫，更通过调节地下碳分配格局，诱导细根形态的可塑性响应，进而重塑了土壤根际微生态环境的养分周转过程[3−4]。土壤微生物群落与土壤微生态环境之间存在复杂的反馈与因果关联。微生物通过驱动养分循环、调控 pH 和酶活性等土壤理化性质并反作用于自身群落结构，共同维持生态系统功能[5]。栽植模式通过改变树种组成、凋落物多样性及根系分泌物特征，显著影响土壤化学性质与微生物群落的结构和功能[6]。研究表明[7]，混交模式下不同树种的混合凋落物分解可为土壤微生物提供更为多元且高效的养分来源，进而塑造土壤微生物群落结构及其代谢特征。

植物根系与土壤微生物的互作，尤其是丛枝菌根真菌（arbuscular mycorrhizal fungi，AMF），成为连接地上植被与地下生态过程的核心纽带。在脆弱生态系统中，AMF 与植物的共生关系通过菌丝网络直接调控根际微生物群落，促进宿主养分吸收并优化根系构型，从而增强植物对干旱、土壤贫瘠等胁迫因子的抗性。已有研究[8−9]显示，土壤功能性微生物不仅能够促进侧根发育、改善根系化学特征，还能通过调节碳、氮、磷转化相关酶的活性改良土壤养分状况，进而影响根系形态对环境胁迫的响应[10−11]。韩长志等[12]证实，AMF 虽自身缺乏直接分解养分的胞外酶系统，但可通过促进土壤中类芽孢杆菌等菌根促生细菌合成几丁质酶，间接增强植物氮素吸收能力，提升其对逆境的适应性。同时，AMF 还能通过提高土壤团聚体稳定性、酶活性与养分有效性[13]，以及优化根尖增殖、比根长等根系重塑过程[14]，改善根际微环境条件，增强植物资源捕获能力并促进其生长[15]。因此，探讨栽植模式与 AMF 接种协同调控灌木细根形态的潜在机制，以及这种菌根共生关系在植物养分适应策略中的生态功能，对于理解生态系统地下生态过程具有重要意义。然而，现有研究多聚焦于土壤环境因子对植物或微生物的影响，对于“栽植模式−菌根共生−根际微环境−根系形态”这一多层次效应链的系统解析仍显不足。因此，深入探究不同栽植模式下树种组成如何影响植物根际土壤性质与微生物群落变化以及 AMF 与植物间的互作机制，有助于揭示脆弱生态系统中植物养分获取策略的适应性变化规律，为植被修复提供理论依据。

砒砂岩区作为典型的生态脆弱带，土壤侵蚀强烈、养分贫瘠，揭示该区域植物的根系吸收策略对生态恢复具有重要实践意义[16]。筛选适宜的灌木物种并阐明其地下适应机制是砒砂岩区植被修复的关键。灌木铁线莲（*Clematis fruticosa*）与土庄绣线菊（*Spiraea pubescens*）为内蒙古生态脆弱区的优势灌木树种，兼具较强的抗旱、耐贫瘠及与抗侵蚀能力，且前期研究[17−19]发现，2 种灌木均能与 AMF 中的根内根孢囊霉（*Rhizophagus intraradices*）与摩西斗管囊霉（*Funneliformis mosseae*）建立良好的共生关系。然而，2 种灌木的菌根共生特性与根系形态上存在显著差异[19]，使其成为探究栽植模式与 AMF 协同调控根系可塑性的理想模式物种。尽管已有研究[20−21]分别探讨了栽植模式或 AMF 的单独效应，但二者对“土壤−微生物−根系”连续体的协同调控作用尚不明确。据此，本研究聚焦于砒砂岩区不同栽植模式下 AMF 对灌木根系形态特征的调控，以揭示以下科学问题：(1)二者如何协同改变根际土壤酶活性、养分有效性及 pH 值等微环境特征，进而驱动根系形态的可塑性响应?(2)这种协同效应如何优化植物的养分获取能力，从而增强灌木在脆弱生态系统中的适应性?阐明上述机制将为生态恢复实践中 AMF 与植物耦合应用提供重要的理论支撑。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

试验样地设于内蒙古自治区鄂尔多斯市准格尔旗水土保持科技示范园区（39°46′ ~ 39°46′N，110°35′ ~ 110°36′E），海拔 1 131.6 ~ 1 182.8 m。该区域属温带大陆性季风气候，年均气温 6.2 ~ 8.7 ℃，年均降水量约 400 mm，降水主要集中在夏季（6—8 月），占全年总量的 64.1%。土壤母质为砒砂岩，地带性土壤以栗钙土为主，有机质含量较低，呈颗粒状结构。植被类型属温带干旱草原，常见乔木树种包括油松（*Pinus tabuliformis*）和旱柳（*Salix matsudana*）；灌木主要有西伯利亚杏（*Prunus sibirica*）、沙棘（*Hippophae rhamnoides*）和柠条（*Caragana korshinskii*）；草本植物包括阿尔泰狗娃花（*Heteropappus altaicus*）、紫花苜蓿（*Medicago sativa*）和羊草（*Leymus chinensis*）等。

1.2　试验设计

在园区山地周边地势较为平坦地段，人工栽植 1 年生灌木铁线莲和土庄绣线菊容器苗。苗木由内蒙古农业大学林学院苗圃培育，株行距设置为 1 m × 1 m。试验采用随机区组设计，共设置 3 个区组。每个区组内包含 6 种处理组合（3 种栽植模式 × 2 个接种处理），共设 18 块样地（3 m × 9 m），每块样地栽植苗木 27 株（图 1）。3 种栽植模式包括单栽处理（各树种单独形成纯林）与混栽处理（两树种行间交替排列，比例为 1∶1）。混栽处理地块内，2 树种幼苗以空间

交错方式布设，以充分促进地下部分相互作用。接种处理设置菌根真菌接种(+AMF)与未接种对照(−AMF)2 个水平。菌根接种剂由根内根孢囊霉与摩西斗管囊霉按 1∶1(质量比)混合而成。

