

DOI: 10.20103/j.stxb.202406261481

马晨鑫, 俞琦, 刘永杰, 李敬国, 于昕, 赵宇, 曲来叶. 内蒙古露天煤矿排土场植物恢复根际土壤真菌群落特征. 生态学报, 2025, 45(4): 1974-1986.
Ma C X, Yu Q, Liu Y J, Li J G, Yu X, Zhao Y, Qu L Y. The characteristics of rhizosphere soil fungal community of restored vegetation in Inner Mongolia open pit mine dump. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(4): 1974-1986.

内蒙古露天煤矿排土场植物恢复根际土壤真菌群落特征

马晨鑫^{1,2}, 俞琦^{1,2}, 刘永杰³, 李敬国³, 于昕³, 赵宇¹, 曲来叶^{1,4,*}

1 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态学国家重点实验室, 北京 100085

2 云南大学国际河流与生态安全研究院, 昆明 650000

3 国家电投集团内蒙古能源有限公司, 通辽 028000

4 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 内蒙古露天煤矿开采过程中形成大面积排土场, 但排土场由于土壤质量差, 加上气候条件严苛, 植被恢复非常困难, 严重阻碍该地区经济可持续发展。土壤真菌参与有机质分解和养分循环等生态过程, 具有促进植物生长和增强抗逆性的重要作用。因此, 选取内蒙古通辽和锡林浩特的 5 个大型露天煤矿排土场已经恢复的禾本科、豆科及杂类草三个功能群草本植物根际土壤真菌群落为研究对象, 分析根际土壤真菌多样性、群落组成、真菌功能型、网络结构变化特征及影响因素, 阐明排土场生态恢复过程中植物根际土壤真菌群落适应规律。结果表明: (1) 禾本科根际土壤真菌的 Shannon 和 Simpson 多样性指数显著高于豆科和杂类草; 禾本科、豆科和杂类草三个功能群的优势真菌群落均为子囊菌门, 占总丰度的 59.47%—79.61%; 球囊菌门的相对丰度具有显著差异, 豆科最高, 其次是禾本科, 两者均显著高于杂类草; (2) 三个功能群的丛枝菌根真菌 (Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 和土壤腐生菌相对丰度均表现为禾本科 > 豆科 > 杂类草, 且禾本科显著高于杂类草; (3) 禾本科根际真菌的共生网络负相关比例和模块化指数在三个功能群中最高; 禾本科网络结构更稳定, 生态位更宽; 网络关键物种数禾本科 > 豆科 > 杂类草; (4) 禾本科、豆科和杂类草分别有 53.2%、50.9%、16.2% 的关键物种与土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 C/N 等因子具有显著相关性。综上所述, 禾本科相比较豆科和杂类草植物根际土壤具有更高 AMF 丰度和网络稳定性, 表明禾本科植物在排土场恢复的适应性较高, 研究结果可为排土场植被恢复和物种筛选提供科学参考依据。

关键词: 露天煤矿排土场; 植被恢复; 根际土壤真菌多样性; 根际土壤真菌共现网络

The characteristics of rhizosphere soil fungal community of restored vegetation in Inner Mongolia open pit mine dump

MA Chenxin^{1,2}, YU Qi^{1,2}, LIU Yongjie³, LI Jingguo³, YU Xin³, ZHAO Yu¹, QU Laiye^{1,4,*}

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 Institute of International Rivers and Eco-security, Yunnan University, Kunming 650000, China

3 State Power Investment Cooperation Limited Mongolia Energy CO LTD, Tongliao 028000, China

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Large-scale dumps are a common feature during the open-pit coal mining process in Inner Mongolia. Poor soil quality, coupled with harsh climatic conditions, makes the restoration of vegetation on the dumps extremely difficult. This poses a serious threat to the sustainable economic development of the region. Soil fungi play a crucial role in promoting plant

基金项目: 国家重点研发计划 (2022YFF1303201); 内蒙古自治区重点研发和成果转化项目 (2022YFDZ0073); 国电投内蒙古公司项目 (360018JX0120230003)

收稿日期: 2024-06-26; 网络出版日期: 2024-11-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lyqu@rcees.ac.cn

growth and enhancing stress resistance through processes such as organic matter decomposition and nutrient cycling. Accordingly, this study examines the rhizosphere soil fungi of restored Gramineae, Leguminosae, and Forbs in five large open-pit coal mine dumps in Tongliao and Xilinhot, Inner Mongolia, analyzing their diversity, community composition, fungal functional types, network structure characteristics, and influencing factors to elucidate the adaptation patterns of plant rhizosphere soil fungal communities during ecological restoration. The results show that: (1) The Shannon and Simpson diversity indices of rhizosphere soil fungi in the Gramineae family significantly exceed those in the Leguminosae and Forbs. The dominant fungal communities of the three functional groups include Gramineae, Leguminosae and Forbs, belong to the phylum Ascomycota, accounting for 59.47% to 79.61% of the total abundance. There are significant differences in the relative abundance of the phylum Glomeromycota, with the highest in Leguminosae, followed by Gramineae, both of which are significantly higher than in Forbs. (2) The relative abundance of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and soil saprotroph fungi significantly varies among the three functional groups, following a pattern of Gramineae>Leguminosae>Forbs, with the Gramineae family being significantly higher than Forbs. (3) The co-occurrence network of Gramineae rhizosphere fungi has the highest proportion of negative correlations and modularity index among the three functional groups. Compared to Leguminosae and Forbs, the network structure of Gramineae is more stable and has a wider ecological niche. The number of keystones in the network follows the order Gramineae>Leguminosae>Forbs. (4) 53.2%, 50.9%, and 16.2% of keystones of Gramineae, Leguminosae, and Forbs, respectively, were significant correlations with soil $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, and C/N ratio. In summary, compared with Leguminosae and Forbs, the rhizosphere soil fungi of Gramineae plants exhibit high arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) abundance and high network stability. This indicates that Gramineae species are more suitable for the restoration of vegetation soil in dumps. The research findings can provide a theoretical basis for the restoration of vegetation and species selection in dumps.

Key Words: open pit mine dump; vegetation restoration; rhizosphere soil fungal diversity; rhizosphere soil fungal co-occurrence network

内蒙古自治区煤炭储量约占全国煤炭总量的 1/3^[1],因其煤炭采矿区地质构造简单,煤层水平且埋藏浅,大多为露天开采。开采过程中剥离土层产生的废弃土石直接堆置于地表形成大面积排土场^[2]。排土场土壤质量差,营养物质含量低,生态环境脆弱,植物生长困难,很难通过自然恢复的方式短期内得到改善。《2022 年内蒙古自治区国民经济和社会发展规划》指出,要加大矿山生态修复力度,实现矿山绿色可持续发展,因此亟需尽快推进矿区生态恢复相关研究工作,服务于国家生态文明建设。国电投内蒙古能源公司的露天煤矿位于高寒干旱的草原脆弱区,根据矿区排土场土壤和气候条件,煤矿选用固氮能力强、生长迅速且适应性强的物种^[3],包括豆科、禾本科、菊科、十字花科、藜科等多种草本植物^[4],大力开展了植被修复工作,并取得了较好的恢复效果。但对排土场植被群落进行的生长监测发现,在减少人工辅助恢复措施后,植被退化明显。为此,这些植物物种适应性需要进一步检验。

生态恢复是一个长期的植物-土壤相互作用的过程^[5-6],微生物通过生长代谢活动参与植物-土壤相互作用。植物生长过程中,除了地上凋落物,植物还通过枯死根系和根系分泌物,为根际土壤微生物提供丰富的有机养分^[7],影响微生物群落多样性^[8-9],塑造土壤微生物群落。土壤真菌是根际土壤微生物的重要组成部分,植物物种差异会导致土壤真菌群落组成和多样性的不同^[10],例如黄土高原露天矿不同林型塑造了不同的真菌功能群^[11];另一方面,土壤真菌群落组成和多样性也影响地上植物生产力^[12-13],如通过真菌途径对根际磷转化和植物生产力的促进机制能进一步提高植物生产力^[14]。真菌作为分解者、共生体或病原体在土壤系统中发挥重要的生态功能^[15],在生物地球化学循环^[16]、碳储存^[17-18]和植物根际过程^[19]中起着关键作用。土壤真菌参与有机质分解和养分循环,其功能组成与土壤养分密切相关^[20-21],例如在毛乌素沙地植被恢复过程中土壤真菌群落的组成受到土壤全氮含量的显著影响^[22]。然而,目前对高寒干旱排土场植物功能群对土壤真

