

DOI: 10.20103/j.stxb.202409122213

李劲, 程铭昊, 张溢, 刘峰, 姜庆虎, 叶基荣, 陈展, 张于光. 神农架国家公园不同植被类型土壤微生物群落结构及功能. 生态学报, 2025, 45(10): 4842-4854.

Li J, Cheng M H, Zhang Y, Liu F, Jiang Q H, Ye J R, Chen Z, Zhang Y G. Soil microbial community structure and function under different vegetation types in Shennongjia National Park. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(10): 4842-4854.

神农架国家公园不同植被类型土壤微生物群落结构及功能

李 劲¹, 程铭昊¹, 张 溢¹, 刘 峰², 姜庆虎², 叶基荣³, 陈 展¹, 张于光^{1,*}

1 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 生物多样性保护国家林业和草原局重点实验室, 北京 100091

2 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074

3 云南大学国际河流与生态安全研究院, 昆明 650500

摘要: 探究不同植被类型下土壤微生物的群落与功能差异对于理解土壤生态功能具有重要的科学意义, 有助于揭示植被与土壤微生物群落间的相互作用机制。在神农架国家公园选择海拔相近、分布广泛且受到人类活动干扰较少华山松 (*Pinus armandii*) 为优势树种的针叶林和以锐齿槲栎 (*Quercus aliena* var. *acuteserrata*) 为优势树种的落叶阔叶林, 基于高通量测序技术研究不同植被类型对土壤微生物的影响。结果表明: (1) 不同植被类型下, 土壤细菌优势门类中芽孢杆菌门、放线菌门和酸杆菌门, 以及土壤真菌优势门类子囊菌门和担子菌门的相对丰度均存在显著差异 ($P < 0.05$); 华山松林的土壤真菌 Shannon 指数显著高于锐齿槲栎林 ($P < 0.05$)。 (2) 功能预测显示微生物功能群相对丰度存在较大差异, 其中华山松林土壤中化能异养型等功能群相对丰度显著高于锐齿槲栎林 ($P < 0.001$), 而固氮功能群相对丰度显著低于锐齿槲栎林 ($P < 0.05$); 华山松林土壤的植物腐生菌和木材腐生菌相对丰度显著高于锐齿槲栎林 ($P < 0.001$), 而外生菌根的相对丰度显著低于锐齿槲栎林 ($P < 0.001$)。 (3) 分子生态网络分析表明, 锐齿槲栎林的土壤细菌和真菌群落在网络节点、连接数、平均度数和模块度方面均高于华山松林。 (4) Partial Mantel 分析表明, 土壤速效磷和植物 Shannon 指数对土壤细菌群落影响最大 ($P < 0.01$), 而植物 Shannon 指数和物种丰富度对土壤真菌群落影响最大 ($P < 0.01$), 细菌和真菌的功能群最大影响因子是土壤 pH ($P < 0.001$); 偏最小二乘路径模型 (PLS-PM) 结果表明, 土壤 pH 可能通过影响速效磷、全氮、有机碳等土壤养分, 进而影响植物 Shannon 指数和物种丰富度。因此, 不同植被类型对土壤微生物的群落结构和功能存在显著影响, 主要受土壤 pH、速效磷和植物多样性的影响, 本研究结果对深入理解森林生态系统中植物-土壤-微生物的互作机制提供重要依据。

关键词: 优势树种; 土壤微生物群落结构; 功能预测; 分子生态网络分析; 影响因素

Soil microbial community structure and function under different vegetation types in Shennongjia National Park

LI Jin¹, CHENG Minghao¹, ZHANG Yi¹, LIU Feng², JIANG Qinghu², YE Jirong³, CHEN Zhan¹, ZHANG Yuguang^{1,*}

1 Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Biodiversity Conservation, State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China

2 Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China

3 Institute of International Rivers and Eco-security, Yunnan University, Kunming 650500, China

Abstract: Exploring the variations of soil microbial community structure and function under different vegetation types is of

基金项目: 神农架国家公园本底资源综合调查研究项目 (SNJNP2023010); 神农架金丝猴保育生物学湖北省重点实验室开放课题基金 (SNJGKL2023010)