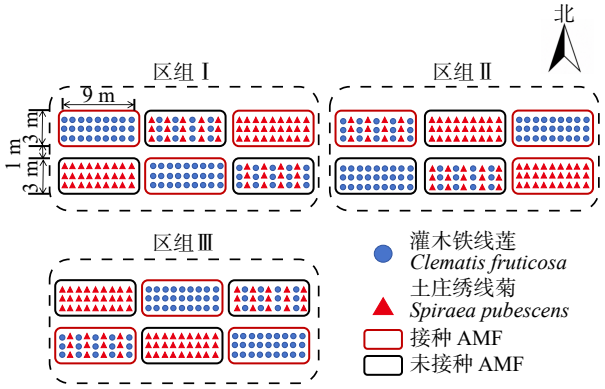


图 1 试验设计示意图

Fig. 1 Schematic diagram of experimental design

1.3 接种处理

接种所用 AMF 菌种(根内根孢囊霉与摩西斗管囊霉)由黑龙江大学生态恢复实验室提供，以紫花苜蓿为宿主植物，沙土(3∶1，*v*/*v*)为扩繁基质进行温室扩繁培养，培养周期为 5 个月。扩繁结束后，收集含有孢子、侵染根段及菌丝的扩繁基质混合物作为接种菌剂，将 2 种菌剂按质量比 1∶1 混合均匀，作为混合接种剂，孢子密度约为每克土 18.7 个。接种操作时，围绕每株幼苗开挖半径 20 cm 的环形浅沟，分别于 2021 年 5 月和 2022 年 5 月各施加 1 次混合接种剂(120 g/次)，对照处理施加等量灭菌载体基质，经 121 ℃ 高压蒸汽灭菌 2 h 的沙土混合物，接种后覆土。试验结束后，采用网络交叉法评估菌根侵染状况[22]。具体步骤如下：取 FAA 固定液中的根系样品，清洗后剪成长度约为 1 cm 的根段。参照杨亚宁等[23]改进的菌根染色方法对样品进行透明化处理，将根段置于 20% 的 KOH 溶液中，90 ℃ 水浴锅中加热 1 h。随后用碱性的过氧化氢溶液进行软化 45 min。软化后的根段经 5% 醋酸酸化 5 min，置于 5% 派克墨水，90 ℃ 水浴中染色 20 min，最后将根段转入清水中脱色 24 h。将脱色后的根段置于载玻片上制片，于解剖显微镜下利用带有网格线的培养皿观察染色根段，估算被侵染根段的比例。测定结果显示，接种处理幼苗的菌根侵染率平均值为 84.4%，未接种处理幼苗的菌根侵染率平均值为 54.8%。

1.4 样本采集与处理

于第 2 个生长季末，在每块样地测定 2 种灌木的苗高、冠幅及地上生物量(破坏性取样)，计算各处理单株地上生物量平均值；依据该平均值筛选 15 株长势均匀、生物量最接近的幼苗，采集其根系及根际土壤样品(每种处理组合共 45 株)。对于混栽处理，2 种灌木的根际土壤分别采集、分别装袋，并作为独立样品进行后续测定。根际土壤的采集参照抖落法，通过抖落根系附着的土壤收集根际土壤样品[24]。所获土壤样品分为 2 份：一份为新鲜土样，过 2 mm 筛后于 4 ℃ 冷藏保存，用于测定微生物生物量、酶活性及溶解性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)；另一份经风干处理并过 2 mm 筛，用于测定有效氮(available nitrogen, AN)和有效磷(available phosphorus, AP)含量。将直径≤ 0.5 mm 的根系用去离子水清洗干净，基于前期试验明确该直径范围内两种灌木的根系主要对应 1、2 级根，故将其作为吸收根的表征指标用于根系形态学分析。

1.5 土壤化学分析和根系形态测定

土壤微生物生物量碳(MBC)与微生物生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸浸提法，提取液使用 TOC 分析仪(Liqui TOC II，德国 Elementar 公司)进行测定[25]。土壤 pH 的测定采用电位法(玻璃电极法)[26]。具体步骤为：称取 10.0 g 过 2 mm 筛的风干土样于 50 mL 烧杯中，按土水比 1∶2.5(*m*/*v*)加入 25 mL 去离子水，室温下磁力搅拌 2 min，静置 30 min 后用校准后的 pH 计(Sartorius PB-10, Germany)测定上清液的 pH 值。土壤酶活性包括碳循环相关酶 β-1,4-葡萄糖苷酶(BG)、氮循环相关酶 β-1,4-*N*-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和亮氨酸氨基肽酶(LAP)，以及磷循环相关酶碱性磷酸酶(ALP)。上述酶活性均采用比色法测定[27]。土壤溶解性有机碳(DOC)采用 K_2SO_4 浸提–TOC 分析仪测定；有效氮(AN)采用 KCl 浸提–连续流动分析仪测定；有效磷(AP)采用 $NaHCO_3$ 浸提–连续流动分析仪测定。根系形态使用 Epson Expression 10000XL 扫描仪获取细根(直径≤ 0.5 mm)图像，利用 WinRHIZO Pro 2022 根系图像分析软件进行定量分析，获取细根平均直径(AD)、比根长(SRL)及根尖数(RT)等形态参数[28]。

1.6 数据分析

采用 SPSS 23.0 软件对栽植模式和接种处理进行单因素及双因素方差分析(Two-way ANOVA)，并运用最小显著差异法(LSD)进行多重比较，以检验不同处理下苗木根际土壤微环境指标及细根形态特征的差异显著性。本研究采用 R 语言(版本 4.4.1)环境下的 plspm 程序包(版本 0.5.1)构建偏最小二乘路径模型(PLS-PM)，并通过 Bootstrap 重抽样法(重复抽样 1 000 次)对路径系数进行显著性检验，以此解析栽植模式、接菌处理及根际微环境因子(pH、微生物生物量、酶活性、土壤有效养分)对苗木细根形态的作用路径。其中所有图表均采用 Origin 2024 软件

