



气候变化背景下丛枝菌根真菌维持荒漠生态系统稳定性研究进展

贾阳阳¹, 秦文昊¹, 张涛², 冯固^{3*}

1. 新疆大学生态与环境学院, 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046;

2. 东北师范大学草地生态研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024;

3. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193

* 联系人, E-mail: fenggu@cau.edu.cn

2023-01-17 收稿, 2023-03-28 修回, 2023-03-30 接受, 2023-04-03 网络版发表

国家自然科学基金(32101304, 32160281)、绿洲生态重点实验室开放课题(2021D04006)和中国博士后科学基金(2021M692707)资助

摘要 荒漠生态系统物种多样性低、生态承载力弱, 气候变化加剧导致其生态服务功能和稳定性面临严峻挑战。地上-地下生态系统协同响应气候变化, 但在荒漠生态系统中其响应机制仍是理论空白。丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌是荒漠生态系统中一类重要的土壤功能微生物, 是介导地上-地下生态系统协同响应气候变化的关键节点, 在维持荒漠生态系统稳定性中发挥重要作用。本文通过总结国内外近10年关于荒漠生态系统稳定性的研究文献, 综述了生态系统稳定性的表征指标及其内在联系, 总结了气候变化背景下AM真菌维持荒漠生态系统稳定性的潜在机制。气候变化降低荒漠生态系统植物群落稳定性, AM真菌维持荒漠生态系统稳定性的主要机制: (1) 在植物群落水平, AM真菌通过提高植物群落年均净初级生产力, 维持荒漠生态系统植物群落的稳定性。(2) 在植物个体水平, AM真菌通过提高群落内优势物种的稳定性, 降低植物群落内物种同步性变化及周转速率, 进而提高植物群落稳定性。(3) AM真菌通过地下菌丝网络参与多种生态服务功能, 提高荒漠生态系统多功能性的干旱抵抗能力, 维持稳定的生态系统服务功能。在今后的研究中, 应重点发展微观-宏观尺度原位观测相结合、动态监测与互联网+机器学习技术相结合、多组学分析和稳定性同位素探针技术相结合等研究手段, 加强对AM真菌调节荒漠生态系统地上-地下互作过程及其协同响应机制的认知, 为维持荒漠生态系统稳定性提供理论基础。

关键词 气候变化, 荒漠生态系统, 丛枝菌根真菌, 时间稳定性, 生态系统多功能性

荒漠生态系统是以耐旱的乔木、灌木、一年生草本植物以及与其相适应的动物和微生物等组成的群落, 与周围生境形成物质能量循环的动态系统。荒漠生态系统是陆地生态系统的重要组成部分, 其面积约占全球陆地面积的三分之一, 而全球90%以上的温带荒漠生态系统分布在中亚干旱区^[1,2]。中亚干旱区植被盖度和物种多样性低, 食物网结构简单, 生态系统十分脆弱, 气候变化极易引起荒漠生态系统的极端变化, 甚至

导致重大生态灾难^[2,3]。该区域近50年来发生诸多区域性跨国生态灾难, 如罗布泊消亡; 塔里木河流域荒漠河岸林面积下降75%; 中亚咸海水面积从8万km²减少到不足0.8万km²等, 这不仅严重影响荒漠生态系统稳定性, 并且影响镶嵌于荒漠生态系统中绿洲的可持续性^[4,5]。当前中亚荒漠区气候变化加剧, 温度和降水的变化更具不确定性, 极端气候事件显著增加^[6]。近100年来, 年均温度持续上升, 累计增温达1.2~1.6°C, 增温

引用格式: 贾阳阳, 秦文昊, 张涛, 等. 气候变化背景下丛枝菌根真菌维持荒漠生态系统稳定性研究进展. 科学通报, 2023, 68: 3172–3184

Jia Y Y, Qin W H, Zhang T, et al. Progress on mechanisms underlying arbuscular mycorrhizal fungi maintaining desert ecosystem stability under climate change (in Chinese). Chin Sci Bull, 2023, 68: 3172–3184, doi: 10.1360/TB-2023-0057

趋势显著高于全球平均水平(0.74°C)。降水格局变化显著,极端降水和干旱事件频发,降水总体呈现逐渐增加趋势,其中冬季降水增加最明显,增幅达 $0.7\text{ mm}/10\text{ a}$ 。此外,人类活动加剧导致中亚干旱区氮沉降量已由20世纪80年代的 $4\text{ kg}/(\text{ha a})$ 增加到当前的 $18.8\text{ kg}/(\text{ha a})$,增幅高达370%^[6-8]。荒漠生态系统的稳定性在预防自然灾害与防治荒漠化方面发挥着不可替代的作用,气候变化背景下亚欧内陆干旱区荒漠生态系统的稳定性受到极大挑战,严重威胁我国和中亚各国生态安全,深入研究气候变化对荒漠生态系统稳定性的影响意义重大。

丛枝菌根(arbuscular mycorrhizal, AM)真菌在荒漠生态系统中分布广泛、多样性较高,其物种丰富度显著高于其他生态系统(草原、农田等),是影响荒漠生态系统功能的关键功能群之一^[9]。AM真菌能够与90%以上的荒漠植物形成共生体,高于草地生态系统80%的共生比例,是介导地上-地下生态系统协同响应气候变化的关键节点^[10,11]。首先,AM真菌共生体通过提高荒漠植物超氧化物歧化酶和过氧化氢酶等酶活性,提高植物耐盐碱性;通过提高植物侧根数和叶片中酶活性,降低可溶性糖含量等调节渗透势,帮助植物抵御干旱胁迫^[12,13]。其次,AM真菌在土壤中形成的菌丝网络不仅能够帮助植物吸收氮、磷等养分,还能将荒漠生态

系统中独立的植物个体连接成为一个整体,当受到极端干旱等环境胁迫时,提高植物群落多样性和生产力^[14-16]。此外,AM真菌在碳循环(凋落物分解和土壤碳固存)、氮循环(植物N吸收和 N_2O 排放)以及磷循环(活化土壤难溶性磷)等生态过程方面均发挥关键作用^[17-20]。因此,系统阐明气候变化背景下AM真菌调节荒漠生态系统功能及其稳定性的机制是维持荒漠生态系统稳定的关键突破口。

生态系统稳定性是指生态系统所具有的保持或恢复自身结构和功能相对稳定的能力,是每个生态系统的基本属性^[21]。稳定的生态系统是其为人类提供生态服务功能的基础,一直是生态学家关注的热点话题(图1)。近10年来,越来越多的研究关注以AM真菌为代表的土壤微生物在维持生态系统稳定性方面发挥的关键作用^[22-25]。通过文献检索发现,近5年在荒漠生态系统开展关于AM真菌的研究增长了2.1倍,其中,中国研究者关于荒漠中AM真菌的研究占到总数的34%以上,尤其是2019年以来超过了54%。越来越多的研究关注AM真菌在维持生态系统稳定性方面的作用,与前5年相比增长了2.4倍,但聚焦荒漠生态系统稳定性的研究仍不系统(图1)。因此,基于近10年来国内外的研究进展,本文在一些重要的研究方向和亟须解决的科学问题等方