菌群组成和多样性影响的研究还很匮乏,亟待开展排土场植被恢复和重建过程中根际土壤真菌群落特征及影响因素的研究。

本研究选取内蒙古国电投能源公司大型露天煤矿排土场已经恢复三年的禾本科、豆科和杂类草三个功能群草本植物的根际土壤微生物真菌为研究对象,通过高通量测序等手段,分析植物根际土壤真菌群落结构、多样性、真菌功能和共生网络结构差异,以及真菌群落与土壤理化因子的相关性。为此我们提出以下科学问题:(1)禾本科、豆科和杂类草三个功能群植物根际土壤真菌群落差异是否显著?(2)哪类植物的根际土壤真菌网络稳定性最强?以及(3)影响根际土壤真菌网络的关键物种的土壤理化因子?探讨排土场植被修复过程中植物根际真菌群落的适应性,为矿区植被恢复和物种选择提供科学参考依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区域位于内蒙古自治区东部,包括国电投内蒙古公司的霍林河南矿、霍林河北矿、扎哈淖尔露天矿、白音华二号矿和三号矿五个露天煤矿排土场^[23],属于温带大陆性气候。霍林河露天矿的地理坐标为 119°33'29"—119°37'33"E,45°27'32"—45°32'59"N,年均温 0℃,年均降水为 363.2mm。扎哈淖尔露天矿的地理坐标为 119°08'—119°46'E,45°10'—45°40'N,年均温 0.1℃,年均降水 358.98mm。白音华露天矿的地理坐标为 118°25'—118°30'E,44°48'—44°52'N,年均温 2.2℃,年均降水为 355.2mm。矿区排土场恢复植被主要由豆科、禾本科、菊科、十字花科、藜科和蔷薇科等草本植物构成,植被恢复单位面积生物量约为 54.8g/m²^[4],盖度约为 51.48%。矿区高寒干旱的气候条件是导致其生态系统植被恢复困难的重要因素。

1.2 样品采集

本研究于 2021 年 7 月至 8 月在霍林河南矿、北矿、扎哈淖尔露天矿、白音华二号矿和三号矿五个矿区的 24 个排土场样地分别采集了 62 株优势草本植物的根际土壤。土壤样品的采集利用抖根法,首先将植株去除根部大块土壤,晃动根部去除根部松散的土壤后,使用无菌刷子从根部收集残留土壤并过 2mm 筛。每个土壤样品分为三部分,一部分保存在 4℃ 用于测量土壤含水量,一部分自然风干后用于土壤理化性质测定,另一部分保存于 -80℃ 用于提取土壤总 DNA 进行 Miseq 高通量测序分析。

根据植物所属科及生活型将根际土壤样品分为禾本科 (Gramineae)、豆科 (Leguminosae) 和杂类草 (Forbs) 三个功能群^[24],其中禾本科功能群为多年生植物,包括披碱草 (*Elymus dahuricus*)、无芒雀麦 (*Bromus inermis*)、黑麦草 (*Lolium perenne*)、冰草 (*Agropyron cristatum*)、拂子茅 (*Calamagrostis epigeios*) 等 19 个样品;豆科功能群为二年生和多年生植物,包括草木樨 (*Melilotus officinalis*)、紫花苜蓿 (*Medicago Sativa*)、沙达旺 (*Astragalus adsurgens*)、红豆草 (*Onobrychis viciaefolia*) 等 34 个样品;杂类草功能群为一年生或多年生植物,包括油菜 (*Brassica napus*)、沙蒿 (*Artemisia desertorum*)、灰菜 (*Chenopodium album*)、地榆 (*Sanguisorba officinalis*) 等 9 个样品。

1.3 土壤理化性质测定

土壤理化性质按照《土壤农化分析》^[25]常规分析方法进行测定。土壤含水量 (SMC, soil moisture content) 经 105℃ 连续烘干至恒重后计算得出;pH 值使用 pH 计以 1:2.5 (v/v) 的土壤水比测量;有效氮用 2 mol/L KCl 提取铵态氮 (NH₄⁺-N) 和硝态氮 (NO₃⁻-N),并用流动分析仪 (AA3, SEAL, Germany) 进行分析;使用元素分析仪 (Vario EL cube, Elementar, Germany) 测定土壤全碳 (TC, total carbon)、全氮 (TN, total nitrogen) 含量;有效磷 (AP, available phosphorus) 用 0.5mol/mL NaHCO₃ 提取,并用分光光度计 (CARY 60, Agilent, US) 测定。

1.4 土壤真菌 DNA 提取及 PCR 扩增

使用 PowerSoil DNA 提取试剂盒 (Mobio 12888-100, 美国),从每份样品大约 0.5g 土壤中提取土壤微生物 DNA。使用 NanoDrop2000 检测 DNA 浓度和纯度,利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 完整性。土壤 DNA 样品使用真菌引物 ITS3F (5'-GCATCGATGAAGAACGCAGC-3') 和 ITS4R (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')^[26]

扩增真菌 ITS 区域。使用 ABI GeneAmp® 9700 型 PCR 仪对每个样本进行 3 次重复的 PCR 扩增。PCR 反应体系为 20 μ L, 添加 10ng DNA 模板, 前后端引物 (5 μ mol/L) 各 0.8 μ L, 5 \times FastPfu 缓冲液 4 μ L, 2.5mM dNTPs 2 μ L, FastPfu 聚合酶 0.4 μ L, 用 ddH₂O 补足至 20 μ L。PCR 反应参数如下: 95 $^{\circ}$ C 变性 3min, 95 $^{\circ}$ C 预变性 30s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 45s 循环 27 次, 然后 72 $^{\circ}$ C 稳定延伸 10min, 最后在 4 $^{\circ}$ C 保存。选择 AxyPrep DNA 凝胶提取试剂盒 (Axygen Biosciences, Union City, CA, USA) 使用 2% 琼脂糖凝胶切胶纯化 PCR 产物。纯化的 PCR 产物按照上海美吉生物医药科技有限公司 (上海) 的标准方案, 使用 Illumina MiSeq 平台 (Illumina, San Diego, USA) 进行双端 (paired-end) 测序, 测序原始数据以 FASTQ 格式保存。

1.5 数据分析

微生物测序获得的双端原始测序序列使用 fastp^[27] (<https://github.com/OpenGene/fastp>, version 0.19.6) 软件对双端进行质控, 使用 FLASH^[28] (<http://www.cbcb.umd.edu/software/flash>, version 1.2.11) 软件进行拼接, 质控拼接后的序列使用 UPARSE v7.1^[29–30] 软件 (<http://drive5.com/uparse/>), 根据 97% 的相似度进行操作分类单元 OTU (Operational taxonomic unit) 聚类并剔除嵌合体。为了尽量减少测序深度对后续 Alpha 多样性和 Beta 多样性数据分析的影响, 将所有样本序列数抽平至 27903。

选取 Shannon 和 Simpson 多样性指数来表征微生物物种 Alpha 多样性, 使用 vegan 包进行计算, 采用方差分析 (ANOVA) 检验植物根际土壤真菌 Alpha 多样性差异。Beta 多样性反映不同组间真菌群落构成差异, 基于 Bray-Curtis 相异距离对不同类型土壤真菌群落进行限制性主坐标分析 (CPCoA, Constrained Principal Coordinate Analysis), 采用 PERMANOVA 和 Adonis 检验, 使用 amplicon 包绘制 CPCoA 图来揭示不同群落间真菌差异性。使用 Funtraits 数据库对真菌进行功能注释。