进行可视化处理。

2　结果与分析

2.1　栽植模式和接种丛枝菌根真菌对根际土壤微环境的影响

栽植模式与 AMF 接种的交互作用对根际土壤微生物生物量具有显著影响($P < 0.01$)(表 1)。栽植模式对根际土壤微生物生物量碳(MBC)具有显著的主效应($P < 0.01$),具体而言,与单栽处理相比,混栽处理下的 2 树种根际 MBC 含量均降低,表明混栽处理改变了地下微生物量碳的分配格局。单栽处理结合 AMF 接种显著提高了灌木铁线莲根际 MBC 与 MBN 含量,分别较混栽接种处理提高了 120.7%($P < 0.05$)和 337.2%($P < 0.05$)。相比之下,土庄绣线菊增加趋势相对较小,其 MBC 和 MBN 分别较混栽接种处理提高了 17.2%($P < 0.05$)和 39.5%($P < 0.05$)。然而,单栽处理下,MBC 与 MBN 的同步升高伴随着 MBC∶MBN 值的显著降低,暗示微生物群落发生了改变。与之相反,在混栽处理中,接种 AMF 导致 MBC 与 MBN 含量下降,但灌木铁线莲的 MBC∶MBN 却提高了 125.6%($P < 0.05$),表明混栽处理与 AMF 共同作用时,更有利于塑造具有较高碳氮比的微生物群落。

栽植模式与 AMF 接种对参与碳、氮、磷循环的关键土壤酶活性产生差异性影响(表 2)。与混栽处理相比,单栽处理促进 2 种灌木根际 BG 酶活性。在灌木铁线莲根际土壤中,与未接种对照相比,接种 AMF 处理使其单栽与混栽下的 NAG + LAP 酶活性

表 1　栽植模式和接种处理对土壤微生物生物量的影响

Tab. 1　Effects of planting patterns and inoculation treatments on soil microbial biomass

栽植模式		接种处理	微生物生物量碳(MBC)/(mg·kg^{-1})	微生物生物量氮(MBN)/(mg·kg^{-1})	MBC∶MBN
单栽	灌木铁线莲 *Clematis fruticosa*	+AMF	48.10 ± 1.18Aa	9.40 ± 0.27Aa	5.14 ± 0.16Bb
		−AMF	37.97 ± 2.71Ab	5.53 ± 0.36Bb	7.06 ± 0.67ABa
	土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	+AMF	42.45 ± 2.53Ba	7.60 ± 0.42Ba	5.71 ± 0.45Bb
		−AMF	35.59 ± 2.25Aa	4.81 ± 0.39Bb	7.79 ± 0.76Aa
混栽	灌木铁线莲 *Clematis fruticosa*	+AMF	21.79 ± 1.23Db	2.15 ± 0.17Db	10.79 ± 1.11Aa
		−AMF	31.37 ± 2.90ABa	6.73 ± 0.34Aa	4.78 ± 0.56Cb
	土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	+AMF	36.22 ± 1.91Ca	5.45 ± 0.35Ca	6.88 ± 0.60Ba
		−AMF	26.18 ± 1.38Bb	4.63 ± 0.26Ba	5.78 ± 0.40BCa
栽植模式 (P)			***	***	NS
接种处理 (I)			**	**	NS
栽植模式 × 接种处理 (P × I)			***	***	***

注: 数据为平均值 ± 标准误。+AMF和−AMF分别代表接种和不接种AMF处理。不同大写字母代表相同接种处理下不同栽植模式间差异显著($P < 0.05$),不同小写字母代表相同栽植模式下不同接种处理间差异显著($P < 0.05$)。*表示$P < 0.05$, **表示$P < 0.01$, ***表示$P < 0.001$, NS表示不显著。下同。

表 2　栽植模式和接种处理对土壤酶活性的影响

Tab. 2　Effects of planting patterns and inoculation treatments on soil enzyme activities　　nmol/(g·h)

栽植模式		接种处理	β-1,4-葡萄糖苷酶(BG)	β-1,4-*N*-乙酰−氨基葡糖苷酶 + 亮氨酸氨基肽酶(NAG + LAP)	碱性磷酸酶(ALP)
单栽	灌木铁线莲 *Clematis fruticosa*	+AMF	24.72 ± 1.51Aa	23.63 ± 2.11Cb	10.17 ± 0.55Ba
		−AMF	21.62 ± 0.90Aa	34.61 ± 1.50Aa	10.46 ± 0.52ABa
	土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	+AMF	24.29 ± 1.02Aa	45.58 ± 2.51Aa	14.68 ± 0.74Aa
		−AMF	20.97 ± 1.18Ab	39.33 ± 1.60Aa	12.18 ± 0.69Ab
混栽	灌木铁线莲 *Clematis fruticosa*	+AMF	10.74 ± 0.52Ba	21.91 ± 2.26Cb	8.53 ± 0.25Ba
		−AMF	11.51 ± 0.42Ba	37.51 ± 3.67Aa	10.26 ± 1.07ABa
	土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	+AMF	8.99 ± 0.61Ba	34.10 ± 2.97Ba	9.81 ± 1.42Ba
		−AMF	6.28 ± 0.59Cb	32.75 ± 2.03Aa	8.67 ± 0.53Ba
栽植模式 (P)			***	***	***
接种处理 (I)			**	**	NS
栽植模式 × 接种处理 (P × I)			NS	***	NS

分别显著下降了 31.7%($P<0.05$)和 41.6%($P<0.05$)。而在土庄绣线菊根际土壤中，接种 AMF 对其 NAG + LAP 酶活性变化并无显著差异。此外，单栽处理下，+AMF 处理的土庄绣线菊表现出较高的碱性磷酸酶(ALP)活性，较混栽处理提高了 49.6%($P<0.05$)，表明单栽处理显著激发酶活，提高磷素获取能力。

栽植模式对根际土壤 pH、溶解性有机碳(DOC)、有效氮(AN)及有效磷(AP)均具有极显著影响($P<0.01$)，而接种处理的主要效应体现在土壤碱性缓解方面(表 3)。AMF 对 DOC 的调控作用与树种相关；与混栽处理相比，+AMF 处理使单栽土庄绣线菊 DOC 含量增加，却使单栽灌木铁线莲 DOC 含量降低。接种 AMF 诱导根际土壤 pH 降低，尤其在混栽灌木铁线莲处理中，pH 值降幅 0.3 个单位($P<0.05$)。混栽处理提高土壤氮素有效性，其中在+AMF 处理下，混栽处理的 AN 含量均显著高于对应树种的单栽处理。相比之下，单栽处理以物种特异性方式强烈促进了有效磷积累。单栽土庄绣线菊处理的 AP 含量较混栽处理高出 68.9%($P<0.05$)，而灌木铁线莲则未表现出显著差异。综上，研究结果揭示了明显的分异特征：混栽处理与 AMF 协同作用，营造了碱性较弱、氮素更为丰富的根际环境；而单栽处理则有利于形成土庄绣线菊的富磷微域。