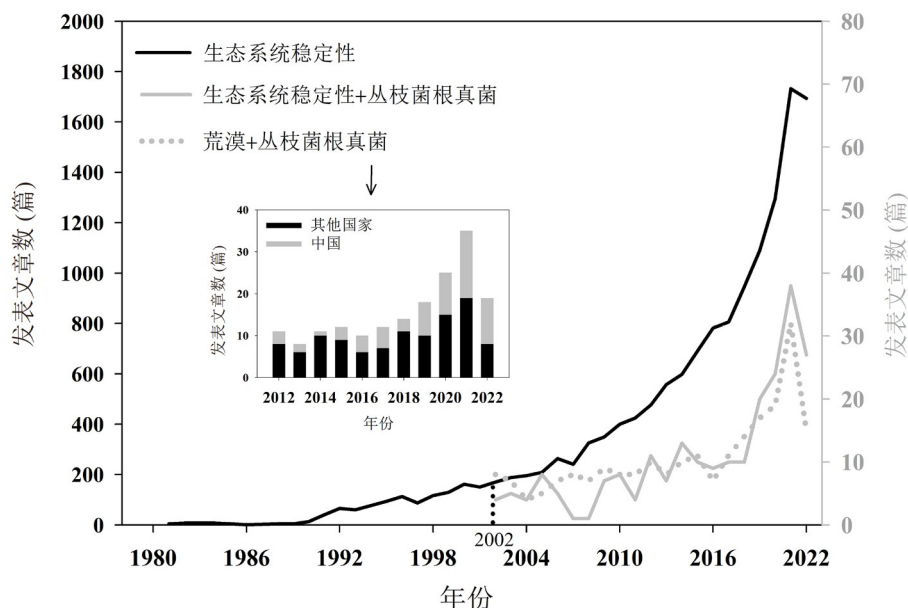


图1 1981~2022年关于生态系统稳定性的文献检索(来自Web of Science)。检索词为“生态系统稳定性”“荒漠”和“丛枝菌根真菌”。柱形图代表2012~2022年中国和其他国家研究者关于“荒漠”和“丛枝菌根真菌”研究的文献

Figure 1 Literatures on ecosystem stability form 1981~2022 (Web of Science). Search terms: “ecosystem stability” “desert”, and “arbuscular mycorrhizal fungi”. Column chart represents researches are done in China and other countries about “desert” and “arbuscular mycorrhizal fungi” from 2012 to 2022

面进行了综述: (1) 生态系统稳定性的定义及度量指标; (2) 气候变化背景下AM真菌维持荒漠生态系统稳定性的机制; (3) 基于生态系统多功能性视角的荒漠生态系统稳定性与AM真菌的关系; (4) AM真菌维持荒漠生态系统稳定性. 本文旨在探讨气候变化背景下AM真菌维持荒漠生态系统稳定性的潜在机制, 为荒漠生态系统响应气候变化的机制研究提供新视角, 同时为合理利用荒漠生态系统提供参考.

1 生态系统稳定性的定义及度量指标

生态系统稳定性是一个包含多维度的复杂概念, 迄今为止, 已有超过160余种不同的稳定性定义^[24,26]. 目前, 生态学家普遍认同的生态系统稳定性定义是: 生态系统保持自身结构与功能处于相对稳定状态的能力^[27]. 狭义的生态系统稳定性是以植物群落生物量为基础的植物群落时间稳定性^[25,28]. 当生态系统受到环境变化扰动时, 生态系统在其可承受阈值范围内(threshold)波动变化, 即生态系统能够承受环境变化带来的影响, 处于相对稳定状态; 随着环境变化加剧, 超过了生态系统所能承受的阈值范围, 生态系统将变得不稳定, 逐渐退化或演替成另外一种相对稳定的生态类型. 与此同时, 生态系统可承受的阈值也在此过程中逐渐降低^[29,30].

基于不同的定义, 表征生态系统稳定性的指标超过40种, 我们从时间维度与扰动频度两方面将近十年来使用频率较高的生态系统稳定性表征指标分为两类(图2): (1) 长时间维度(扰动的长期性): 在群落水平上, 通常采用时间稳定性(平均值和时间变异的比值), 即植物群落生物量时间变异性的倒数来表征植物群落在时间尺度上的变异程度, 可将其分为个体水平上物种异步性变化和个体时间变异^[28]. 在个体水平上, 通常分为功能稳定性和结构稳定性. 功能稳定性主要包括群落内物种异步性变化、个体时间变异以及优势物种和非优势物种的时间稳定性^[27,31~33]; 结构稳定性主要关注植物群落物种多样性和丰富度的变化, 以群落内物种个体数的变化为基础计算在调查周期内物种个体数的周转、抵抗、消亡和入侵^[27]. (2) 单次扰动维度: 主要关注生态系统面临单次环境变化扰动时的响应, 可分为抵抗力和恢复力; 其中恢复力与生态系统可承受的阈值范围具有相同的含义^[34]. 在长时间维度, 稳定性的概念侧重植物群落稳定性, 忽略了植物群落响应单次环境扰动时生态系统可承受的阈值范围; 而在单次扰

动维度, 抵抗力和恢复力侧重于关注单次或短时间内多次环境扰动产生的影响, 是对长时间尺度上环境扰动影响的分解. 因此, 两个维度上的生态系统稳定性参数, 各有侧重, 互为补充; 应同时关注生态系统稳定性的不同参数, 更全面表征生态系统稳定性对环境扰动的响应规律(图2).

2 气候变化背景下AM真菌维持荒漠生态系统稳定性的机制

降水格局变化、氮沉降增加和增温导致荒漠植物地上-地下生态过程、种间互作、水分和养分循环等过程发生重大改变^[35~38]. 已有研究主要关注地上部植物群落对气候变化的响应, 然而, 关于AM真菌群落的响应过程以及地上-地下对气候变化协同响应机制的研究仍不系统^[39~42], 尤其缺少AM真菌介导的植物地上-地下协同响应环境变化, 维持荒漠生态系统稳定性的系统研究. 本文针对降水格局变化(降水增加或干旱)、氮沉降增加以及增温3个气候变化因素, 讨论AM真菌维持荒漠生态系统草本层植物群落稳定性的潜在机制.

2.1 降水格局变化背景下, AM真菌对荒漠生态系统稳定性的影响

水分是影响荒漠生态系统生态过程的首要限制因子, 降水格局改变显著影响荒漠生态系统地上部净初级生产力已是普遍共识^[35,43]. 近20年来, 中亚温带荒漠地区呈降水增加趋势, 显著提高了植被地上部生物量、地表植被盖度和土壤碳储量^[43]. 模拟降水梯度试验发现, 荒漠生态系统植物群落生物量随着降水的增加而增加, 在干旱年份增加幅度更大^[44,45]. 那么荒漠生态系统植物群落稳定性如何响应降水格局变化? Jia等人^[46]通过模拟试验发现降水增加在提高荒漠植物群落生物量的同时, 亦加剧了植物群落生物量年际间波动, 说明降水增加会显著降低荒漠植物群落的时间稳定性. 当荒漠植物群落遭受干旱胁迫时, 降水增加虽然能够提高荒漠植物群落生物量的干旱抵抗力, 但降低了干旱恢复力; 降水减少处理下, 荒漠植物群落生物量的干旱恢复力高于降水增加处理^[47]. 上述结果表明, 降水格局变化降低了荒漠植物群落生物量的稳定性.

AM真菌与荒漠植物形成共生关系, 在降水格局变化背景下提高荒漠植物群落生物量和多样性, 维持荒漠植物群落稳定性. 在中亚温带荒漠中, 土著AM真菌

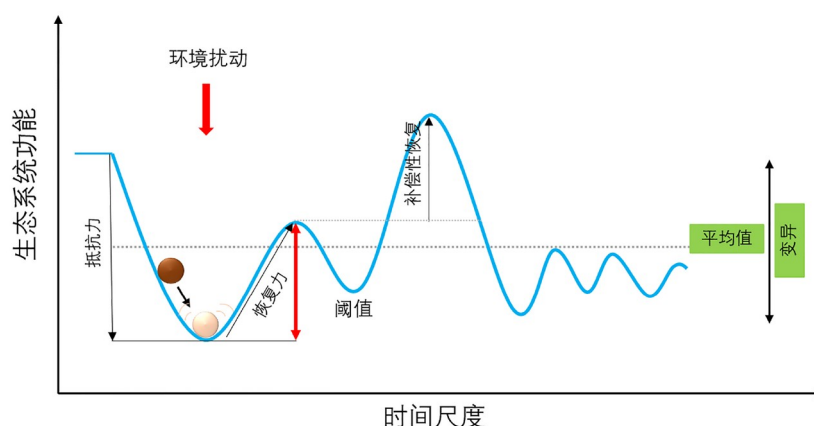


图2 (网络版彩色)生态系统受到环境扰动时生态系统响应规律及不同稳定性参数间关系的概念模型。将生态系统比作动态波动的“圆球”，当生态系统受到环境扰动时，“圆球”在其可承受的阈值范围内波动；当环境扰动超过该阈值范围，“圆球”处于另一种波动状态(即演替为另一种生态类型)。在此波动变化过程中，生态系统中存在对于环境扰动的抵抗力、恢复力以及补偿性恢复过程。同时，在时间尺度上生态系统功能存在时间均值和时间变异性。图片改编自文献[29,31]