为了阐明真菌群落各类群之间的潜在相互作用及其网络复杂性, 选取平均相对丰度高于 0.01% 且出现次数不少于总样本量 1/5 的 OTU, 基于 Spearman 相关矩阵计算各 OTU 的成对相似度, 使用 igraph 包和 Hmisc 包对显著 ($|r| > 0.6$, $P < 0.05$) 的类群进行共现网络分析, 构建的网络由 Gephi-0.10.1 (gephi.org)^[31] 进行可视化。网络中 OTU 作为节点, 边表示节点间的连接, 其中密切相连的一组节点称为网络模块。对网络进行模块化检测^[32], 如果模块化指数大于 0.4, 则网络具有模块化结构^[33]。基于网络节点的拓扑作用预测微生物群落的关键物种, 构建 Z_i (测量模块内连接的值) - P_i (测量模块间连接的值) 图^[34–35], Z_i 和 P_i 的阈值分别为 2.5 和 0.62, 据此将网络节点分为四类, 外围节点 (peripheral) ($Z_i < 2.5$, $P_i < 0.62$), 模块枢纽 (module hub) ($Z_i > 2.5$, $P_i < 0.62$), 连接节点 (connector) ($Z_i < 2.5$, $P_i > 0.62$), 以及网络枢纽 (network hub) ($Z_i > 2.5$, $P_i > 0.62$)^[36–37], 网络枢纽、模块枢纽以及连接节点被认为是微生物网络中的关键物种^[32]。使用 Hmisc 包进行根际真菌与土壤理化因子的相关性分析。使用 ggplot2 包^[38] 进行可视化, 所有统计分析均在 R 4.3.0 (R, 2023) 中进行。

2 结果与分析

2.1 不同功能群植物根际土壤真菌多样性

基于土壤真菌 ITS Alpha 多样性的分析, 发现禾本科、豆科、杂类草三个功能群的根际土壤真菌群落 Shannon 和 Simpson 多样性指数差异显著 ($P < 0.05$), 杂类草的根际土壤真菌 Shannon 和 Simpson 多样性指数最低, 显著低于豆科和禾本科 (图 1)。

基于 Bray-Curtis 距离的 Beta 多样性分析最大可解释整体 4.19% 的变异, 图中可以看出豆科与杂类草的真菌群落组成存在明显分异 (图 2), 经 Adonis 成对检验发现豆科与杂类草真菌群落 Beta 多样性存在显著差异 ($P < 0.05$)。

2.2 不同功能群植被根际土壤真菌群落组成

本研究共检测到真菌 16 门 55 纲 113 目 243 科 541 属, 三个功能群植物在门水平的优势真菌菌群组成相似 (表 1), 为子囊菌门最高 (Ascomycota, 59.47%—79.61%), 且远大于次优势菌群担子菌门 (Basidiomycota, 3.69%—5.11%), 其次是壶菌门 (Chytridiomycota, 1.91%—2.84%) 和球囊菌门 (Glomeromycota, 0.12%—

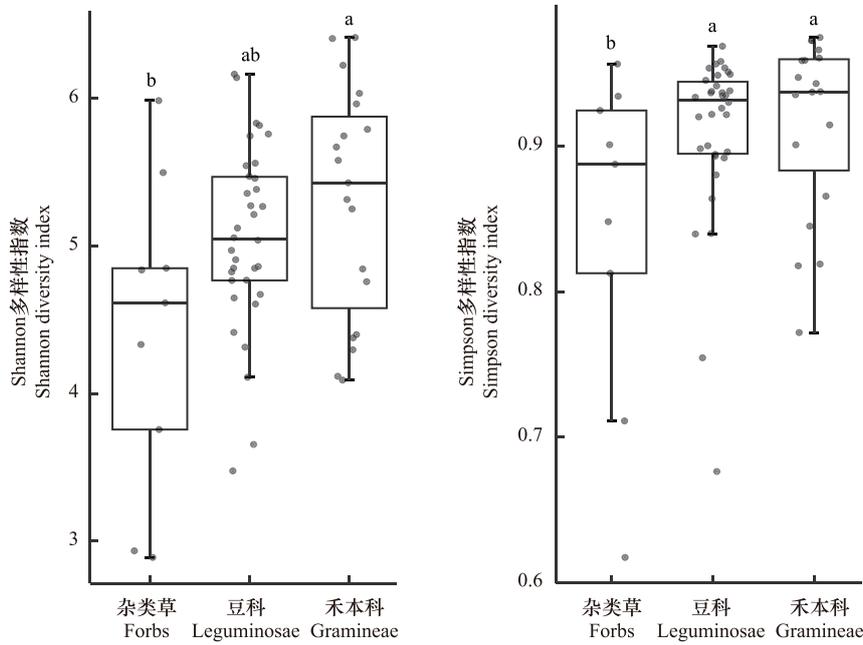


图1 不同功能群植物根际土壤真菌 α多样性指数

Fig.1 The α diversity index of fungal in rhizosphere soils among different functional types of vegetation 不同的小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平上存在显著差异

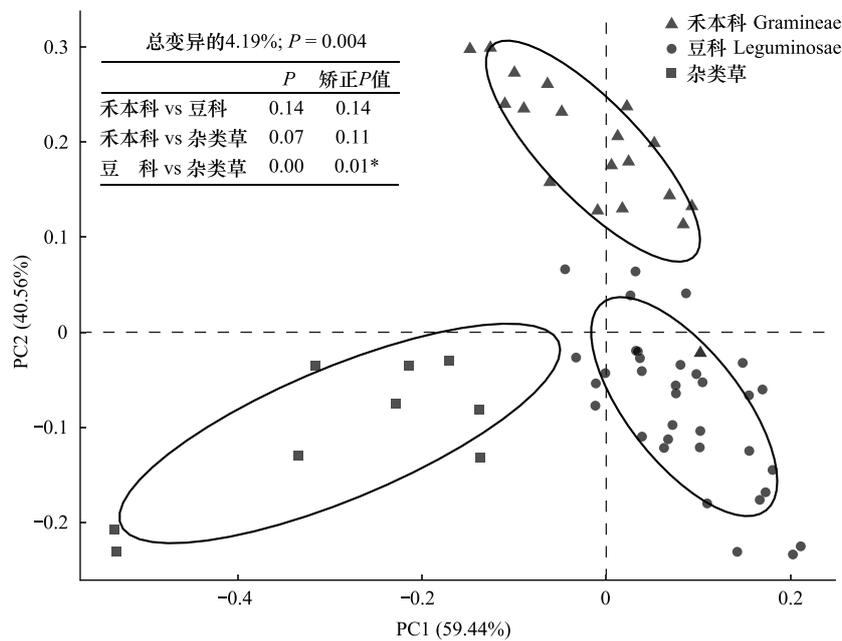


图2 不同功能群植物根际土壤真菌 Beta 多样性

Fig.2 The beta diversity in rhizosphere fungi of vegetation among different functional types PC: 主成分分析 Principal component analysis

0.45%)。禾本科子囊菌门的相对丰度最高,其次是豆科和杂类草,担子菌门相对丰度表现为豆科>禾本科>杂类草,但差异不显著。禾本科的球囊菌门相对丰度最高,显著高于杂类草($P < 0.05$) (表 1)。

属水平的真菌菌群排名前五(表 2)的依次是赤霉菌属(Gibberella),镰刀菌属(Fusarium),链格孢属

(*Alternaria*), 芽枝霉属 (*Cladosporium*) 和被孢霉属 (*Mortierella*)。丰度小于 1% 的稀有真菌属占总序列的 17.13%—26.45%, 未明确分类的真菌属 (*Unclassified*) 占总序列的 28.89%—50.06%。不同功能群植物间芽枝霉属 (*Cladosporium*) 的相对丰度存在显著差异 ($P < 0.05$), 豆科植物的芽枝霉属相对丰度最高, 显著高于杂类草。

表 1 真菌门水平物种相对丰度 (top5)/%

Table 1 Relative abundance of species at the level of phylum (top5)

功能群 Functional types	子囊菌门 Ascomycota	担子菌门 Basidiomycota	壶菌门 Chytridiomycota	球囊菌门 Glomeromycota	其他 Others
禾本科 Gramineae	79.61a	4.56a	2.84a	0.45a	12.54a
豆科 Leguminosae	77.24a	5.11a	2.02a	0.42 ab	15.22a
杂类草 Forbs	59.47a	3.69a	1.91a	0.12 b	34.82a

表中小写字母标注显著性差异, 同一列相同小写字母之间无显著性差异

表 2 真菌属水平物种相对丰度 (top5)/%

Table 2 Relative abundance of species at the level of genus (top5)