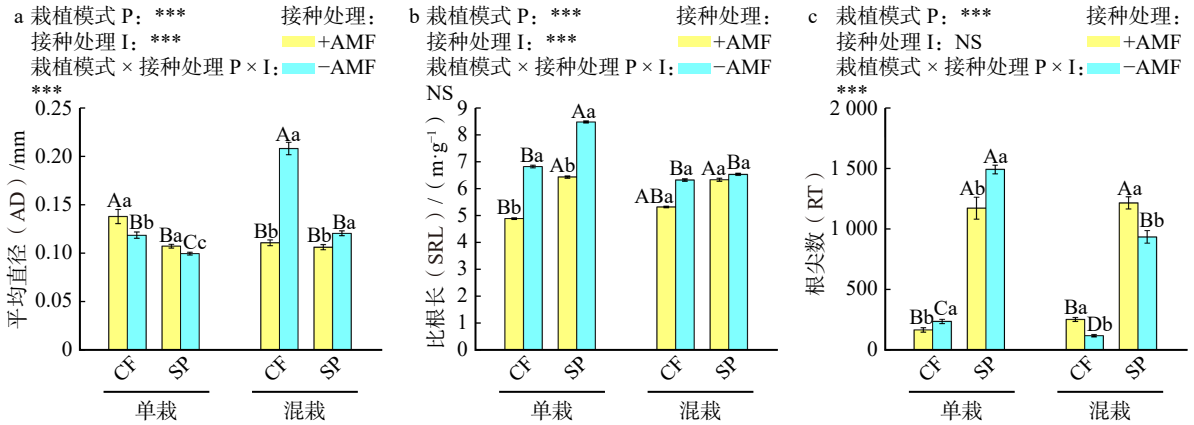
2.2 栽植模式和接种丛枝菌根真菌对细根形态的影响

双因素方差分析显示，栽植模式与 AMF 接种对灌木铁线莲和土庄绣线菊的根系形态具有显著的主效应及交互作用(图 2)。结果表明，单栽处理下，+AMF 处理的灌木铁线莲和土庄绣线菊的 AD

表 3 栽植模式和接种处理对土壤化学性质的影响

Tab. 3 Effects of planting patterns and inoculation treatments on soil chemical properties

栽植模式		接种处理	土壤 pH	溶解性有机碳(DOC)/(mg·kg^{-1})	有效氮(AN)/(mg·kg^{-1})	有效磷(AP)/(mg·kg^{-1})
单栽	灌木铁线莲 *Clematis fruticosa*	+AMF	9.06 ± 0.03Ab	3.09 ± 0.07Cb	5.32 ± 0.22Ca	2.71 ± 0.14Ba
		−AMF	9.17 ± 0.02Ba	3.36 ± 0.04Ba	3.99 ± 0.10Cb	3.25 ± 0.25Aa
	土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	+AMF	9.25 ± 0.02Aa	3.75 ± 0.12Aa	7.17 ± 0.18Bb	4.24 ± 0.47Aa
		−AMF	9.29 ± 0.02Aa	3.93 ± 0.07Aa	7.97 ± 0.21Aa	3.90 ± 0.53Aa
混栽	灌木铁线莲 *Clematis fruticosa*	+AMF	8.81 ± 0.13Bb	3.40 ± 0.08Bb	6.85 ± 0.17Ba	3.14 ± 0.23Ba
		−AMF	9.21 ± 0.02Ba	3.81 ± 0.10Aa	6.48 ± 0.15Ba	3.09 ± 0.29Aa
	土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	+AMF	9.13 ± 0.01Ab	3.16 ± 0.07BCa	8.12 ± 0.16Aa	2.51 ± 0.25Ba
		−AMF	9.29 ± 0.02Aa	3.26 ± 0.04Ba	7.93 ± 0.21Aa	3.30 ± 0.55Aa
栽植模式(P)			***	***	***	**
接种处理(I)			***	***	*	NS
栽植模式 × 接种处理(P × I)			**	NS	***	NS



不同大写字母表示在相同接种处理下不同栽植模式间差异显著($P<0.05$)；不同小写字母表示在相同栽植模式下不同接种处理间差异显著($P<0.05$)。CF 为灌木铁线莲 *Clematis fruticosa*，SP 为土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*；+AMF 与 −AMF 分别表示接种丛枝菌根真菌与未接种处理。

图 2 栽植模式和接种处理对幼苗细根形态的影响

Fig. 2 Effects of planting patterns and inoculation treatments on fine root morphology of seedlings

较−AMF 处理分别显著增加了 16.7% 和 20.0%，而混栽处理则呈现相反趋势（图 2a）。+AMF 处理下 2 种灌木的细根 SRL 在不同栽植模式间无显著差异（图 2b）；但在−AMF 处理下，单栽土庄绣线菊的 SRL 较其混栽处理提高了 30.8%（$P < 0.05$）。−AMF 处理下，与混栽处理相比，单栽灌木铁线莲的 RT 显著增加了 95.1%（$P < 0.05$），单栽土庄绣线菊的 RT 也显著增加了 59.2%（$P < 0.05$）。然而，在+AMF 处理下，不同栽植模式间的 RT 差异未达显著水平（图 2c）。因此，AMF 对根系形态的定向调控取决于栽植模式：在单栽处理下，+AMF 促进根系 AD 增加，但抑制 SRL 和 RT 增殖的根系形态特征；而在混栽处理下，+AMF 抑制 AD 增加，却显著提升 RT 数量的根系构型。