Figure 2 (Color online) Conceptual model of ecosystem responses to environmental disturbances and relationships between different stability parameters. We look ecosystem as a “ball”, when the ecosystem is disturbed by environmental changes, the “ball” oscillates within the threshold; when environmental stress exceeds the threshold, the “ball” will oscillate in other condition (i.e., another ecological type). During this oscillating process, we can see the resistance, recovery, and compensatory recovery of ecosystem to environmental disturbances, and temporal mean and variance of ecosystem functions on time scales. Figure modified from Refs. [29,31]

有助于维持稳定的地上部净初级生产力，虽然土著AM真菌未降低降水增加所导致的植物群落生物量的年际间波动，但能够通过提高年际间植物群落平均生物量，进而维持荒漠植物群落的时间稳定性^[46]。降水增加缓解水分对荒漠生态系统植物生长的限制，荒漠植物群落内物种均加速生长，加剧了群落内物种的同步性变化，从而降低植物群落的稳定性。当存在AM真菌时，AM真菌促进群落内菌根依赖性植物的地上部生物量，对非菌根依赖性植物地上部生物量无影响，甚至降低其生物量，调节群落内种间相互作用，抑制降水增加对荒漠植物群落物种同步性变化的促进作用。这可能是AM真菌维持荒漠植物群落稳定性的机制之一，在干旱草原植物群落中已发现相似的变化规律^[46,48]。此外，AM真菌对植物群落多样性的影响，因植物群落内优势物种和次优势物种菌根依赖性的差异而产生不同影响^[49]。菌根营养型植物群落是以对AM真菌依赖性较高的物种为优势物种的植物群落，反之则为非菌根营养型植物群落，主要处于植物群落演替的初期；两种植物群落多样性的变化对AM真菌的响应不同^[46,49]。荒漠生态系统土壤含盐量高，pH呈碱性，在植物群落建立初期主要是以猪毛菜(*Salsola collina pall*)等藜科植物为代表的非菌根营养型植物为优势物种^[46]。AM真菌在维持荒漠生态系统菌根营养型和非菌根营养型植物群落时间

稳定性中具有不同作用：非菌根营养型植物群落对AM真菌响应并不敏感，AM真菌主要通过促进次优势物种的生长，影响植物群落多样性指数来改变群落时间稳定性；然而菌根营养型植物群落对AM真菌响应敏感，AM真菌通过提高年际间植物群落生物量平均值，进而维持植物群落的时间稳定性^[46]。此部分研究结果不仅将Urcelay和Díaz^[49]提出的AM真菌影响植物群落多样性的模型扩展到植物群落稳定性方面，而且极大地扩展了AM真菌在维持荒漠生态系统稳定性方面的作用。

AM真菌与荒漠植物形成共生体，协同响应气候变化；以往关于生态系统稳定性的研究，往往将地上-地下生态过程分开研究，不能反映生态系统的真实变化。降水格局变化对荒漠生态系统的影响最终反映在土壤含水量变化所引起的直接效应上。降水增加降低干旱草原AM真菌群落的多样性，对AM真菌群落生物量无显著影响^[50]。莫哈韦沙漠的研究发现，干旱显著降低AM真菌根外菌丝长度，AM真菌群落丰富度随着降水的减少而减少，可能是由于干旱抑制了地上部植物的生长，减少了植物将光合产物向菌丝的传递^[51]。中亚温带荒漠生态系统的研究发现，AM真菌群落丰富度和多样性随土壤含水量的增加而增加，与地上部植物群落盖度呈现相同的变化趋势；此外，地上部植物和土壤

AM真菌群落时间稳定性均随降水增加而增加,两者协同响应土壤水分变化;植物-AM真菌共生体稳定性随土壤水分的增加而提高,但存在阈值范围,当土壤含水量低于0.73%时,植物-AM真菌稳定性急剧降低^[52]。上述研究进一步强化了AM真菌在荒漠生态系统中维持地上-地下生态系统稳定性的重要作用,而且突出了将地上-地下作为整体进行研究的必要性。

AM真菌通过维持植物群落生物量的生长,增强植物群落生物量的干旱抵抗力和恢复力。极端干旱事件频发是降水格局变化的重要特征之一,目前关于AM真菌调节植物群落抵抗力和恢复力的研究主要集中在对干旱胁迫的响应上^[53,54]。植物群落遭遇干旱胁迫时,AM真菌能够显著提高植物群落地上部生物量的干旱抵抗力;植物群落多样性指数对干旱胁迫的响应不敏感,可能是由于干旱胁迫的时间短、胁迫次数少,还不足以引起植物群落多样性的改变。干旱胁迫消失后,植物群落地上部生物量在有无AM真菌的情况下均能够恢复到初始水平,但AM真菌降低了植物群落多样性指数的补偿性恢复,维持植物群落多样性在时间尺度上的稳定性^[18]。

基于以上分析,我们总结降水格局变化背景下AM真菌对荒漠生态系统稳定性、干旱抵抗力和恢复力的影响机制主要包括以下3个方面:首先,在生产力/多样性-稳定性间的关系模型中,植物群落稳定性与群落生产力和多样性呈显著正相关^[25,28]。AM真菌可以通过提高植物群落多样性和生产力,直接提高植物群落稳定性以及干旱抵抗力和恢复力^[55,56]。其次,AM真菌能显著提高其宿主植物抵御干旱胁迫,提高水分利用效率,而水分利用效率提高是在干旱环境下提高植物生长稳定性的重要机制^[36,57]。更重要的是,群落中优势物种和次优势物种对降水格局变化的响应不同。当遭受干旱胁迫时,优势物种承受的压力更大,次优势物种可通过地下菌丝网络(Common Mycorrhizal Networks, CMNs)从AM真菌中获得更多的“好处”,缓解优势物种对次优势物种的竞争,提高次优势物种的相对丰度,从而降低了响应敏感优势物种所引起的植物群落生物量的波动变化^[58,59]。当降水增加时,群落内物种生长限制均得到缓解,AM真菌可通过CMNs调节群落内种间相互作用,对优势物种生长的促进作用更强,降低群落内物种的同步性变化,维持植物群落稳定性^[46,54]。以上3种AM真菌影响植物群落稳定性的潜在机制,仍需在未来研究中进一步系统验证。

2.2 氮沉降增加背景下,AM真菌对荒漠生态系统稳定性的影响

荒漠生态系统土壤养分匮乏,氮养分含量的高低是限制荒漠生态过程及其功能的重要因素之一。长期氮沉降增加造成生态系统物种多样性丧失已成为当前生态学家的普遍共识^[60-62]。通过文献萃取分析发现,氮沉降增加降低土壤AM真菌群落的丰富度,并且随着氮沉降年限的增加,对AM真菌群落丰富度的负效应逐渐增强。这是由于氮沉降增加引起土壤氮养分富集,降低了植物依赖AM真菌途径吸收氮养分,导致AM真菌群落丰富度下降^[63]。然而,模拟氮沉降试验发现,无论较低氮沉降量(5 kg/(ha a)),或者高达480 kg/(ha a)氮沉降量对荒漠植物群落物种丰富度和密度均无显著影响,并未造成物种多样性的降低^[64]。在荒漠多年生草本植物群落中,氮沉降增加通过提高植物叶片干重、叶面积、吸氮量等促进植物生长,进而提高植物群落的功能多样性指数。在荒漠一年生草本植物群落中氮沉降增加会抑制荒漠短命植物的种子产量,降低物种在次年的优势度和植被盖度,导致植物群落稳定性降低^[65]。荒漠一年生和多年生植物群落对氮沉降增加的不同响应可能是由于一年生和多年生植物的生活史不同所产生的差异。此外,由于荒漠生态系统降水稀少和养分匮乏,氮沉降增加进一步提高了荒漠植物群落对降水格局改变的敏感性,使植物群落生物量在氮沉降增加背景下产生更大程度的波动^[66]。