功能群 Functional types	赤霉菌属 Gibberella	镰刀菌属 Fusarium	链格孢属 Alternaria	芽枝霉属 Cladosporium	被孢霉属 Mortierella	其他 Others	未明确分类 Unclassified
禾本科 Gramineae	8.19a	5.12a	2.79a	2.48ab	3.86a	48.12a	29.45b
豆科 Leguminosae	10.16a	6.65a	5.25a	4.72a	4.32a	40.02ab	28.89b
杂类草 Forbs	6.04a	5.78a	2.51a	1.32b	2.44a	31.86b	50.06a

表中小写字母标注显著性差异, 同一列相同小写字母之间无显著性差异

土壤真菌功能型主要包括腐生菌、共生菌、病原菌、丛枝菌根真菌等。禾本科、豆科和杂类草在丛枝菌根真菌 (*Arbuscular mycorrhizal fungi*, AMF) 与土壤腐生菌 (*Soil saprotroph*) 相对丰度上存在显著差异 ($P < 0.05$), 禾本科最高, 显著高于杂类草 (图 3)。

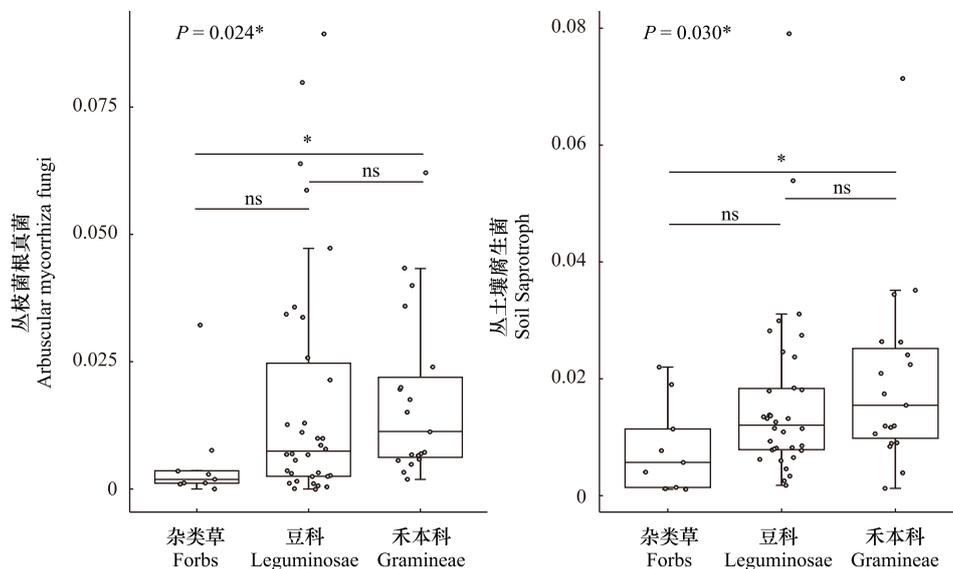


图 3 不同功能群植被根际土壤真菌功能型的相对丰度

Fig.3 The relative abundance of rhizosphere fungi functional types among different vegetation types

* 表示处理间差异达到 0.05 的显著水平, ns 表示无显著差异

2.3 不同功能群植物根际土壤真菌共现网络图分析

根际土壤真菌共现网络总节点数禾本科最多, 其次是豆科, 杂类草的节点数最少, 共现网络内参与互作的

真菌主要为子囊菌门和担子菌门。三个功能群植物的真菌分子生态网络边数为豆科>杂类草>禾本科,且均为负相关关系比例远低于正相关关系,其中禾本科真菌网络的负相关关系占比最高,其次是豆科和杂类草。三个真菌网络模块化指数呈现出禾本科>杂类草>豆科的趋势,数值均大于 0.4,表现出模块化轮廓。杂类草真菌网络模块数最多,存在更多独立的节点子集(表 3,图 4)。

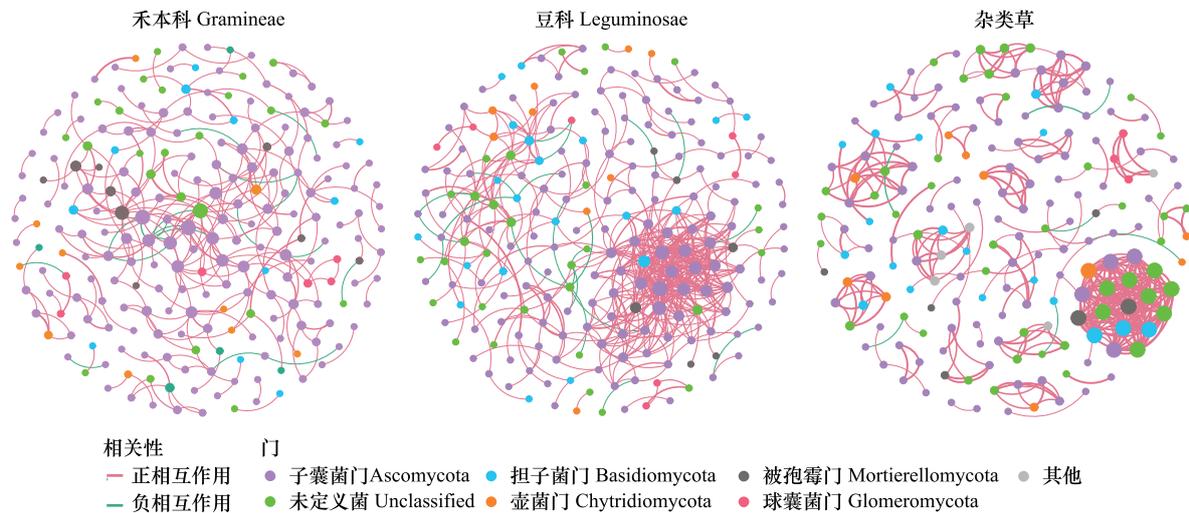


图 4 禾本科、豆科和杂类草的根际土壤真菌共现网络

Fig.4 Soil fungal co-occurrence network in the rhizosphere soils of plant type including Leguminosae, Gramineae, and Forbs

当相关性 $|R| > 0.6$, $P < 0.05$ 纳入分析,节点的大小与连接数成正比,不同颜色的点代表不同真菌门,红色和绿色连线分别表示正相关和负相关

表 3 不同功能群植物土壤真菌共现生态网络拓扑参数

Table 3 Topological parameters of soil fungi co-occurrence ecological network among different functional groups

网络拓扑参数 Network topology parameters	禾本科 Gramineae	豆科 Leguminosae	杂类草 Forbs
OTU 数 No. of original OTUs	394	360	312
节点数 Nodes number	226	219	186
边数 Edges number	273	507	361
正相关比例 Positive cor./%	93.04	95.86	98.06
负相关比例 Negative cor./%	6.96	4.14	1.94
平均度 Average degree	2.42	4.63	3.88
模块化指数 Modularity	0.83	0.55	0.81
模块数 No. clusters	36	21	52

Z_i - P_i 图(图 5)显示禾本科和豆科真菌网络中的关键物种比杂类草丰富,三个真菌网络均没有节点落入网络枢纽,大多数节点属于外围节点的类别。禾本科网络有 1 个模块枢纽和 61 个连接节点,共 62 个关键物种,主要包括子囊菌门、担子菌门和球囊菌门,32.2%的关键物种为腐生营养型真菌,其中模块枢纽 OTU4164 是子囊菌门 *Pleotrichocladium* 属物种,为腐生真菌。在豆科真菌网络中,检测到 2 个模块枢纽和 57 个连接节点,共 59 个关键物种,主要包括子囊菌门、担子菌门、球囊菌门等,38.9%关键物种为腐生营养型真菌,其中模块枢纽 OTU4198 是子囊菌门关节孢属(*Articulospora*)物种,为腐生营养型真菌。在杂类草网络中,检测到 37 个关键物种,均为连接节点,主要属于子囊菌门和担子菌门,有 18.9%的腐生营养型真菌。

根据模块内连通性(Z_i)和模块间连通性(P_i)的散点图确定每个 OTU 的拓扑作用,除外围节点(peripherals)外,网络枢纽(network hub)、模块枢纽(module hub)和连接节点(connector)三类节点都被归类为