收稿日期: 2024-09-12; 网络出版日期: 2025-03-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yugzhang@sina.com.cn

great scientific significance for understanding soil ecological functions, and helps to reveal the interaction mechanism between vegetation and soil microbial communities. In this study, two typical vegetation types were selected with similar altitude, wide distribution, and less interference from human activities in Shennongjia National Park, including coniferous forest dominated by *Pinus armandii* and deciduous broad-leaved forest dominated by *Quercus aliena* var. *acuteserrata*, and analyzed the effects of different vegetation types on soil microorganisms based on high-throughput sequencing and molecular ecological network analysis techniques. The study results indicated that: (1) There were significant variations in the relative abundance of dominant soil bacterial phyla, including Bacillota, Actinobacteria, and Acidobacteria, among different vegetation types ($P < 0.05$). Similarly, significant variations were observed in the relative abundances of the dominant soil fungal phyla, Ascomycota and Basidiomycota, across vegetation types ($P < 0.05$). Additionally, the soil fungal Shannon index in *P. armandii* forests being markedly higher than in *Q. aliena* forests ($P < 0.05$). (2) Functional prediction of the soil microbial communities showed that the relative abundance of soil chemoheterotrophic bacteria was significantly higher in *P. armandii* forest soils compared to *Q. aliena* forests ($P < 0.001$), while the relative abundance of soil nitrogen-fixing bacteria was significantly lower ($P < 0.05$). In the fungal communities of *P. armandii* forests, the relative abundance of plant saprotrophs and wood saprotrophs was significantly higher ($P < 0.001$), whereas the relative abundance of ectomycorrhizal fungi was significantly lower ($P < 0.001$). (3) Molecular ecological network analysis indicated that the soil microbial community in *Q. aliena* forests had higher network total nodes, total links, average degree, and modularity compared to *P. armandii* forests. (4) Partial Mantel tests revealed that soil available phosphorus and the Shannon index of plant diversity exerted the strongest influence on soil bacterial communities ($P < 0.01$), whereas the plant Shannon index and species richness had the most significant influence on soil fungal communities ($P < 0.01$). Soil pH had the greatest influence on both bacterial and fungal functional groups ($P < 0.001$). Partial least squares path modeling (PLS-PM) results indicated that soil pH might indirectly influence the plant Shannon index and species richness by affecting soil nutrients such as available phosphorus, total nitrogen, and organic carbon, which in turn influence microbial Shannon index and species richness ($P < 0.05$). In conclusion, this study demonstrates significant differences in soil microbial community structure and function between different vegetation types, primarily driven by soil pH, available phosphorus, and plant diversity. These findings have important implications for understanding the plant-soil-microbe interaction mechanisms in forest ecosystems.

Key Words: dominant tree species; soil microbial community structure; functional prediction; molecular ecological network; influencing factors

土壤微生物是生态系统的重要组成部分,通过参与养分循环、分解有机物和碳固定等过程,对生态系统的结构和功能发挥着重要作用^[1]。地上植物通过根系分泌物、凋落物以及影响土壤条件等途径,与地下微生物相互作用,显著影响土壤微生物群落的组成和功能^[2-5]。土壤微生物群落及其功能在维持和调节森林生态系统稳定性中扮演着关键角色^[6],不同植被类型通过改变土壤理化性质,进而驱动土壤微生物群落的结构和功能^[7]。探究这些差异对于理解不同植被类型对土壤生态功能的影响具有重要的科学意义,有助于揭示植被与土壤微生物群落间的相互作用机制。在研究不同植被类型对土壤微生物群落的影响时,土壤 pH 被认为是决定微生物群落组成的重要环境因素^[8]。氮和磷作为植物和微生物生长的限制性养分,不同植被类型的土壤中氮磷含量的差异显著影响微生物群落结构^[9-11],例如朱萍等研究认为土壤全磷和有效磷是影响昆嵛山赤松林与麻栎林土壤细菌群落的重要环境因子^[12]。Deng 等研究发现灌木清除显著改变了落叶松林和白桦林的土壤微生物群落结构,其中土壤全氮、全磷和速效磷在这一过程中起到了关键作用^[13]。优势树种是森林植被组成和结构的重要驱动因素,通过改变凋落物产量、根系分泌物以及土壤理化特性等因素影响土壤微生物群落^[14-15]。