氮沉降增加虽然对荒漠植物群落多样性影响不显著,但显著降低了植物群落的稳定性。氮沉降增加通过降低植物群落内次优势物种的稳定性,加速群落内物种的周转速率,进而降低植物群落时间的稳定性。在典型草原多年生植物群落中,长期氮沉降增加通过降低草地植物群落内植物个体的异步性变化和个体稳定性,进而降低植物群落的时间稳定性^[67]。在草甸草原中,氮沉降增加降低植物根系的菌根侵染率,对植物群落稳定性产生负面影响,但影响效应值较低^[68]。AM真菌通过地下菌丝网络促进群落内次优势物种的生长,提高群落内次优势物种的环境适应度,缓解氮沉降增加带来的负面效应,进而维持植物群落的稳定性^[34]。此外,模拟试验发现,氮沉降增加降低了植物群落的干旱抵抗力,而AM真菌的存在能够提高植物群落干旱抵抗力,缓解氮沉降增加对植物群落稳定性的负面影响^[18]。氮沉降增加对植物群落干旱恢复力无显著影响,可能

是由于植物群落本身具有较高恢复力,能够快速恢复到扰动前的状态^[18]。

此外,氮沉降增加背景下AM真菌维持植物群落稳定性还存在以下机制。首先,氮沉降增加在提高植物群落氮吸收的同时也增加了植物对磷的需求,加剧荒漠土壤磷限制,进而降低植物群落稳定性。研究发现,AM真菌与土壤磷养分资源状况对植物群落稳定性有显著交互作用:低磷条件下,AM真菌能够显著提高群落多样性,但不改变植物群落时间稳定性;高磷条件下,AM真菌有助于维持植物群落的时间稳定性。这可能是AM真菌可以促进高磷条件下植物的补偿性生长效应^[16,69]。模拟试验中,磷养分增加提高了植物群落内物种的周转速率,降低植物群落稳定性。然而,AM真菌不仅能够增加群落内优势物种的化学计量稳定性以及其在植物群落中的相对丰度,而且能降低植物群落内植物的同步性变化,降低群落内物种周转速率,进而提高植物群落稳定性^[70,71]。在荒漠生态系统中暂未发现开展土壤磷养分变化对荒漠植物群落稳定性的研究。荒漠土壤磷养分匮乏,磷养分增加促进荒漠植物的生长,加剧群落内物种的同步性变化,降低群落稳定性。AM真菌能够削弱磷养分增加对植物群落结构的负面影响,其潜在的机制是:AM真菌通过地下菌丝网络调节不同物种间对磷养分的竞争作用,提高菌根营养型植物对磷养分的吸收效率,改变物种间同步性变化趋势,维持植物群落稳定性^[16,72,73]。此外,植物与AM真菌地下菌丝网络对土壤氮养分的竞争能缓解氮沉降增加对植物群落稳定性的不利影响。AM真菌菌丝中氮浓度是植物组织中氮浓度的5~10倍^[74]。在土壤氮养分匮乏时,AM真菌的存在并不能提高植物的生物量和氮养分的吸收,而高氮条件下,AM真菌与植物对土壤氮养分的竞争强度下降,AM真菌对植物生长的限制效应得到缓解^[75]。这可能是荒漠生态系统中氮沉降增加并未造成植物群落物种丰富度和多样性丧失的原因之一。此外,当荒漠生态系统植物群落受到高氮沉降量的扰动时,一方面,AM真菌自身能够吸收活化一部分有效态氮;另一方面,AM真菌菌丝际招募土壤微生物,改变菌丝际土壤微生物群落结构,提高微生物群落活性,增加微生物量,将更多的氮同化到微生物体内,形成微生物量氮。当环境扰动因素消失后,这部分氮成为植物群落恢复的重要养分来源^[76]。这也是氮沉降增加背景下AM真菌提高植物群落干旱抵抗力和恢复力的重要机制之一。因此,在荒漠生态系统中不仅应关注氮沉降增加对植物群落

的直接效应,更应该关注氮沉降增加背景下植物群落与AM真菌的协同响应关系,以及氮沉降增加引起的土壤磷养分变化对生态系统稳定性的影响。

2.3 增温背景下,AM真菌对荒漠生态系统稳定性的影响

全球气候变暖是气候变化的重要特征之一,对土壤AM真菌群落、植物群落结构和种间相互作用产生深远影响,进而影响植物群落的稳定性^[77]。增温提高干旱草原植物的菌根侵染率和土壤AM真菌群落的多样性,改变群落结构;产生这种影响的可能机制是增温促使AM真菌更多地生长菌丝,而不是产生孢囊结构,有利于其在土壤中生长繁殖。然而,当增温幅度超过4℃时,增温抑制AM真菌的生长,降低其群落多样性,主要是由于增温抑制了地上部植物的生长,进而限制了AM真菌菌丝在土壤中的扩展^[63,78]。在荒漠生态系统中,增温对荒漠生态系统稳定性影响的研究还未见系统报道。在典型草原,通过长期定位试验模拟增温发现,温度增加显著抑制群落内物种的异步性变化,降低植物群落的时间稳定性^[39]。有学者比较了夜间增温和白天增温对植物群落稳定性的影响,发现夜间增温对植物群落稳定性影响不显著,而白天增温主要是通过降低群落内优势物种的稳定性,进而降低植物群落的稳定性^[33]。然而,上述研究尚未关注增温背景下AM真菌在维持生态系统稳定性中的作用。在草甸草原的研究发现,温度增加降低了植物群落的稳定性,而AM真菌通过提高年际间植物群落平均生物量进而维持了增温条件下植物群落的稳定性^[68]。在增温和氮沉降增加背景下,AM真菌能够维持较高的植物群落净初级生产力并维持植物群落稳定性,其潜在机制是:通过提高植物磷吸收效率,降低氮磷养分对植物生长的限制,促进植物群落生产力的提高,进而维持植物群落稳定性^[79]。荒漠生态系统生长季温度高,增温会增加水分蒸发、降低土壤微生物活性,进一步加剧增温对荒漠生态系统稳定性的消极影响,AM真菌在维持荒漠生态系统稳定性方面可能发挥更重要的作用。但增温对荒漠植物的生长及其稳定性的影响还未见系统报道,尚需进一步深入研究^[80]。

3 气候变化背景下,基于生态系统多功能性视角的荒漠生态系统稳定性与AM真菌的关系

生态系统具有多种生态服务功能,包括维持生物

多样性、提供群落生产力、养分循环、净化环境和保持水土等其他功能^[81,82]。生态系统中单一功能对同一环境变化的响应不同,例如氮沉降增加提高生态系统生产力,但是会造成生态系统多样性丧失、温室气体排放增加等负面效应,采用不同的生态系统功能指标,可能会得出相反的结论。随着多样性-生态功能关系研究的深入,单一生态功能已不能完全反映生态系统的真实响应^[83~85]。为了解决这一问题,生态学家提出了“生态系统多功能性”(ecosystem multifunctionality)这一概念。生态系统多功能性是指生态系统同时维持多种生态系统功能和服务的能力,即生态系统的整体功能^[86,87]。Giling等人^[86]综述了全球变化对生态系统多功能性的影响,结果发现,截至2018年,明确计算生态系统多功能性的研究仅有23篇,其中包含的单个生态系统功能数为4~16,主要集中在碳、氮和磷等养分资源的循环过程。采用生态系统多功能性的优势有:(1)综合多种指标更能代表整个生态系统,是对生态系统整体功能的评估,可加深对生态系统服务功能的理解,弥补传统方法的不足。生态系统多功能性指标包含的功能越多,越能够反映生态系统的真实响应^[87];(2)生态系统多功能性指标是经过标准化转化,因此在不同生态系统、不同时间和空间尺度间均能够相互比较^[81]。