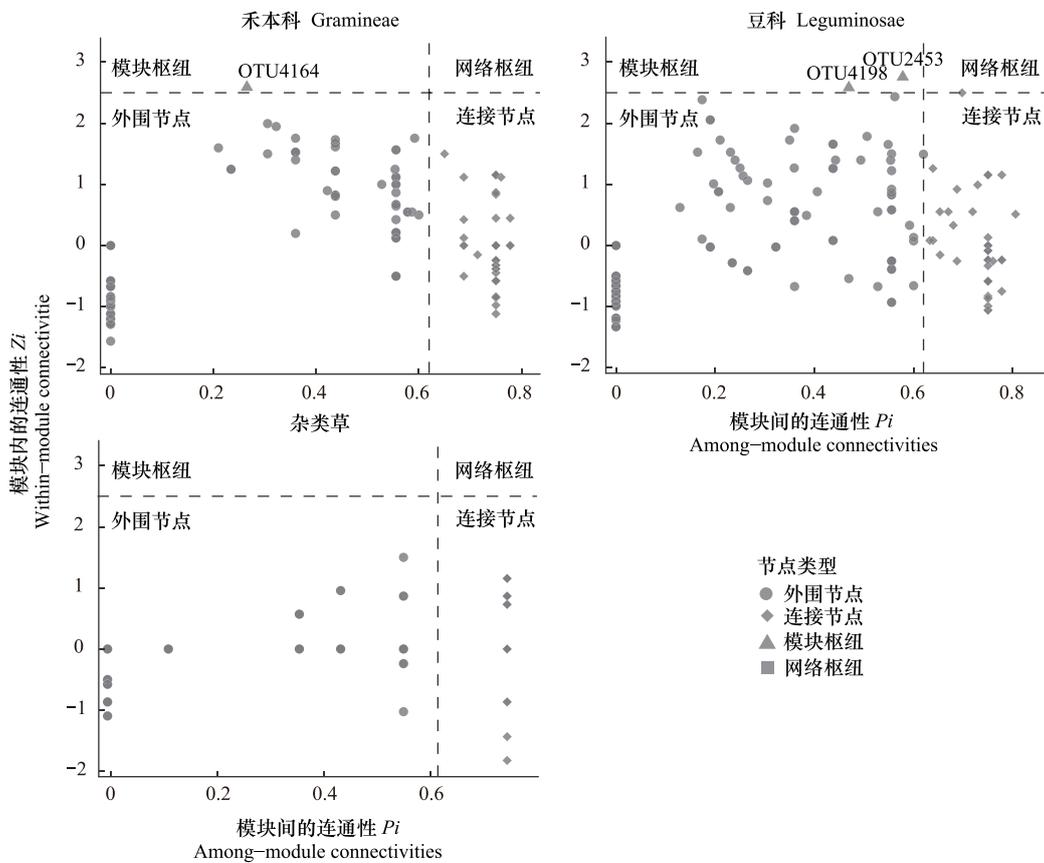


图5 基于 Zi (模块内的连通性) 和 Pi (模块间的连通性) 的不同功能群植物根际土壤真菌 OTUs 分布
 Fig.5 Distribution of OTUs of rhizosphere soils among different functional types based on Zi and Pi
 OTU: 分类操作单元

关键物种

2.4 根际土壤真菌与土壤理化因子的相关性分析

禾本科根际土壤的全氮、土壤含水量和铵态氮含量最高,豆科根际土壤的硝态氮含量最高,杂类草根际土壤的全碳、碳氮比及有效磷含量最高,三类植物根际土壤均为碱性土壤(表4)。不同功能群的植物根际土壤理化性质无显著差异($P>0.05$)。

表4 不同功能群植物的根际土壤理化性质

Table 4 Physicochemical properties of rhizosphere soils of vegetation among different functional types

功能群 Functional types	全氮 TN/ (g/kg)	全碳 TC/ (g/kg)	碳氮比 C/N ratio	含水量 SMC	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N/ (mg/kg)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/ (mg/kg)	有效磷 AP/ (mg/kg)	pH
禾本科 Gramineae	0.09±0.01a	1.94±0.28a	20.73±1.37a	0.20±0.02a	11.74±1.77a	11.67±1.74a	13.69±1.28a	7.66±0.08a
豆科 Leguminosae	0.08±0.01a	1.62±0.27a	18.74±0.95a	0.16±0.01a	10.09±1.41a	14.86±2.99a	16.56±3.30a	7.79±0.05a
杂类草 Forbs	0.08±0.02a	1.98±0.67a	20.82±2.56a	0.16±0.02a	9.77±1.48a	10.37±2.33a	24.54±8.24a	7.78±0.17a

表中数据为不同类型植物根际土壤理化性质的平均值±标准误 SE,同一列相同小写字母之间无显著性差异

真菌 Alpha 多样性与土壤理化因子的相关性分析(表5)表明,禾本科、豆科、杂类草三个功能群植物根际土壤真菌的 Shannon 指数、Simpson 多样性指数与土壤理化因子的相关性均不显著。

网络分析发现,禾本科真菌网络 53.23%的关键物种与土壤含水量、硝态氮含量和 pH 等土壤理化因子显著相关;豆科根际土壤真菌网络 50.85%的关键物种与碳氮比、有效磷、铵态氮和硝态氮含量等土壤理化因子显著相

关;杂类草真菌网络中有 16.22%的关键物种与铵态氮含量、碳氮比等土壤理化因子具有显著相关性(图 6)。

表 5 不同功能群植物真菌 Alpha 多样性指数与土壤理化因子相关性分析 P 值

Table 5 The P value of correlation analysis between alpha diversity index of fungal and physicochemical factors of vegetation among different functional types

功能群 Functional types	Alpha 多样性指数 Alpha diversity index	全氮 TN	全碳 TC	碳氮比 C/N ratio	含水量 SMC	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N	有效磷 AP	pH
禾本科	Shannon	0.52	0.95	0.59	0.72	0.72	0.40	0.34	0.97
Gramineae	Simpson	0.63	0.76	0.92	0.85	0.80	0.10	0.28	0.49
豆科	Shannon	0.14	0.21	0.56	0.43	0.67	0.80	0.29	0.48
Leguminosae	Simpson	0.29	0.15	0.82	0.27	0.16	0.80	0.91	1.00
杂类草	Shannon	0.61	0.43	0.41	0.64	0.55	0.86	0.46	0.55
Forbs	Simpson	0.46	0.52	0.58	0.46	0.52	0.83	0.26	0.52