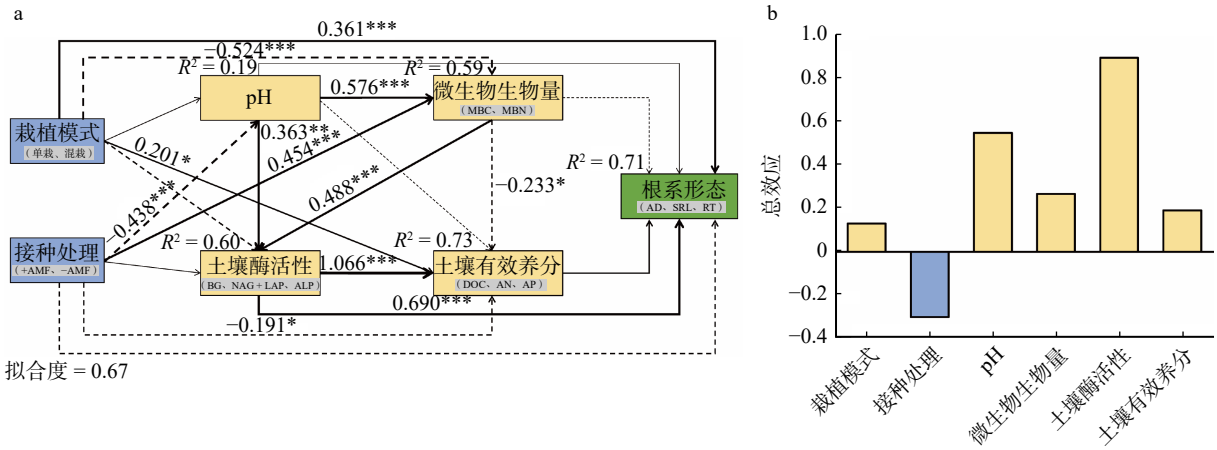
为了揭示根际微生境对细根形态特征的驱动机制，明确栽植模式与 AMF 接种的间接效应，本研究构建了偏最小二乘路径模型（PLS-PM）模型（模型拟合度 = 0.67）。模型显示，栽植模式、接种处理及土壤微生物相关因子通过直接与间接路径共同调控苗木根系形态（AD、SRL、RT）（图 3）。栽植模式对土壤有效养分（路径系数 +0.201）和根系形态（+0.361）具有显著正向效应，但对微生物生物量表现出显著负向影响（−0.524）。接种处理对土壤有效养分（−0.191）与土壤 pH（−0.438）产生显著负向驱动，同时显著促进微生物生物量增加（+0.454）。土壤 pH 对微生物生物量（+0.576）及土壤酶活性（+0.363）均具有显著正向效应。微生物生物量显著正向促进土壤酶活性（+0.488），但显著抑制土壤有效养分（−0.233）。土壤酶活性则对土壤有效养分（+1.066）和根系形态（+0.690）均产生强烈正向驱动（图 3a）。各因子对根系形态的正向总效应排序依次为：土壤酶活性（+0.894）> 土壤 pH（+0.548）> 微生物生物量（+0.266）> 栽植模式（+0.130）> 土壤有效养分（+0.191）；接种处理是唯一呈现负向总效应的驱动因子（−0.301）（图 3b）。因此，土壤 pH 与土壤酶活性是影响根系形态构建的主导因素，二者通过增强微生物活性与养分有效性间接优化根系形态表现。

进一步通过 Mantel 检验，对特定根系形态指标与根际微环境因子的耦合强度进行量化分析。结果表明，各根系形态指标与土壤微生态环境参数间存在显著相关性（图 4）。细根平均直径（AD）与溶解性有机碳（DOC）呈显著弱相关（$r < 0.2$，$P < 0.05$）；比根长（SRL）与土壤 pH 呈极显著强正相关（$0.2 < r < 0.4$，$P < 0.01$），并与 NAG + LAP、DOC 及有效磷（AP）呈极显著中等正相关（$r < 0.2$，$P < 0.01$）；根尖数与有效氮（AN）呈极显著强正相关（$0.2 < r < 0.4$，$P < 0.01$），并与 pH、微生物生物量氮（MBN）、NAG + LAP 及 DOC 呈极显著中等正相关（$r < 0.2$，$P < 0.01$）。

3　讨　　论

3.1　栽植模式与菌根共生对灌木根际微环境的协同调控

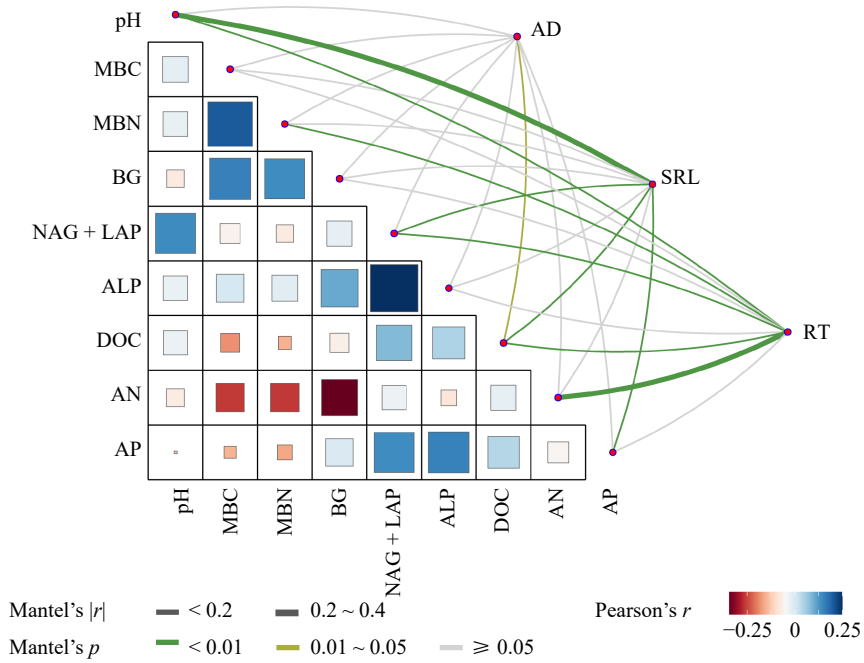
根际土壤微生物生物量（MBC、MBN）及酶活性是驱动养分循环的核心要素，其动态变化直接反映土壤微生态环境的功能状态[29]。脆弱生态系统中，有益功能微生物类群的缺失常导致微生态环境失衡，进而加剧养分限制[30]。干旱区植被恢复研究证实，共生菌根真菌在定植初期能够有效招募土壤微生物群落并激活养分转化相关酶活性，从而缓解宿主植物的资源胁迫[31]。本研究结果表明，单栽结合接种



PLS-PM 通路图展示了栽植模式、接种处理、pH 值、微生物生物量、土壤酶活性以及土壤可利用养分如何影响根系形态的主要通路。其中根系形态设为潜变量，由吸收根的观测指标平均直径（AD）、比根长（SRL）、根尖数（RT）3个显变量拟合形成。实线箭头和虚线箭头分别代表正向和负向影响。箭头的粗细表示相关性的强度，线上的数字表示路径系数。