目前,关于生态系统多功能性的研究主要集中在草地和干旱区生态系统。已有大量关于草地生态系统中植物群落多样性与生态系统多功能性关系的试验研究和综述文章^[81~83],本文不再赘述。荒漠生态系统因其特殊的地理位置和气候条件,具有独特的结构、功能和服务。在防风固沙、水文调控、生物多样性保育以及土壤固碳和生物地球化学循环等方面均发挥重要的生态服务功能,然而其研究还比较少^[1](图3)。全球气候变化背景下,Maestre等人^[88]通过分析全球干旱区224个样点的植物丰富度与生态系统多功能性的关系发现,在荒漠生态系统中,生态系统多功能性与生物多样性呈现显著正相关关系。并且在全球尺度上,干旱区生态系统土壤多功能性的波动变化主要受温度和干旱指数的影响^[89]。在我国温带和高寒草地3500 km样带上的最新研究成果系统揭示了土壤细菌和真菌群落的多样性、群落结构以及生物量均是驱动生态系统多功能性的直接驱动因子,其中土壤真菌群落多样性与生态系统多功能性的相关性高于土壤细菌群落多样性,再次强调了土壤微生物在维持生态系统多功能性方面的关键核心作用^[90]。更重要的是,在全球干旱区的调查发现,

AM真菌侵染率和土壤中AM真菌孢子密度与土壤多功能性呈显著正相关,是干旱区土壤多功能性好坏的最好预测者和维持者^[91]。

基于生态系统多功能性的方法是探究生态系统稳定性综合响应气候变化的手段之一。自2015年起,越来越多的研究采用生态系统多功能性的概念,但是从稳定性的角度探究气候变化对生态系统多功能性影响的研究还很缺乏,主要从生态系统多功能性在响应环境变化的抵抗力和恢复力方面开展研究,其计算方法与植物群落响应环境变化抵抗力和恢复力的计算方法一致^[18,23,86]。气候变化显著影响生态系统多功能性与地上部植物群落和土壤微生物群落多样性的关系^[92]。当前,多数研究只关注气候变化对生态系统某个或多个生态功能稳定性的影响,尤其是对生态系统生产力稳定性的影响^[93~95]。Delgado-Baquerizo等人^[23]发现,土壤微生物多样性在维持生态系统多功能干旱抵抗力中发挥核心作用。全球尺度上,增温、氮沉降增加和干湿交替均显著影响干旱区生态系统多功能性的抵抗力;气候变化所产生的影响均通过间接影响土壤微生物群落的变化,进而影响生态系统多功能性的抵抗力。上述研究将土壤微生物与生态系统稳定性关系的研究推向新高度。在此基础上,Jia等人^[18]进一步结合模拟试验发现,AM真菌不仅能够提高生态系统多功能性(植物群落地上部生物量、多样性指数、氮和磷养分吸收、淋洗、N₂O排放等生态功能),并且能够增加生态系统多功能性的干旱抵抗力和恢复力,降低氮沉降增加带来的负面影响,维持稳定的生态系统多功能性。这项研究明确了AM真菌在维持生态系统多功能性及其干旱抵抗力和恢复力方面的重要作用。荒漠生态系统对气候变化响应敏感,AM真菌是荒漠生态系统响应环境扰动的重要“稳定器”,其潜在机制可能是(图3):(1)AM真菌在土壤中形成菌丝网络,将地上部植物联系在一起,参与荒漠生态系统的不同生态服务功能,在维持单个生态系统功能(生产力、多样性、凋落物分解以及温室气体排放等)稳定性方面发挥积极作用;AM真菌通过直接参与多个生态过程,维持稳定的生态系统多功能性。(2)不同生态功能间相互联系,相互促进;干旱等环境胁迫背景下,AM真菌通过菌丝分泌物调动土壤微生物群落,活化土壤养分,提高荒漠植物群落多样性、生物量以及植被盖度,有利于沙丘稳定;地上部生物量的增加促进植物对土壤N、P等养分吸收,进而减少N通过温室气体排放途径损失。因此,AM真菌通过生态系统

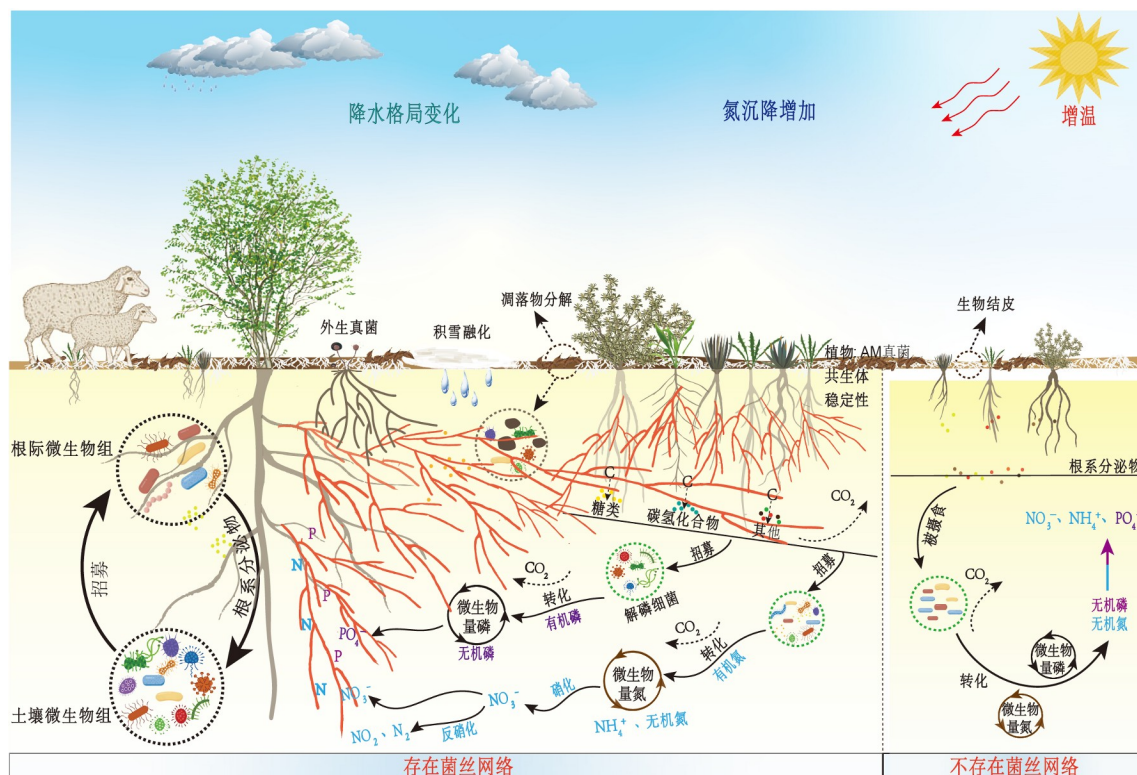


图3 (网络版彩色)有无AM真菌菌丝网络背景下荒漠生态系统生态过程对气候变化响应示意图. 图片改编自文献[17]

Figure 3 (Color online) Schematic diagram of responses of desert ecosystem ecological processes to climate change under with and without common mycorrhizal network, respectively. Figure modified from Ref. [17]

功能间的耦合关系,进而维持生态系统稳定性^[96].

4 总结与展望

综上所述,全球气候变化降低荒漠植物群落和生态系统稳定性,AM真菌是介导地上-地下生态系统协同响应气候变化的关键节点,其维持荒漠生态系统稳定性的机制主要分为以下几个方面:(1)在群落水平上,AM真菌通过提高年际间植物群落平均净初级生产力,降低气候变化引起的年际间植物群落净初级生产力的波动,维持荒漠生态系统植物群落的稳定性.此外,AM真菌亦通过提高菌根植物(次优势物种和稀有物种)的相对丰度,提高植物群落多样性,进而维持植物群落稳定性.(2)在个体水平上,AM真菌通过提高优势物种稳定性,降低群落内物种的同步性变化以及物种周转速率,提高植物群落稳定性.(3)AM真菌可提高单一生态服务功能并通过生态功能间的耦合关系,提高生态系统多功能性的干旱抵抗力,进而维持稳定的生态系统多功能性.

当前,关于气候变化背景下以AM真菌为代表的土

壤微生物维持荒漠生态系统稳定性的研究还不系统,本文结合当前国内外研究热点和重点,总结了AM真菌调节荒漠生态系统稳定性方面的研究方向和重要科学问题.