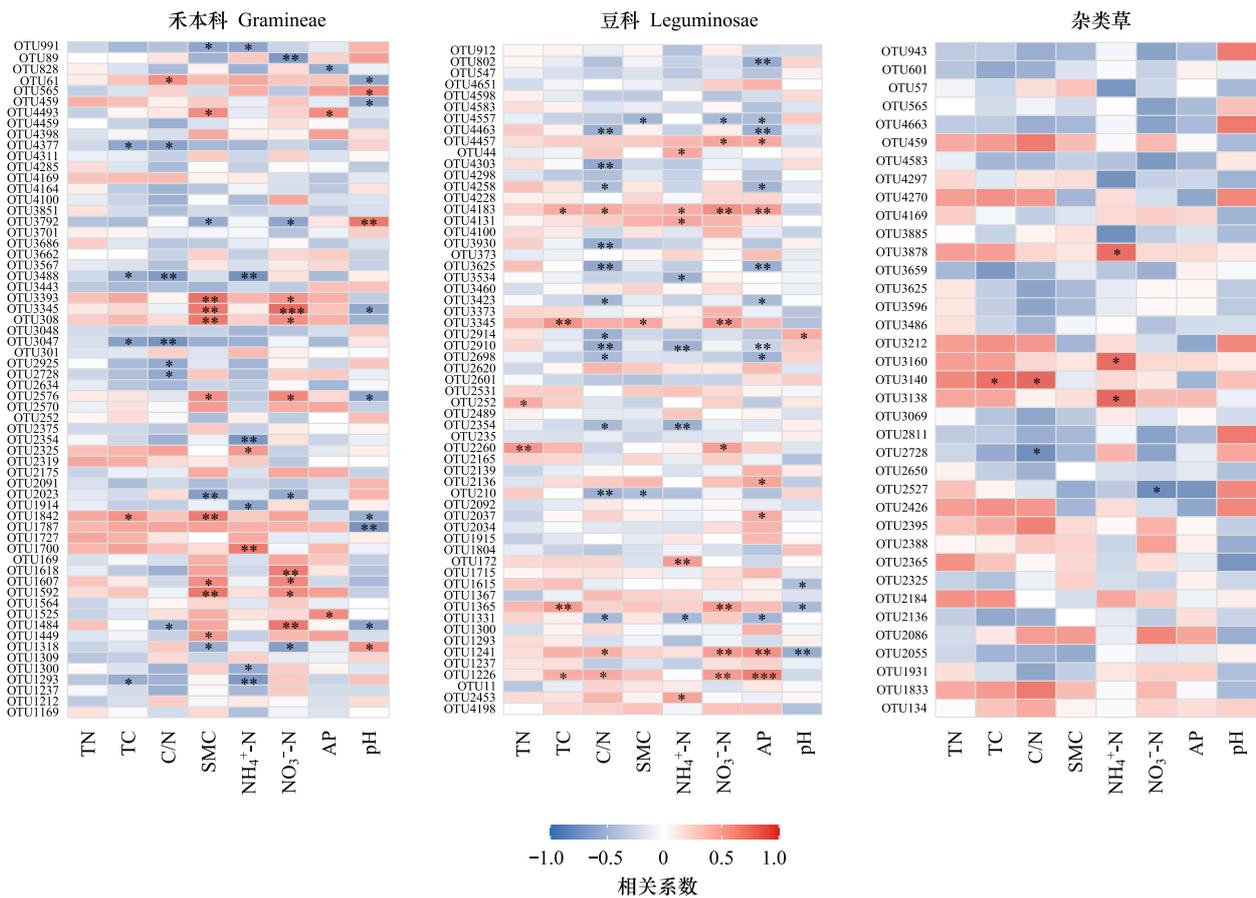


图 6 不同功能群植物根际土壤真菌网络中关键物种 (keystone) 与土壤理化因子的相关性

Fig.6 Correlation between keystones of fungal network and soil physicochemical factors of vegetation among different functional types

TN, 全氮; TC, 全碳; C/N, 碳氮比; SMC, 含水量; NH₄⁺-N, 铵态氮; NO₃⁻-N, 硝态氮; AP, 有效磷; 显著性: * 0.01 < P < 0.05, ** 0.001 < P < 0.01, *** P < 0.001

3 讨论

3.1 不同功能群植物根际土壤真菌多样性及群落组成差异

禾本科、豆科和杂类草根际土壤真菌 Shannon 和 Simpson 多样性指数存在显著差异,真菌群落组成和丰度

不同^[8],这可能与植物根系结构以及根系分泌物组成浓度的差异^[39-40]有关。禾本科植物具有广布的须根系,能够竞争性的吸收水分及营养元素,在生态系统的群落演替中发展速度较快。而豆科植物具有典型的直根系和细长的侧根,其根系常形成根瘤,具有生物固氮作用。子囊菌门具有较高的物种多样性和进化速度^[41],在全球土壤真菌群落中占主导地位^[42],对于干旱环境具有很强的适应性,内蒙古气候条件寒冷干旱,因而子囊菌成为优势菌群,子囊菌门多数为腐生真菌,在分解土壤有机质方面发挥着重要功能;担子菌门在降解高木质素含量的植物凋落物起着至关重要的作用^[43]。子囊菌门与担子菌门中也包含一些外生菌根真菌(Ectomycorrhizal fungi, ECMF)与植物根系形成互利共生关系,对氮磷循环起重要作用^[44]。子囊菌门和担子菌门是排土场真菌群落中的优势菌群。本研究中球囊菌门主要包括 AMF 和一些功能不明确的真菌,AMF 能够与大约三分之二的陆生植物形成丛枝菌根共生体^[44-46],在植物生长和克服环境胁迫过程中发挥着重要作用。植物根系通过分泌各种有机和无机物来招募微生物^[47-48],AMF 具有一定的宿主植物选择性,禾本科和豆科植物是 AMF 重要载体,而杂类草中十字花科,如油菜的根系分泌物缺乏具有信号识别功能的类黄酮物质^[49-51],很少或无法与 AMF 共生^[52];而藜科的灰菜能分泌降低 AMF 侵染的物质^[50],不能或很少定殖 AMF。AMF 利用宿主植物光合作用固定的碳,同时 AMF 协助植物交换土壤中的水分和养分^[52]、促进土壤有机磷及其他矿质营养元素的矿化^[53-54],因此是排土场生态恢复中植物适应环境的关键真菌类群。

3.2 不同功能群植物的根际土壤真菌共现网络特征与稳定性

网络分析用于探索真菌类群之间的联系,识别潜在的物种相互作用^[55],微生物相互作用的变化导致网络结构的改变^[56],塑造微生物群落^[57]。本研究发现,禾本科、豆科和杂类草的真菌网络不同。他们网络边数不同,说明不同功能群植被根际真菌群落间潜在相互作用有明显差异。真菌群落的稳定性与网络负相关比例密切相关^[58-59],竞争抑制正反馈循环^[60],有利于提高网络的稳定性^[60-62]。网络负相关比例低时,则群落组成不稳定^[60],真菌网络平均度低表明网络间呈弱相互作用^[63],物种间的弱相互作用通常会促进稳定性^[60]。在我们的研究中,禾本科根际真菌生态网络的负相关比例最高,网络平均度最低(表 3),可见禾本科真菌网络稳定性最高,其次是豆科,而杂类草真菌网络稳定性最低。本研究中杂类草网络稳定性低,可能是由于其较低的真菌多样性。多样性降低导致微生物相互作用发生改变,从而影响微生物网络,有研究表明,生物多样性的丧失导致生态系统稳定性降低^[64]。微生物生态位偏好影响微生物共现网络模式的形成^[65],在共生网络中,模块可以可视化不同的生态位^[66],表示微生物之间的相互作用或生态位共享^[67-68]。禾本科真菌群落共生网络的模块化指数最大,表明禾本科真菌更宽的生态位和更强的生态位分化,并伴随着较弱的种间相互作用^[69],这在一定程度上解释了禾本科具有更高的真菌 Alpha 多样性。微生物的网络模块具有功能意义^[70],特定模块可以完成特定生态系统功能。模块检测^[71]进一步表明,禾本科模块性最高,模块之间既相互联系又相互独立,因此,禾本科植物根际土壤真菌网络对干扰具有较高抵抗性;豆科网络模块性最低模块数最少,OTUs 之间的跨模块关联更为普遍,网络中真菌关联更紧密,这表明豆科植物根际真菌群落具有集中的特点^[72];而杂类草网络模块数最多,模块之间相对独立,模块内部物种的相互作用比群落的其他部分更加频繁和密集,内部信息流动资源传输更高效。

3.3 不同功能群植被根际土壤真菌关键物种的响应格局

关键物种在调节网络稳定性^[73]、网络相互作用及相关代谢过程具有重要作用^[37],关键物种可能是影响微生物群落相互作用及土壤性质的重要因素。真菌共生网络中禾本科与豆科的关键物种与土壤硝态氮、铵态氮含量及碳氮比等土壤理化因子具有显著相关性(图 6),这与氮是微生物互作的主要贡献因素有关^[74]。禾本科真菌网络关键物种与土壤含水量为正相关关系,而土壤含水量的适当增加能够提高微生物活性^[75]。说明排土场土壤氮含量和含水量可能是禾本科和豆科关键真菌物种组成的主要决定因素,而随着土壤氮含量和含水量的改变,禾本科和豆科根际真菌关键物种组成将发生改变。禾本科与豆科根际土壤真菌网络的关键物种主要是由子囊菌门、担子菌门、球囊菌门组成,30%以上关键物种功能为腐生营养型,在有机质分解等方面起着重要作用,促进植物吸收养分。杂类草根际土壤真菌网络的关键物种主要是子囊菌门和担子菌门,功能

未知的真菌占比约 70%,需要进一步的验证。由于缺乏关于真菌功能的相关数据资料,难以确定本研究中参与网络模块的关键物种的具体生态功能,因此未来的研究应加强理解共生网络内关键物种的相互作用、生态功能及其对土壤的塑造。