神农架国家公园位于湖北省神农架林区,其独特的地理和气候条件孕育了丰富的生物资源,拥有世界中纬度地区唯一保存完好的亚热带森林生态系统,是我国生物多样性保护的关键区域之一,该区域分布有典型的垂直山地生态系统和植被类型。以锐齿槲栎为优势种的阔叶林和以华山松为优势种的针叶林是神农架国家公园中分布最广、受人类活动干扰较少的典型植被类型^[16-17],为开展植被类型变化对土壤微生物的影响等研究提供了理想的场所。随着高通量测序技术和生物信息学方法的发展,特别是分子生态网络等方法的应用,根据网络拓扑结构来揭示微生物物种间的相互作用关系,为深入理解土壤微生物的群落结构及其对生态系统功能的影响提供了新视角^[18]。为了尽可能减少环境因素对土壤微生物的影响,本研究以神农架国家公园相近海拔的成熟华山松为优势树种的针叶林和以锐齿槲栎为优势树种的落叶阔叶林为例,利用高通量测序、功能预测、分子生态网络和多元统计分析等方法,旨在比较分析不同植被类型对土壤微生物群落结构、功能和分子网络关系的影响,有助于揭示森林生态系统植被与土壤微生物群落间的相互作用机制,为该地区森林生态系统稳定性的维护提供理论基础。基于上述分析,提出了以下科学问题:(i)在相近海拔下不同优势树种的植被类型的土壤微生物群落组成和功能群是否存在差异?(ii)不同植被类型的土壤微生物网络结构是否存在差异?(iii)土壤微生物群落及其功能群与哪些环境因子存在显著相关性?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于神农架国家公园,属北亚热带向暖温带过渡气候带,年均气温 12℃ 左右,年日照时数 1800—1900 h,年降水量 800—2500 mm^[16]。本研究选取神农架国家公园已建立的植被多样性监测样地,研究对象为海拔相近的两种典型植被类型:华山松为优势树种的针叶林和锐齿槲栎为优势树种的落叶阔叶林。华山松林样地海拔为 1594—1724 m,锐齿槲栎林样地海拔为 1590—1634 m。

1.2 土壤采样方法与植物调查

土壤样品于 2023 年 10 月采集。在每种植被类型中设置 10 个 20 m×20 m 样方,每个样方内采用多点法采集土壤样品(0—20 cm),每个样方内取土样 150 g 左右,除去落叶、石砾杂物,过 2 mm 筛,并混合均匀装袋,采集的土壤样品尽快放入-20℃ 冰箱保存。每个样方内记录胸径≥1 cm 的木本植物,包括其胸径、树高、坐标和种名等信息,并据此计算植物物种丰富度和 Shannon 多样性指数^[19]。

1.3 理化性质的测定

采用常规方法测定土壤理化性质^[20]。土壤 pH 采用电位法测量,按水土比 1:2.5(g/v)加入蒸馏水,搅拌 1—2 分钟后静置 30 min,使用 pH 计测定;土壤全氮通过全自动凯氏定氮仪测定;土壤全磷和全钾使用等离子发射光谱法测定;速效磷采用氟化铵溶液浸提,钼锑抗比色法测定;速效钾使用乙酸铵溶液浸提,火焰光度计测定;土壤有机碳采用重铬酸钾外加热法测定。

1.4 土壤 DNA 提取与高通量测序

利用 PowerSoil Kit 试剂盒(Qiagen,德国)提取土壤微生物总 DNA,通过 1% 琼脂糖凝胶电泳纯化提取的微生物 DNA,并使用 NanoDrop 2000 测定 DNA 浓度。使用引物 338F(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')和 806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')扩增细菌 16S rRNA 基因的 V3—V4 区,使用引物 ITS1F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和 TIS2R(5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')扩增真菌 ITS1 区。为了区分不同的样品,在每个引物的 5'端加入了特定的条形码序列。每个样本进行三次 PCR 重复,将三个 PCR 产物混合后,通过 2% 琼脂糖凝胶回收,并使用 AxyPrep DNA Gel Extraction Kit 试剂盒(AXYGEN,美国)纯化。构建 Miseq 文库,并在 Miseq PE300 平台上进行测序,扩增及测序工作由美格基因公司完成。

通过 VSEARCH 的 Unoise 算法处理 FASTA 序列生成 ASV(扩增子序列变体),设置 alpha 为 2,最小序列数为 8。使用 RDP classifier 贝叶斯算法进行分类,细菌数据库使用 16S rRNA(RDP training set No.19, RDP Classifier 2.14, Aug-2023),舍弃古细菌与原核细菌的序列;真菌数据库使用 Fungal ITS(unite database 8.3

version 2021-05-10)。在各分类水平上统计每个样品的土壤微生物群落组成。所有数据分析在 Galaxy 平台 (<https://dmap.denglab.org.cn>) 上完成^[21]。

1.5 数据分析

通过 SPSS 软件采用 Mann-Whitney U 检验对环境因子进行差异分析。使用 Shannon 指数和物种丰富度等表征土壤微生物和植物的 alpha 多样性,通过主坐标分析(PCoA)和基于 Bray-Curtis 距离的三种非参数多元统计方法(MRPP、ANOSIM 和 PERMANOVA)检验微生物群落结构差异^[22],细菌群落的功能预测使用 Faprotax 工具进行^[23]。真菌群落的功能预测则使用 FUNguild 工具^[24],根据 FUNguild 数据库的比对结果,保留可信度为“highly probable”和“probable”的 ASV,去除可信度为“possible”guild 的 ASV,数据分析均基于 Galaxy-DengLab 分析平台(<https://dmap.denglab.org.cn>)进行^[21]。