(1)荒漠生态系统植物群落空间分布异质性高,仅以植物群落生物量已经不能全面反映荒漠生态系统对气候变化的响应;同时单一群落的响应如何能够扩展到地上-地下生态系统,甚至整个荒漠生态系统仍是值得探讨的问题.基于生态系统多功能性的角度,研究地上-地下生态系统协同响应气候变化的机制,能够全面、准确反映荒漠生态系统稳定性的变化规律,是解决上述问题的重要途径之一.

(2)荒漠生态系统气候高温干燥,降水格局变化和氮沉降增加等气候变化正在影响荒漠生态过程.然而,当前在荒漠生态系统开展的研究仅关注单一环境因子的变化,并且较少关注增温对荒漠生态系统稳定性的影响.因此,在今后的研究中应加强采用开顶箱法(open top chamber, OTC)模拟增温、设置遮雨棚模拟极端干旱和降水格局变化等,借助多因子长期定位试验和微

观-宏观尺度原位观测相结合、动态监测与“互联网+机器学习”技术相结合等研究手段,系统探究荒漠生态系统稳定性对气候变化的响应规律。

(3) AM真菌通过菌丝分泌物改变土壤微生物群落结构和活性,AM真菌群落与其他土壤微生物群落协同调节荒漠生态系统稳定性的机制仍不清楚。今后的研究应借助多组学分析和稳定性同位素探针技术相结合以及控制试验与模型模拟技术相结合等研究手段,深入理解土壤微生物群落的响应规律,解析荒漠生态系

统地上-地下互作过程及其协同响应机制。

总之,在全球气候变化持续加剧的背景下,开展AM真菌对荒漠生态系统影响的系统研究,从生态系统多功能性的角度出发,采用多种描述生态系统稳定性的参数,系统探讨全球气候变化背景下AM真菌对荒漠生态系统功能及其稳定性的影响机制,为进一步理解AM真菌荒漠生态系统稳定性的机制提供试验证据,从土壤微生物的角度为合理化利用和科学管理荒漠生态系统提供理论依据。

参考文献

- Cheng L L, Que X E, Yang L, et al. China's desert ecosystem: Functions rising and services enhancing (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2020, 35: 690–698 [程磊磊, 却晓娥, 杨柳, 等. 中国荒漠生态系统: 功能提升、服务增效. *中国科学院院刊*, 2020, 35: 690–698]
- Burrell A L, Evans J P, De Kauwe M G. Anthropogenic climate change has driven over 5 million km² of drylands towards desertification. *Nat Commun*, 2020, 11: 3853–3859
- Zhang D H, Li X R, Zhang F, et al. Effects of rainfall intensity and intermittency on woody vegetation cover and deep soil moisture in dryland ecosystems. *J Hydrol*, 2016, 543: 270–282
- Sherwood S, Fu Q. A drier future? *Science*, 2014, 343: 737–739
- Huang J, Yu H, Guan X, et al. Accelerated dryland expansion under climate change. *Nat Clim Chang*, 2016, 6: 166–171
- Chen F H, Huang W, Jin L Y, et al. Spatiotemporal precipitation variations in the arid Central Asia in the context of global warming (in Chinese). *Sci China Earth Sci*, 2011, 41: 1647–1657 [陈发虎, 黄伟, 靳立亚, 等. 全球变暖背景下中亚干旱区降水变化特征及其空间差异. *中国科学: 地球科学*, 2011, 41: 1647–1657]
- Yao J Q, Liu Z H, Yang Q, et al. Temperature variability and its possible causes in the typical basins of the arid Central Asia in recent 130 years (in Chinese). *Acta Geogr Sin*, 2014, 69: 291–302 [姚俊强, 刘志辉, 杨青, 等. 近130年来中亚干旱区典型流域气温变化及其影响因子. *地理学报*, 2014, 69: 291–302]
- Xu W, Luo X S, Pan Y P, et al. Quantifying atmospheric nitrogen deposition through a nationwide monitoring network across China. *Atmos Chem Phys*, 2015, 15: 12345–12360
- Ji C H. Research of AM fungal diversity in Northwest arid land (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: China Agricultural University, 2006 [冀春花. 西北干旱区AM真菌生物多样性研究. 北京: 中国农业大学, 2006]
- Shi Z Y, Feng G, Christie P, et al. Arbuscular mycorrhizal status of spring ephemerals in the desert ecosystem of Junggar Basin, China. *Mycorrhiza*, 2006, 16: 269–275
- Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*. Cambridge: Academic Press, 2008
- Santander C, Ruiz A, García S, et al. Efficiency of two arbuscular mycorrhizal fungal inocula to improve saline stress tolerance in lettuce plants by changes of antioxidant defense mechanisms. *J Sci Food Agric*, 2020, 100: 1577–1587
- Harris-Valle C, Esqueda M, Gutiérrez A, et al. Physiological response of *Cucurbita pepo* var. *pepo* mycorrhized by Sonoran desert native arbuscular fungi to drought and salinity stresses. *Braz J Microbiol*, 2018, 49: 45–53
- Sun Y, Li X L, Feng G. Effect of arbuscular mycorrhizal colonization on ecological functional traits of ephemerals in the Gurbantonggut desert. *Symbiosis*, 2008, 46: 121–127
- Zhang T, Sun Y, Song Y, et al. On-site growth response of a desert ephemeral plant, *Plantago minuta*, to indigenous arbuscular mycorrhizal fungi in a Central Asia desert. *Symbiosis*, 2011, 55: 77–84
- Yang G W, Liu N, Yang X, et al. Relationship between arbuscular mycorrhizal fungi and individual plant and their effects on plant productivity and species diversity of plant community (in Chinese). *Acta Pratacul Sin*, 2015, 25: 188–203 [杨高文, 刘楠, 杨鑫, 等. 丛枝菌根真菌与个体植物的关系及其对群落生产力和物种多样性的影响. *草业学报*, 2015, 25: 188–203]
- Zhang L, Zhou J C, George T S, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra. *Trends Plant Sci*, 2022, 27: 402–411
- Jia Y, Heijden M G A, Wagg C, et al. Symbiotic soil fungi enhance resistance and resilience of an experimental grassland to drought and nitrogen deposition. *J Ecol*, 2021, 109: 3171–3181