图 3　偏最小二乘路径模型（PLS-PM）路径分析及各因子总效应

Fig. 3　Path analysis of partial least squares path model (PLS-PM) and total standardized effects of each factor



pH、MBC、MBN、BG、NAG + LAP、ALP、DOC、AN、AP分别表示土壤酸碱度、微生物生物量碳、微生物生物量氮、β-葡萄糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶与 β-*N*-乙酰氨基葡萄糖苷酶之和、碱性磷酸酶、溶解性有机碳、有效氮、有效磷。

图 4 根系形态与土壤微生态环境的 Mantel 检验交互作用

Fig. 4 Mantel test interactions between root morphology and soil microenvironmental factors

处理显著提高了 2 种灌木根际的 MBC、MBN 含量及 BG 酶活性(表 1、2)；而混栽处理则抑制了 MBC 与 BG 的活性，且该趋势在 AMF 接种与不接种处理下表现一致。这一现象可归因于不同竞争模式下植物地下碳分配策略的转变。在单栽处理下，植物与微生物间的养分竞争加剧。同时干旱胁迫下植物向根际输入的碳源(如根系分泌物)会相应减少，微生物为维持自身代谢需求而强化对土壤有机碳的矿化作用[32−33]，进而推高 MBC 水平及 BG 的活性。与之相反，混栽处理下的种间竞争会促使植物将更多碳分配至地下根系结构的构建，以获取生存空间和资源[34]。根据“盈余碳假说”，植物仅当碳供给超过生长需求时，才会将多余碳以分泌物形式释放[35]。种间竞争加剧了植物对碳的需求，从而减少了可用于根际释放的“盈余碳”。这意味着尽管植物可能增加了地下总碳投入[36]，但分配给微生物共生的碳比例下降，导致微生物生物量积累受限。该现象与混栽显著提高了 MBC:MBN 的结果相呼应，高 MBC∶MBN 通常意味着微生物群落向真菌主导型(高 C∶N)转变[37]，这类微生物具有较低的碳周转率和生物量积累效率，进一步解释了混栽处理下微生物量碳降低的原因，反映了植物在资源受限的脆弱生态系统中，优先保障自身根系构建而非供养微生物的适应性机制。单栽灌木铁线莲在接种 AMF 后 MBC∶MBN 比值显著下降(表 1)，表明菌根共生通过调控植物−微生物间的氮素分配，降低了植物对土壤氮的直接依赖，并相应地抑制了氮水解酶(NAG + LAP)活性(表 2)。

混栽处理通过促进树种间养分互补，显著提升了土壤有效氮(AN)与溶解性有机碳(DOC)含量(表 3)，从而削弱了微生物对碳、氮的竞争压力，降低了微生物生物量碳氮比[19]。这一发现与混交林养分互补理论相契合：多树种共存可通过优化凋落物分解与根系分泌物输入的多样性，提高养分循环效率，减少单一物种对特定养分的过度消耗，最终减轻微生物群落的代谢负荷[38]。值得注意的是，接种 AMF 进一步加剧了单栽与混栽处理间根际微环境的分异：在混栽体系中，AMF 接种显著缓解了土壤碱化程度(pH 降低 0.40 个单位，表 3)，营造了碱性更弱、氮素更丰富的根际生境；而在单栽体系中，AMF 则主要促进了土庄绣线菊根际有效磷(AP)的富集(较混栽高 68.9%)，呈现出明显的物种特异性。综上，混栽处理与 AMF 接种的联合应用能够有效协调根际微生物−土壤间的养分循环，缓解碳、氮竞争压力，为脆弱生态系统精准修复技术体系的构建提供了重要的理论支撑。

3.2 根系形态可塑性对根际微环境分异的响应策略

根系平均直径(AD)、比根长(SRL)及根尖数(RT)等形态参数是植物响应异质性资源环境的重要功能性状，反映了其资源获取与分配的投资策略[39]。植物通过调整形态与生理性状来应对逆境胁迫、优化资源捕获效率，从而在功能可塑性与环境适应性

之间建立动态耦合关系[40]。本研究发现，栽植模式与 AMF 接种对根系形态产生了显著的驱动作用。在单栽处理下，接种 AMF 显著增加了根系平均直径，却抑制了比根长与根尖增殖（图 2）。这一结果表明，菌根共生致使根段表观直径增加，该增幅主要归因于根外菌丝形成的菌套，反映了植物碳分配策略的转变，即通过支持菌套构建来换取菌丝扩展面积的提升，从而优化养分获取效率[41]，减少了对高密度细根生物量构建的依赖。相反，在混栽处理下，接种 AMF 虽抑制了平均直径的增加，却显著提升了根尖数量（图 2c），形成了更适应种间资源动态竞争的快速响应根系特征[42–43]。

偏最小二乘路径模型（PLS-PM）分析进一步揭示，土壤酶活性（总效应 + 0.894）与土壤 pH（总效应 + 0.548）是调控根系形态特征的核心因子（图 3）。Mantel 检验结果亦佐证了这一层级关系：比根长与 pH、NAG + LAP、DOC 及 AP 呈极显著正相关，而根尖数与 AN、pH、MBN 及 NAG + LAP 等指标呈极显著正相关（图 4）。与此同时，根际碳、氮循环相关指标与关键酶活性之间通过极显著正相关网络构成了协同互作体系，共同驱动养分周转与微环境功能调控。由此可见，高酶活性加速了养分矿化过程（如碱性磷酸酶促进有效磷释放），直接驱动根系增粗以高效获取局部富集的养分；而接种 AMF 则通过缓解土壤碱化、改善微生物群落结构与功能，间接强化了植物的菌根依赖性养分获取途径[44]。上述结果印证了栽植模式与 AMF 接种通过“土壤–微生物–根系”多级互作的调控规律：外生变量通过改变根际微生境，驱动了吸收根的形态响应，体现了植物通过调整根系构型以适应根际环境变化的规律。