4 结论

研究表明,禾本科、豆科和杂类草三个功能群植被根际土壤真菌多样性以及群落组成有显著差异,土壤真菌 Shannon、Simpson 多样性指数及球囊菌门相对丰度在禾本科中最高,显著高于杂类草。特定的微生物与植物物种相关,丛枝菌根真菌(AMF)的组成差异取决于植物物种特性、根系分泌物的数量及质量差异以及真菌群落相互作用等多重因素的影响。网络分析结果表明禾本科根际土壤真菌网络更加稳定,其次是豆科,且禾本科和豆科网络关键物种更丰富。禾本科根际土壤真菌网络的关键物种与土壤含水量、硝态氮、土壤 pH 等具有显著相关性,豆科真菌网络的关键物种与土壤碳氮比、有效磷含量、铵态氮等显著相关,杂类草真菌网络的关键物种与硝态氮、碳氮比等显著相关,与养分循环过程密切相关。因此禾本科根际土壤真菌群落相对更稳定,适合作为植被修复的主要物种,在矿区生态恢复物种选择中应该受到重视。

参考文献(References):

- [1] 孙杰,陈美英,唐朝苗,郑翠. 我国煤炭资源勘查现状跟踪研究. 中国煤炭地质, 2017, 29(11): 1-8.
- [2] 吴翔平,周国驰,杨卓,冯嘉懿,江新奇,付合英,朱宴南,佟佳庆,李文海,赵亮,张涵羽,王志超,田野. 高寒地区煤矿排土场植被恢复研究——以内蒙古扎哈淖尔煤矿为例. 生态学报, 2022, 42(24): 10088-10097.
- [3] 俞龙生,李卫,许铭宇,林泽帆. 赤霉素浸种对 2 种矿区修复先锋植物种子萌发和幼苗生长的影响. 生态环境学报, 2022, 31(11): 2225-2233.
- [4] 于爽,朱月,徐长友,刘永杰,曾利学,曲来叶. 内蒙古高寒露天煤矿排土场植被恢复研究. 西北植物学报, 2023, 43(7): 1208-1217.
- [5] 李青峰,郭小平,万亚俊,薛心悦,苏瑞东. 荒漠煤矿区排土场生态修复工程技术模式评价. 中国水土保持科学, 2022, 20(6): 94-108.
- [6] 乔文静,戴银月,张伟,付淑月,杨改河,韩新辉,陈正兴,高德新,冯永忠. 黄土丘陵区撂荒恢复过程中植物群落组成与土壤养分及酶活性变化的关系. 环境科学, 2018, 39(12): 5687-5698.
- [7] Sun L J, Tsujii Y, Xu T L, Han M G, Li R, Han Y F, Gan D Y, Zhu B. Species of fast bulk-soil nutrient cycling have lower rhizosphere effects: a nutrient spectrum of rhizosphere effects. *Ecology*, 2023, 104(4): e3981.
- [8] Gong X W, Feng Y, Dang K, Jiang Y, Qi H, Feng B L. Linkages of microbial community structure and root exudates: Evidence from microbial nitrogen limitation in soils of crop families. *Science of the Total Environment*, 2023, 881: 163536.
- [9] Zhang B G, Zhang J, Liu Y, Shi P, Wei G H. Co-occurrence patterns of soybean rhizosphere microbiome at a continental scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 118: 178-186.
- [10] 陈秀波,朱德全,赵晨晨,张路路,陈立新,段文标. 不同林型红松林土壤真菌群落组成和多样性. 土壤学报, 2019, 56(5): 1221-1234.
- [11] Chang Y Y, Chen F, Zhu Y F, You Y N, Cheng Y J, Ma J. Influence of revegetation on soil microbial community and its assembly process in the open-pit mining area of the Loess Plateau, China. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 992816.
- [12] Fraç M, Hannula S E, Belka M, Jędryczka M. Fungal biodiversity and their role in soil health. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 707.
- [13] Wang G Z, Schultz P, Tipton A, Zhang J L, Zhang F S, Bever J D. Soil microbiome mediates positive plant diversity-productivity relationships in late successional grassland species. *Ecology Letters*, 2019, 22(8): 1221-1232.
- [14] Jiang Y J, Luan L, Hu K J, Liu M Q, Chen Z Y, Geisen S, Chen X Y, Li H X, Xu Q S, Bonkowski M, Sun B. Trophic interactions as determinants of the arbuscular mycorrhizal fungal community with cascading plant-promoting consequences. *Microbiome*, 2020, 8(1): 142.
- [15] Tedersoo L, Bahram M, Pölme S, Kõljalg U, Yorou N S, Wijesundera R, Ruiz L V, Vasco-Palacios A M, Thu P Q, Suija A, Smith M E, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Pöldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Pärtel K, Otsing E, Nohra E, Njouonkou A L, Nilsson R H, Morgado L N, Mayor J, May T W, Majuakim L, Lodge D J, Lee S S, Larsson K H, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel T W, Harend H, Guo L D, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, De Kesel A, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley F Q, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K. Fungal biogeography. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 2014, 346(6213): 1256688.
- [16] Crowther T W, van den Hoogen J, Wan J, Mayes M A, Keiser A D, Mo L, Averill C, Maynard D S. The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 2019, 365(6455): eaav0550.
- [17] Falkowski P G, Fenchel T, Delong E F. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. *Science*, 2008, 320(5879): 1034-1039.
- [18] Whalen E D, Lounsbury N, Geyer K, Anthony M, Morrison E, van Diepen L T A, Le Moine J, Nadelhoffer K, vanden Enden L, Simpson M J, Frey S D. Root control of fungal communities and soil carbon stocks in a temperate forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 161: 108390.

- [19] Wang Y, Wang J M, Qu M J, Shao S, Li J W. Soil fungal guilds as important integrators linking plant richness and carbon, nitrogen and phosphorus stocks in oasis-desert ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 177: 108930.
- [20] Peay K G, Kennedy P G, Talbot J M. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(7): 434-447.
- [21] Schlatter D C, Kahl K, Carlson B, Huggins D R, Paulitz T. Fungal community composition and diversity vary with soil depth and landscape position in a no-till wheat-based cropping system. *FEMS Microbiology Ecology*, 2018, 94(7): 10.1093/femsec/fiy098.
- [22] Zhang Y, Cao H Y, Zhao P S, Wei X S, Ding G D, Gao G L, Shi M C. Vegetation restoration alters fungal community composition and functional groups in a desert ecosystem. *Frontiers in Environmental Science*, 2021, 9: 589068.
- [23] 杨漫, 朱月, 徐长友, 刘永杰, 曾利学, 曲来叶. 通辽露天煤矿排土场恢复初期土壤碳组分变化及影响因素. *环境工程学报*, 2023, 17(10): 3400-3407.
- [24] 任世杰, 宋朝阳, 林长存, 刘思奇, 刘涛, 张雪梅, 纪宝明. 西藏高寒草原湿润度梯度下植物群落特征空间格局及其驱动因子. *生态学报*, 2024, 44(5): 1996-2007.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [26] Toju H, Tanabe A S, Yamamoto S, Sato H. High-coverage ITS primers for the DNA-based identification of ascomycetes and basidiomycetes in environmental samples. *PLoS One*, 2012, 7(7): e40863.
- [27] Chen S F, Zhou Y Q, Chen Y R, Gu J. Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics*, 2018, 34(17): i884-i890.
- [28] Magoč T, Salzberg S L. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics*, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [29] Edgar R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [30] Stackebrandt E, Goebel B M. Taxonomic note: a place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 1994, 44(4): 846-849.
- [31] Bastian M, Heymann S, Jacomy M. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. *Proceedings of the International AAAI Conference on Web and Social Media*, 2009, 3(1): 361-362.
- [32] Deng Y, Jiang Y H, Yang Y F, He Z L, Luo F, Zhou J Z. Molecular ecological network analyses. *BMC Bioinformatics*, 2012, 13: 113.
- [33] Newman M E J. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(23): 8577-8582.
- [34] Olesen J M, Bascompte J, Dupont Y L, Jordano P. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(50): 19891-19896.
- [35] Shi S J, Nuccio E E, Shi Z J, He Z L, Zhou J Z, Firestone M K. The interconnected rhizosphere: High network complexity dominates rhizosphere assemblages. *Ecology Letters*, 2016, 19(8): 926-936.
- [36] Han Z Q, Xu P S, Li Z T, Lin H Y, Zhu C, Wang J Y, Zou J W. Microbial diversity and the abundance of keystone species drive the response of soil multifunctionality to organic substitution and biochar amendment in a tea plantation. *GCB Bioenergy*, 2022, 14(4): 481-495.
- [37] Lan Y H, Zhang H, He Y Q, Jiang C Y, Yang M, Ye S M. Legume-bacteria-soil interaction networks linked to improved plant productivity and soil fertility in intercropping systems. *Industrial Crops and Products*, 2023, 196: 116504.
- [38] Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York, NY: Springer New York, 2009.
- [39] Bais H P, Walker T S, Schweizer H P, Vivanco J M. Root specific elicitation and antimicrobial activity of rosmarinic acid in hairy root cultures of *Ocimum basilicum*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2002, 40(11): 983-995.
- [40] Williams A, de Vries F T. Plant root exudation under drought: implications for ecosystem functioning. *The New Phytologist*, 2020, 225(5): 1899-1905.
- [41] Wang H Y, Guo S Y, Huang M R, Thorsten L H, Wei J C. Ascomycota has a faster evolutionary rate and higher species diversity than Basidiomycota. *Science China Life Sciences*, 2010, 53(10): 1163-1169.
- [42] Egidì E, Delgado-Baquerizo M, Plett J M, Wang J T, Eldridge D J, Bardgett R D, Maestre F T, Singh B K. A few Ascomycota taxa dominate soil fungal communities worldwide. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 2369.
- [43] Guo J J, Liu W B, Zhu C, Luo G W, Kong Y L, Ling N, Wang M, Dai J Y, Shen Q R, Guo S W. Bacterial rather than fungal community composition is associated with microbial activities and nutrient-use efficiencies in a paddy soil with short-term organic amendments. *Plant and Soil*, 2018, 424(1): 335-349.
- [44] Helgason T, Fitter A H. Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota). *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(9): 2465-2480.
- [45] Govindarajulu M, Pfeffer P E, Jin H R, Abubaker J, Douds D D, Allen J W, Bücking H, Lammers P J, Shachar-Hill Y. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 2005, 435(7043): 819-823.
- [46] Meier S, Borie F, Bolan N, Cornejo P. Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2012, 42(7): 741-775.
- [47] Santoyo G. How plants recruit their microbiome? New insights into beneficial interactions. *Journal of Advanced Research*, 2022, 40: 45-58.
- [48] Sasse J, Martinoia E, Northen T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? *Trends in Plant Science*, 2018, 23(1): 25-41.
- [49] 董昌金, 赵斌. 类黄酮物质 apigenin 和 daidzein 诱导 AM 真菌侵染十字花科植物芥菜. *科学通报*, 2004, 49(10): 953-960.
- [50] 卢彦琦, 常社霞, 邢红霞, 李焱, 许春景, 王正. 矿区植物与丛枝菌根真菌共生效应. *北方园艺*, 2015(5): 78-82.