- 19 Yue P, Cui X Q, Zuo X A, et al. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to ecosystem respiration and methane flux in an ephemeral plants-dominated desert. *Land Degrad Dev*, 2020, 32: 1844–1853
- 20 Zhang F, Nan Z B, Yan F Y, et al. The important role of arbuscular mycorrhizal fungi in carbon storage in grassland ecosystems (in Chinese). *Acta Pratacul Sin*, 2015, 24: 191–200 [张峰, 南志标, 闫飞扬, 等. AM真菌在草地生态系统碳汇中的重要作用. *草业学报*, 2015, 24: 191–200]
- 21 Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379: 718–720
- 22 Isbell F I, Polley H W, Wilsey B J. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: Patterns and processes. *Ecol Lett*, 2009, 12: 443–451
- 23 Delgado-Baquerizo M, Eldridge D J, Ochoa V, et al. Soil microbial communities drive the resistance of ecosystem multifunctionality to global change in drylands across the globe. *Ecol Lett*, 2017, 20: 1295–1305
- 24 Kéfi S, Dominguez-Garcia V, Donohue I, et al. Advancing our understanding of ecological stability. *Ecol Lett*, 2019, 22: 1349–1356
- 25 Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006, 441: 629–632
- 26 Yu G R, Wang Y S, Yang M. Discussion on the ecological theory and technological approaches of ecosystem quality improvement and stability enhancement (in Chinese). *Chin J Appl Ecol*, 2023, 34: 1–10 [于贵瑞, 王永生, 杨萌. 提升生态系统质量和稳定性的生态学原理及技术途径之探讨. *应用生态学报*, 2023, 34: 1–10]
- 27 Donohue I, Petchey O L, Montoya J M, et al. On the dimensionality of ecological stability. *Ecol Lett*, 2013, 16: 421–429
- 28 Tilman D, Lehman C L, Bristow C E. Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? *Am Nat*, 1998, 151: 277–282
- 29 Standish R J, Hobbs R J, Mayfield M M, et al. Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? *Biol Conserv*, 2014, 177: 43–51
- 30 Mori A S, Furukawa T, Sasaki T. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biol Rev*, 2013, 88: 349–364
- 31 Donohue I, Hillebrand H, Montoya J M, et al. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecol Lett*, 2016, 19: 1172–1185
- 32 Loreau M, de Mazancourt C. Species synchrony and its drivers: Neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *Am Nat*, 2008, 172: 48–66
- 33 Yang Z, Zhang Q, Su F, et al. Daytime warming lowers community temporal stability by reducing the abundance of dominant, stable species. *Glob Change Biol*, 2017, 23: 154–163
- 34 Jia Y Y, Walder F, Wagg C, et al. Mycorrhizal fungi maintain plant community stability by mitigating the negative effects of nitrogen deposition on subordinate species in Central Asia. *J Veg Sci*, 2021, 32: 1–11
- 35 Jia Y, Sun Y, Zhang T, et al. Elevated precipitation alters the community structure of spring ephemerals by changing dominant species density in Central Asia. *Ecol Evol*, 2020, 10: 2196–2212
- 36 Augé R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 2001, 11: 3–42
- 37 Tao Y, Wu G L, Zhang Y M. Dune-scale distribution pattern of herbaceous plants and their relationship with environmental factors in a saline-alkali desert in Central Asia. *Sci Total Environ*, 2017, 576: 473–480
- 38 Yu G R, Xu X L, Wang Q F. Progress of the effects of global changes on the resource and environmental carrying capacity of the ecologically fragile areas (in Chinese). *China Basic Sci*, 2020, 22: 16–20 [于贵瑞, 徐兴良, 王秋风. 全球变化对生态脆弱区资源环境承载力影响的研究进展. *中国基础科学*, 2020, 22: 16–20]
- 39 Ma Z, Liu H, Mi Z, et al. Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. *Nat Commun*, 2017, 8: 15378
- 40 Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Trivedi C, et al. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nat Ecol Evol*, 2020, 4: 210–220
- 41 Zhou H K, Zhou L, Zhao X Q, et al. Research on the stability of alpine meadow ecosystem on Qinghai-Tibet Plateau (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2006, 51: 63–69 [周华坤, 周立, 赵新全, 等. 青藏高原高寒草甸生态系统稳定性研究. *科学通报*, 2006, 51: 63–69]
- 42 Zhang J H, Wang J Y, Meng Z X, et al. Soil microbial richness predicts ecosystem multifunctionality through co-occurrence network complexity in alpine meadow (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2022, 42: 2542–2558 [张君红, 王健宇, 孟泽昕, 等. 土壤微生物多样性通过共现网络复杂性表征高寒草甸生态系统多功能性. *生态学报*, 2022, 42: 2542–2558]
- 43 Li C, Zhang C, Luo G, et al. Carbon stock and its responses to climate change in Central Asia. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 1951–1967
- 44 Wang Y, Wang Z, Li H, et al. Simulated precipitation change drives plant diversity and biomass change in the desert steppe. *Plant Ecol Divers*, 2022, 15: 127–136
- 45 Zang Y X, Ma J Y, Zhou X B, et al. Extreme precipitation increases the productivity of a desert ephemeral plant community in Central Asia, but there is no slope position effect. *J Veg Sci*, 2021, 32: 13077
- 46 Jia Y Y, Zhang T, Walder F, et al. Can mycorrhizal fungi alleviate plant community instability caused by increased precipitation in arid ecosystems? *Plant Soil*, 2022, 478: 559–577

- 47 Yu H Y, Ma Q H, Liu X D, et al. Resistance, recovery, and resilience of desert steppe to precipitation alterations with nitrogen deposition. *J Clean Prod*, 2021, 317: 1–10
- 48 O'Connor P J, Smith S E, Smith F A. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytol*, 2002, 154: 209–218
- 49 Urcelay C, Díaz S. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecol Lett*, 2003, 6: 388–391
- 50 Zheng J Q, Cui M M, Wang C, et al. Elevated CO₂, warming, N addition, and increased precipitation affect different aspects of the arbuscular mycorrhizal fungal community. *Sci Total Environ*, 2022, 806: 150522
- 51 Clark N M, Rillig M C, Nowak R S. Arbuscular mycorrhizal fungal abundance in the Mojave Desert: Seasonal dynamics and impacts of elevated CO₂. *J Arid Environ*, 2009, 73: 834–843
- 52 Jia Y Y, Shi Z Y, Chen Z C, et al. Soil moisture threshold in controlling above-and belowground community stability in a temperate desert of Central Asia. *Sci Total Environ*, 2020, 703: 1–11
- 53 Hoover D L, Knapp A K, Smith M D. Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology*, 2014, 95: 2646–2656
- 54 Mariotte P, Vandenberghe C, Kardol P, et al. Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands. *J Ecol*, 2013, 101: 763–773
- 55 van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396: 69–72
- 56 Wagg C, O'Brien M J, Vogel A, et al. Plant diversity maintains long-term ecosystem productivity under frequent drought by increasing short-term variation. *Ecology*, 2017, 98: 2952–2961
- 57 Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano J M. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New Phytol*, 2007, 173: 808–816
- 58 Kardol P, Campy C E, Souza L, et al. Climate change effects on plant biomass alter dominance patterns and community evenness in an experimental old-field ecosystem. *Glob Change Biol*, 2010, 16: 2676–2687
- 59 Whitfield J. Underground networking. *Nature*, 2007, 449: 136–138
- 60 Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320: 889–892
- 61 Harpole W S, Sullivan L L, Lind E M, et al. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 2016, 537: 93–96
- 62 Payne R J, Dise N B, Stevens C J, et al. Impact of nitrogen deposition at the species level. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 984–987
- 63 Hu H, He L Y, Ma H F, et al. Responses of am fungal abundance to the drivers of global climate change: A meta-analysis. *Sci Total Environ*, 2022, 805: 1–12
- 64 Hu Y, Guo A X, Li X Y, et al. Multi-trait functional diversity predicts ecosystem multifunctionality under nitrogen addition in a desert steppe. *Plant Soil*, 2022, 481: 11104
- 65 Chen Y, Zhang L, Shi X, et al. Life history responses of spring-and autumn-germinated ephemeral plants to increased nitrogen and precipitation in the Gurbantungut Desert. *Sci Total Environ*, 2019, 659: 756–763
- 66 Ma Q, Liu X, Li Y, et al. Nitrogen deposition magnifies the sensitivity of desert steppe plant communities to large changes in precipitation. *J Ecol*, 2019, 108: 598–610
- 67 Zhang Y, Loreau M, Lü X, et al. Nitrogen enrichment weakens ecosystem stability through decreased species asynchrony and population stability in a temperate grassland. *Glob Change Biol*, 2016, 22: 1445–1455
- 68 Yang X, Mariotte P, Guo J M, et al. Suppression of arbuscular mycorrhizal fungi decreases the temporal stability of community productivity under elevated temperature and nitrogen addition in a temperate meadow. *Sci Total Environ*, 2021, 762: 143137
- 69 Yang G W, Liu N, Lu W, et al. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and soil phosphorus availability influences plant community productivity and ecosystem stability. *J Ecol*, 2014, 102: 1072–1082
- 70 Yang G, Yang X, Zhang W, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi affect plant community structure under various nutrient conditions and stabilize the community productivity. *Oikos*, 2016, 125: 576–585
- 71 Yang G, Zhang Y, Yang X, et al. Mycorrhizal suppression and phosphorus addition influence the stability of plant community composition and function in a temperate steppe. *Oikos*, 2021, 130: 354–365
- 72 Zhang T, Feng G. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate the negative effects of increases in phosphorus (P) resource diversity on plant community structure by improving P resource utilization. *Plant Soil*, 2021, 461: 295–307
- 73 Zhang T, Ding X D, Feng G. Regulation of plant community composition and plant diversity by arbuscular mycorrhizal fungi (in Chinese). *Ecol Environ Sci*, 2012, 21: 2024–2030 [张涛, 丁效东, 冯固. AM真菌对植物群落组成和物种多样性的调控机理. 生态环境学报, 2012, 21: 2024–2030]