4　结　　论

本研究整合栽植模式、AMF 接种、根际微环境和根系形态的多参数数据，运用偏最小二乘路径模型（PLS-PM），揭示了砒砂岩区灌木地下生态适应的差异化机制。良好的菌根共生关系是根系形态响应的前提，栽植模式与 AMF 接种通过重塑根际土壤酶活性与 pH，驱动根系构型的差异化适应：单栽接种通过强化磷相关酶活性，促使根系增加平均直径、降低比根长，将碳分配转向组织构建；混栽接种则通过增强氮相关酶活性，诱导根尖增殖，提升资源获取能力。PLS-PM 定量分析进一步表明，外生变量（栽植模式与接种处理）通过提升土壤氮、磷相关酶活性，直接驱动了根系形态的可塑性响应，这为砒砂岩区植被修复中植物与微生物资源的精准配置提供了科学依据。

然而，本研究仍存在一定局限，其中根际微生物组与代谢调控的微观机制尚不清楚，后续需借助组学技术加以解析；根系分泌物作为碳源与信号媒介的作用未予定量，其在单栽与混栽下对菌根共生效应的调控有待探明；此外，研究局限于 2 种灌木及单一混交比例，未来需拓展多物种、多密度与多比例设计，并结合野外修复工程，以优化植物–菌根真菌协同配置方案。

参　考　文　献

[1] Yang H, Zhang P, Wang G, et al. Root exudate chemodiversity bridges acquisitive-conservative strategy synergy between roots and rhizosphere microbes in a subtropical forest [J]. Ecology Letters, 2026, 29(1): e70323.

[2] Ding G, Zeng W, Yan T, et al. Root-mycorrhizal foraging strategies shift with forest age more than with nitrogen manipulation [J]. Ecological Monographs, 2025, 95(4): e70039.

[3] Wang R, Lu J, Jiang Y, et al. Carbon efficiency for nutrient acquisition (CENA) by plants: role of nutrient availability and microbial symbionts [J]. Plant and Soil, 2022, 476(1): 289−300.

[4] Unger S, Friede M, Hundacker J, et al. Allocation trade-off between root and mycorrhizal surface defines nitrogen and phosphorus relations in 13 grassland species [J]. Plant and Soil, 2016, 407(1): 279−292.

[5] 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.

[6] Zhang W P, Surigaoge S, Yang H, et al. Diversified cropping systems with complementary root growth strategies improve crop adaptation to and remediation of hostile soils [J]. Plant and Soil, 2024, 502(1): 7−30.

[7] Dong X, Gao P, Zhou R, et al. Changing characteristics and influencing factors of the soil microbial community during litter decomposition in a mixed *Quercus acutissima* Carruth. and *Robinia pseudoacacia* L. forest in northern China [J]. CATENA, 2020, 196: 104811.

[8] Iannucci A, Canfora L, Nigro F, et al. Relationships between root morphology, root exudate compounds and rhizosphere microbial community in durum wheat [J]. Applied Soil Ecology, 2020, 158: 103781.

[9] Li Y, Shao J, Xie Y, et al. Volatile compounds from beneficial rhizobacteria *Bacillus* spp. promote periodic lateral root development in arabidopsis [J]. Plant, Cell & Environment, 2021, 44(5): 1663−1678.

[10] Zheng H, Phillips R P, Rousk J, et al. Imprint of tree species mycorrhizal association on microbial-mediated enzyme activity and stoichiometry [J]. Functional Ecology, 2023, 37(5): 1366−1376.

[11] Wan X, Yu Z, Wang M, et al. Litter and root traits control soil microbial composition and enzyme activities in 28 common

subtropical tree species [J]. Journal of Ecology, 2022, 110(12): 3012−3022.

[12] 韩长志, 周银. 钩状木霉与枯草芽孢杆菌在核桃根际土壤中的定殖研究 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(9): 19−24.
Han C Z, Zhou Y. Colonization of *Trichoderma hamatum* and *Bacillus subtilis* in walnut rhizosphere soil [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(9): 19−24.

[13] Basiru S, Hijri M. Trade-off between soil organic carbon sequestration and plant nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. Fungal Biology Reviews, 2024, 49: 100381.

[14] Hao L, Zheng Y, Liu T. Regulatory mechanism of the fine root morphology of *Clematis fruticosa* in response to arbuscular mycorrhizal fungi inoculation and nitrogen addition [J]. South African Journal of Botany, 2025, 178: 139−147.

[15] Duan S, Feng G, Limpens E, et al. Cross-kingdom nutrient exchange in the plant–arbuscular mycorrhizal fungus–bacterium continuum [J]. Nature Reviews Microbiology, 2024, 22(12): 773−790.

[16] 张攀, 姚文艺, 王靖淑, 等. 黄河砒砂岩区复合侵蚀作用下的植被退化过程研究现状、发展动态及展望 [J]. 中国水土保持科学 (中英文), 2026, 24(1): 1−12.
Zhang P, Yao W Y, Wang J S, et al. Research status, development trends, and prospects of vegetation degradation under compound erosion in the pisha sandstone area of the Yellow River [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2026, 24(1): 1−12.

[17] 张晓荣, 段广德, 郝龙飞, 等. 氮沉降和接种菌根真菌对灌木铁线莲非结构性碳水化合物及根际土壤酶活性的影响 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2022, 46(1): 171−178.
Zhang X R, Duan G D, Hao L F, et al. Effects of nitrogen deposition and inoculatioycorrhizal fungi on non-structural carbohydrates and rhizosphere soil enzyme activities of *Clematis fruticosa* [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2022, 46(1): 171−178.

[18] 峥嵘, 白淑兰, 李龙, 等. 不同季节土庄绣线菊根围丛枝菌根真菌群落差异性研究 [J]. 干旱区研究, 2017, 34(5): 1049−1055.
Zheng R, Bai S L, Li L, et al. Seasonal variation in the community of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Spiraea pubescens* [J]. Arid Zone Research, 2017, 34(5): 1049−1055.

[19] Liu T, Hao L, Bai S. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial nutrient limitation in response to shrub planting patterns and arbuscular mycorrhizal fungal inoculation [J]. Applied Soil Ecology, 2024, 200: 105449.

[20] Faghihinia M, Jansa J. Mycorrhiza governs plant-plant interactions through preferential allocation of shared nutritional resources: a triple (^{13}C, ^{15}N and ^{33}P) labeling study [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1047270.

[21] Liu M, Yue Y, Wang Z, et al. Composition of the arbuscular mycorrhizal fungal community and changes in diversity of the rhizosphere of *Clematis fruticosa* over three seasons across different elevations [J]. European Journal of Soil Science, 2020, 71(3): 511−523.