- [51] Buee M, Rossignol M, Jauneau A, Ranjeva R, Bécard G. The pre-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. *Molecular Plant-Microbe Interactions*; MPMI, 2000, 13(6): 693-698.
- [52] Genre A, Lanfranco L, Perotto S, Bonfante P. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 649-660.
- [53] Jiang F Y, Zhang L, Zhou J C, George T S, Feng G. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying bacteria along their extraradical hyphae. *The New Phytologist*, 2021, 230(1): 304-315.
- [54] Zhang L, Zhou J C, George T S, Limpens E, Feng G. Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(4): 402-411.
- [55] Barberán A, Bates S T, Casamayor E O, Fierer N. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. *The ISME Journal*, 2012, 6(2): 343-351.
- [56] Röttgers L, Faust K. From hairballs to hypotheses-biological insights from microbial networks. *FEMS Microbiology Reviews*, 2018, 42(6): 761-780.
- [57] Zhang R F, Vivanco J M, Shen Q R. The unseen rhizosphere root-soil-microbe interactions for crop production. *Current Opinion in Microbiology*, 2017, 37: 8-14.
- [58] Danczak R E, Johnston M D, Kenah C, Slattery M, Wilkins M J. Microbial community cohesion mediates community turnover in unperturbed aquifers. *mSystems*, 2018, 3(4): e00066-e00018.
- [59] Luo S, Png G K, Ostle N J, Zhou H K, Hou X Y, Luo C L, Quinton J N, Schaffner U, Sweeney C, Wang D J, Wu J H, Wu Y W, Bardgett R D. Grassland degradation-induced declines in soil fungal complexity reduce fungal community stability and ecosystem multifunctionality. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 176: 108865.
- [60] Coyte K Z, Schluter J, Foster K R. The ecology of the microbiome: Networks, competition, and stability. *Science*, 2015, 350(6261): 663-666.
- [61] Chen H, Wang Y Y, Chen Z, Wu Z Q, Chu X Y, Qing S Q, Xu L Q, Yang K, Meng Q, Cheng H N, Zhan W H, Wang Y G, Zhou H B. Effects of salinity on anoxic-oxic system performance, microbial community dynamics and co-occurrence network during treating wastewater. *Chemical Engineering Journal*, 2023, 461: 141969.
- [62] de Vries F T, Griffiths R I, Bailey M, Craig H, Girlanda M, Gweon H S, Hallin S, Kaisermann A, Keith A M, Kretschmar M, Lemanceau P, Lumini E, Mason K E, Oliver A, Ostle N, Prosser J I, Thion C, Thomson B, Bardgett R D. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3033.
- [63] Ma B, Wang H Z, Dsouza M, Lou J, He Y, Dai Z M, Brookes P C, Xu J M, Gilbert J A. Geographic patterns of co-occurrence network topological features for soil microbiota at continental scale in Eastern China. *The ISME Journal*, 2016, 10(8): 1891-1901.
- [64] Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, Kuramae E E, van der Heijden M G A. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nature Communications*, 2019, 10: 4841.
- [65] Ma B, Wang Y L, Ye S D, Liu S, Stirling E, Gilbert J A, Faust K, Knight R, Jansson J K, Cardona C, Röttgers L, Xu J M. Earth microbial co-occurrence network reveals interconnection pattern across microbiomes. *Microbiome*, 2020, 8(1): 82.
- [66] Zhang B G, Zhang J, Liu Y, Guo Y Q, Shi P, Wei G H. Biogeography and ecological processes affecting root-associated bacterial communities in soybean fields across China. *Science of the Total Environment*, 2018, 627: 20-27.
- [67] Berry D, Widder S. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 219.
- [68] Hernandez D J, David A S, Menges E S, Searcy C A, Afkhami M E. Environmental stress destabilizes microbial networks. *The ISME Journal*, 2021, 15(6): 1722-1734.
- [69] Gan H Y, Li X C, Wang Y L, Lü P P, Ji N N, Yao H, Li S, Guo L D. Plants play stronger effects on soil fungal than bacterial communities and co-occurrence network structures in a subtropical tree diversity experiment. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10(3): e0013422.
- [70] Fan K K, Delgado-Baquerizo M, Guo X S, Wang D Z, Wu Y Y, Zhu M, Yu W, Yao H Y, Zhu Y G, Chu H Y. Suppressed N fixation and diazotrophs after four decades of fertilization. *Microbiome*, 2019, 7(1): 143.
- [71] Tan L, Zeng W A, Xiao Y S, Li P F, Gu S S, Wu S L, Zhai Z G, Feng K, Deng Y, Hu Q L. Fungi-bacteria associations in wilt diseased rhizosphere and endosphere by interdomain ecological network analysis. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 722626.
- [72] Tao J M, Meng D L, Qin C, Liu X D, Liang Y L, Xiao Y H, Liu Z H, Gu Y B, Li J, Yin H Q. Integrated network analysis reveals the importance of microbial interactions for maize growth. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2018, 102(8): 3805-3818.
- [73] Ye Z C, Li J, Wang J, Zhang C, Liu G B, Dong Q G. Diversity and co-occurrence network modularization of bacterial communities determine soil fertility and crop yields in arid fertigation agroecosystems. *Biology and Fertility of Soils*, 2021, 57(6): 809-824.
- [74] Peng J J, Oladele O, Song X T, Ju X T, Jia Z J, Hu H W, Liu X J, Bei S K, Ge A H, Zhang L M, Cui Z L. Opportunities and approaches for manipulating soil-plant microbiomes for effective crop nitrogen use in agroecosystems. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2022: 333-343.
- [75] 朱义族, 李雅颖, 韩继刚, 姚槐应. 水分条件变化对土壤微生物的影响及其响应机制研究进展. *应用生态学报*, 2019, 30(12): 4323-4332.