- 74 Hodge A, Fitter A H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 13754–13759
- 75 Wang X X, Wang X, Sun Y, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi negatively affect nitrogen acquisition and grain yield of maize in a N deficient soil. *Front Microbiol*, 2018, 9: 1–12
- 76 Bender S F, Conen F, Van der Heijden M G A. Mycorrhizal effects on nutrient cycling, nutrient leaching and N₂O production in experimental grassland. *Soil Biol Biochem*, 2015, 80: 283–292
- 77 Fang J Y, Zhu J L, Shi Y. The responses of ecosystems to global warming (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2018, 63: 136–140 [方精云, 朱江玲, 石岳. 生态系统对全球变暖的响应. *科学通报*, 2018, 63: 136–140]
- 78 Hawkes C V, Hartley I P, Ineson P, et al. Soil temperature affects carbon allocation within arbuscular mycorrhizal networks and carbon transport from plant to fungus. *Glob Change Biol*, 2008, 14: 1181–1190
- 79 Mei L, Yang X, Zhang S, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate phosphorus limitation by reducing plant N:P ratios under warming and nitrogen addition in a temperate meadow ecosystem. *Sci Total Environ*, 2019, 686: 1129–1139
- 80 Yue P, Cui X, Gong Y, et al. Impact of elevated precipitation, nitrogen deposition and warming on soil respiration in a temperate desert. *Biogeosciences*, 2018, 15: 2007–2019
- 81 Manning P, van der Plas F, Soliveres S, et al. Redefining ecosystem multifunctionality. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2: 427–436
- 82 Jing X, He J S. Relationship between biodiversity, ecosystem multifunctionality and multiserviceability: Literature overview and research advances (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2021, 45: 1094–1111 [井新, 贺金生. 生物多样性与生态系统多功能性和多服务性的关系: 回顾与展望. *植物生态学报*, 2021, 45: 1094–1111]
- 83 Wang K, Wang C, Feng X M, et al. Research progress on the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality (in Chinese). *Acta Ecol Sin*. 2022, 42: 11–23 [王凯, 王聪, 冯晓明, 等. 生物多样性与生态系统多功能性的关系研究进展. *生态学报*, 2022, 42: 11–23]
- 84 Fu B J, Zhou G Y, Bai Y F, et al. The main terrestrial ecosystem service and ecological security in China (in Chinese). *Adv Earth Sci*, 2009, 24: 571–576 [傅伯杰, 周国逸, 白永飞, 等. 中国主要陆地生态系统服务功能与生态安全. *地球科学进展*, 2009, 24: 571–576]
- 85 Bai Y F, Huang J H, Zheng S X, et al. Drivers and regulating mechanisms of grassland and desert ecosystem services (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38: 93–102 [白永飞, 黄建辉, 郑淑霞, 等. 草地和荒漠生态系统服务功能的形成与调控机制. *植物生态学报*, 2014, 38: 93–102]
- 86 Gilling D P, Beaumelle L, Phillips H R P, et al. A niche for ecosystem multifunctionality in global change research. *Glob Change Biol*, 2019, 25: 763–774
- 87 Garland G, Banerjee S, Edlinger A, et al. A closer look at the functions behind ecosystem multifunctionality: A review. *J Ecol*, 2020, 109: 600–613
- 88 Maestre F T, Quero J L, Gotelli N J, et al. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 2012, 335: 214–218
- 89 Durán J, Delgado-Baquerizo M, Dougill A J, et al. Temperature and aridity regulate spatial variability of soil multifunctionality in drylands across the globe. *Ecology*, 2018, 99: 1184–1193
- 90 Ma L, Zhang C, Xu X, et al. Different facets of bacterial and fungal communities drive soil multifunctionality in grasslands spanning a 3500 km transect. *Funct Ecol*, 2022, 36: 3120–3133
- 91 Mahmoudi N, Caeiro M F, Mahdhdid M, et al. Arbuscular mycorrhizal traits are good indicators of soil multifunctionality in drylands. *Geoderma*, 2021, 397: 1–11
- 92 Jing X, Sanders N J, Shi Y, et al. The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nat Commun*, 2015, 6: 8159–8167
- 93 Liu J, Li X, Ma Q, et al. Nitrogen addition reduced ecosystem stability regardless of its impacts on plant diversity. *J Ecol*, 2019, 107: 2427–2435
- 94 de Vries F T, Griffiths R I, Bailey M, et al. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nat Commun*, 2018, 9: 3033–3043
- 95 Xu Z, Ren H, Li M H, et al. Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony. *J Ecol*, 2015, 103: 1308–1316
- 96 Risch A C, Ochoa-Hueso R, van der Putten W H, et al. Size-dependent loss of aboveground animals differentially affects grassland ecosystem coupling and functions. *Nat Commun*, 2018, 9: 3684–3692

Summary for “气候变化背景下丛枝菌根真菌维持荒漠生态系统稳定性研究进展”

Progress on mechanisms underlying arbuscular mycorrhizal fungi maintaining desert ecosystem stability under climate change

Yangyang Jia¹, Wenhao Qin¹, Tao Zhang² & Gu Feng^{3*}

¹ Key Laboratory of Oasis Ecology, Ministry of Education, College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, China;

² Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China;

³ College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

* Corresponding author, E-mail: fenggu@cau.edu.cn

Desert ecosystems are an important part of terrestrial ecosystems, and account for more than 25% of the global land area. Desert ecosystems have low species diversity, vegetation coverage and ecological carrying capacity, and are sensitive to climate change; therefore, small changes in the climate can trigger large fluctuations in desert ecosystem stability. It is well known that the above- and belowground ecosystems collaboratively respond to climate change; however, the underlying mechanisms, especially with regards to how soil microorganisms influence desert ecosystem stability, remain unclear. Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi are vital soil microorganisms that form symbiotic relationships with more than 90% of desert plants. They increase plant nutrient uptake and enhance host-plant stress resistance, and in return, host plants provide the photosynthates needed by the fungi. AM fungi are key organisms that mediate the synergistic responses of above- and belowground ecosystems to climate change, strongly affect plant community productivity and composition, and play important roles in maintaining desert ecosystem stability. By reviewing the literature published on desert ecosystem stability in the past decade, we produced an indicator of ecosystem stability, and proposed the potential mechanisms of AM fungi and how they maintain desert ecosystem stability under conditions of changing precipitation, increasing nitrogen deposition and global warming. We found that climate change reduces plant community stability in the desert ecosystem; however, AM fungi are able to maintain desert ecosystem stability using the following mechanisms: (1) On a plant community level, AM fungi maintain plant community stability by increasing the aboveground net primary productivity in the mycorrhizal plant community, and by increasing the relative abundance of mycorrhizal plants, which subsequently increases the plant community diversity in non-mycorrhizal plant communities. (2) In terms of individual plants, AM fungi increase plant community stability by increasing the stability of dominant plant species and reducing species synchrony and turnover. (3) AM fungi participate in various ecosystem functions through common mycorrhizal networks, thereby increasing the drought resistance of the desert ecosystem, and subsequently maintaining the stability of ecosystem multifunctionality. At present, studies on the effects of AM fungi and the related changes in the soil microbial community with regarding to maintaining desert ecosystem stability are still not systematic when compared to studies on other ecosystems under global climate change. Studies rarely focus on the effects of warming on desert ecosystem stability. In future studies, we should pay more attention to the effects of multiple factors including warming, drought, and increasing precipitation on desert ecosystem stability. Furthermore, we should employ new and advanced research approaches, e.g. combine micro and macro *in situ* observations, combine dynamic monitoring with internet technologies and machine learning, and combine multi-omics analysis with a stable isotope probing technique to reveal the dynamics of soil microbial processes and deepen our understanding of how AM fungi alter above- and belowground interactions in the desert ecosystem; thus, providing theoretical foundations for the maintenance of desert ecosystem stability.

climate change, desert ecosystem, arbuscular mycorrhizal fungi, temporal stability, ecosystem multifunctionality

doi: [10.1360/TB-2023-0057](https://doi.org/10.1360/TB-2023-0057)