[22] 王邵军, 左倩倩, 曹乾斌, 等. 云南寻甸石漠化土壤易氧化碳对丛枝菌根真菌共生的响应 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2022, 46(1): 7−14.
Wang S J, Zuo Q Q, Cao Q B, et al. Response of readily oxidizable carbon in rocky desertification soils to arbuscular mycorrhizal fungal symbiosis in Xundian, Yunnan, China [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2022, 46(1): 7−14.

[23] 杨亚宁, 巴雷, 白晓楠, 等. 一种改进的丛枝菌根染色方法 [J]. 生态学报, 2010, 30(3): 774−779.
Yang Y N, Balei, Bai X N, et al. An improved staining method for arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(3): 774−779.

[24] McPherson M R, Wang P, Marsh E L, et al. Isolation and analysis of microbial communities in soil, rhizosphere, and roots in perennial grass experiments [J]. Journal of Visualized Experiments: JoVE, 2018(137): 57932.

[25] 刘雨晴, 朱小琴, 胡会峰, 等. 熏蒸浸提法测定碱性土微生物生物量碳初探 [J]. 土壤, 2018, 50(3): 640−644.
Liu Y Q, Zhu X Q, Hu H F, et al. A preliminary study on determination of microbial biomass carbon in alkaline soils by fumigation-extraction method [J]. Soils, 2018, 50(3): 640−644.

[26] Nair N, Akshaya A V, Bosco M J, et al. An IoT-enabled, all-solid electrode, portable pH meter for soil pH measurement [J]. Measurement, 2026, 7: 120966.

[27] Sinsabaugh R L, Klug M J, Collins H P, et al. Characterizing soil microbial communities[M]//Standard soil methods for long term ecological research. Oxford: Oxford University Press, 1999: 476–525.

[28] Zhang X, Xing Y, Wang Q, et al. Effects of long-term nitrogen addition and decreased precipitation on the fine root morphology and anatomy of the main tree species in a temperate forest [J]. Forest Ecology and Management, 2020, 455: 117664.

[29] Cai A, Tang S, Waqas M A, et al. Magnitude, direction, and drivers of rhizosphere effect on soil nitrogen and phosphorus in global agroecosystem [J]. International Soil and Water Conservation Research, 2023, 11(3): 482−493.

[30] Kang H, Xue Y, Cui Y, et al. Nutrient limitation mediates soil microbial community structure and stability in forest restoration [J]. Science of the Total Environment, 2024, 935: 173266.

[31] Gao X, Qian H, Huang R, et al. Rhizosphere and non-rhizosphere soil microbial communities in alpine desertified grassland affected by vegetation restoration [J]. Plants, 2025, 14(13): 1925.

[32] Na M, Hicks L C, Rousk J. How do root exudates prime the decomposition of soil organic matter following drought? [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2025, 205: 109789.

[33] Kruthika S, Ashu A, Anand A, et al. Unveiling the role of root

exudates in plant adaptation to drought and heat stress [J]. Journal of Crop Health, 2024, 76(5): 941−955.

[34] Zhou J, Ma Z, Jia Y, et al. Inferior plant competitor allocates more biomass to belowground as a result of greater competition for resources in heterogeneous habitats [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1184618.

[35] Prescott C E, Grayston S J, Helmisaari H S, et al. Surplus carbon drives allocation and plant-soil interactions [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2020, 35(12): 1110−1118.

[36] Qiao C, Wang X, Shirvan M B, et al. Drought and interspecific competition increase belowground carbon allocation for nitrogen acquisition in monocultures and mixtures of *Trifolium repens* and *Lolium perenne* [J]. Plant and Soil, 2022, 481(1): 269−283.

[37] Gao D, Bai E, Wang S, et al. Three-dimensional mapping of carbon, nitrogen, and phosphorus in soil microbial biomass and their stoichiometry at the global scale [J]. Global Change Biology, 2022, 28(22): 6728−6740.

[38] Gillespie L M, Hättenschwiler S, Milcu A, et al. Tree species mixing affects soil microbial functioning indirectly via root and litter traits and soil parameters in European forests [J]. Functional Ecology, 2021, 35(10): 2190−2204.

[39] 孙剑, 梁文佳, 梁佳芳, 等. 基于根叶性状研究不同林龄油松对氮添加的响应策略 [J]. 山西农业大学学报 (自然科学版), 2026, 46(1): 48−59.
Sun J, Liang W J, Liang J F, et al. Response strategies of *Pinus tabuliformis* at different forest ages to nitrogen addition based on root and leaf traits [J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 2026, 46(1): 48−59.

[40] Umaña M N, Salgado-Negret B, Norden N, et al. Upscaling the effect of traits in response to drought: the relative importance of safety-efficiency and acquisitive-conservation functional axes [J]. Ecology Letters, 2023, 26(12): 2098−2109.

[41] 刘磊, 于兴男, 王成, 等. 混交模式对科尔沁沙地杨树人工林林下草本多样性与土壤理化性质的影响 [J/OL]. 生态学杂志, 1−13[2026−04−13]. https://link.cnki.net/urlid/21.1148.Q.20251119.1657.014.
Liu L, Yu X N, Wang C, et al. Effects of mixed plantation patterns on understory herbaceous diversity and soil physicochemical properties of poplar plantations in Horqin Sandy Land[J/OL]. Chinese Journal of Ecology, 1−13[2026−04−13]. https://link.cnki.net/urlid/21.1148.Q.20251119.1657.014.

[42] Yu L, Zhang H, Zhang W, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi alter the interaction effects between *Bacillus* and *Rhizobium* on root morphological traits of *Medicago ruthenica* L. [J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2023, 23(2): 2868−2877.

[43] Unger S, Habermann F M, Schenke K, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and nutrition determine the outcome of competition between *Lolium multiflorum* and *Trifolium subterraneum* [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 778861.

[44] 徐小冲, 王新杰, 卢妮妮, 等. 不同林龄杉木人工林根际土添加对其幼苗菌根侵染及生长的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(12): 74−82.
Xu X C, Wang X J, Lu N N, et al. Effects of rhizosphere soil addition from *Cunninghamia lanceolata* plantations of different stand ages on mycorrhizal colonization and growth of its seedlings [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(12): 74−82.

（责任编辑　李　契
责任编委　张星耀）