微生物功能类群差异分析使用 STAMP 软件^[25]。细菌与真菌门水平差异分析用的 R 软件 microeco 包的 LefSe 分析(Linear discriminant analysis effect size)进行线性判别分析(Linear discriminant analysis, LDA)以判断相对丰度具有显著组间差异的物种^[26]。利用基于 SparCC 方法的在线分析平台 INAP (<https://inap.denglab.org.cn>)构建细菌和真菌的分子生态网络(IDEN)^[27]。利用 Galaxy-DengLab 分析平台,通过 partial Mantel 分析探讨微生物群落及其功能群落与环境因子之间的关系,并使用 R 软件的 ggplot2 包进行可视化绘图。偏最小二乘结构方程模型分析(PLS-PM)使用 R 软件 plsrm 和 vegan 包进行,基于理论假设优化模型,通过标准化处理消除了变量之间的量纲差异,使用 scale() 函数将所有变量转换为均值为 0、标准差为 1,以路径系数显著性($P < 0.05$)和模型拟合优度为依据优化模型^[28]。本研究中所使用的 R 软件为 4.3.3 版本。

2 结果

2.1 土壤理化性质和植物多样性

Mann-Whitney U 检验结果显示(表 1),华山松林与锐齿槲栎林在土壤理化性质和植物多样性方面存在显著差异,其中华山松林的土壤 pH、全磷含量、速效磷水平和植物物种丰富度指数等均显著高于锐齿槲栎林($P < 0.05$)。

表 1 不同植被类型的土壤理化性质和植物多样性指数

Table 1 Soil physicochemical properties and plant diversity indices of different vegetation types

环境因子 Environmental factor	华山松林 <i>Pinus armandii</i> Forest	锐齿槲栎林 <i>Quercus aliena</i> var. <i>Acuteserrata</i> Forest	<i>P</i>
土壤 pH Soil pH	6.44±0.29	6.01±0.28	0.001
全氮 Total Nitrogen/(g/kg)	4.11±1.40	3.31±0.60	0.315
全磷 Total Phosphorus/(g/kg)	0.79±0.23	0.43±0.11	<0.001
全钾 Total Potassium/(g/kg)	19.71±3.68	19.74±4.80	0.579
速效钾 Available Potassium/(mg/kg)	175.77±46.48	178.73±52.73	0.971
速效磷 Available Phosphorus/(mg/kg)	9.36±4.02	4.28±1.54	0.001
土壤有机碳 Soil Organic Carbon/(g/kg)	43.38±14.79	32.38±4.95	0.143
植物物种丰富度 Plant Richness	30.20±8.01	22.30±6.22	0.024
植物 Shannon 指数 Plant Shannon Index	2.70±0.26	2.44±0.35	0.123

环境因子数据的表示形式为平均值±标准误($n = 10$)

2.2 土壤微生物群落组成和多样性

各个样品测序获得的细菌序列数为 35165—52638,按照 33000 的值重新取样共鉴定出 23604 个细菌 ASVs,分属于 27 个门。两种植被类型的土壤细菌优势菌门组成基本一致,主要包括假单胞菌门(Pseudomonadota)、酸杆菌门(Acidobacteriota)、放线菌门(Actinomycetota)、芽孢杆菌门(Bacillota)、未分类的菌门(Unclassified)、疣微菌门(Verrucomicrobiota)、拟杆菌门(Bacteroidota)、芽单胞菌门(Gemmatimonadota)、绿弯菌门(Chloroflexota)和浮霉菌门(Planctomycetota),这些菌门的相对丰度在华山松林和锐齿槲栎林中分别

占细菌总序列的 98.41%和 98.98%(图 1)。

各个样品测序获得的真菌测序数为 30037—67275,按照 26000 的值重新取样共鉴定得到 15338 个真菌 ASVs,分属于 16 个真菌门。两种植被类型的土壤真菌优势菌门组成也基本一致,主要包括子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、毛霉菌门(Mortierellomycota)、罗兹菌门(Rozellomycota)和未分类的菌门,这些真菌门在华山松林和锐齿槲栎林中的相对丰度分别占真菌总序列的 99.26%和 99.05%(图 1)。

通过 Lefse 分析鉴定了土壤细菌在不同植被类型间具有显著差异的门(图 1)。在细菌门水平上,华山松林中的芽孢杆菌门和放线菌门的相对丰度均显著高于锐齿槲栎林($P=0.003$; $P=0.003$),而锐齿槲栎林中的酸杆菌门的相对丰度显著高于华山松林($P=0.008$)。在真菌中门水平,华山松林中的子囊菌门相对丰度显著高于锐齿槲栎林($P=0.001$),而锐齿槲栎林中的担子菌门相对丰度显著高于华山松林($P=0.001$)。

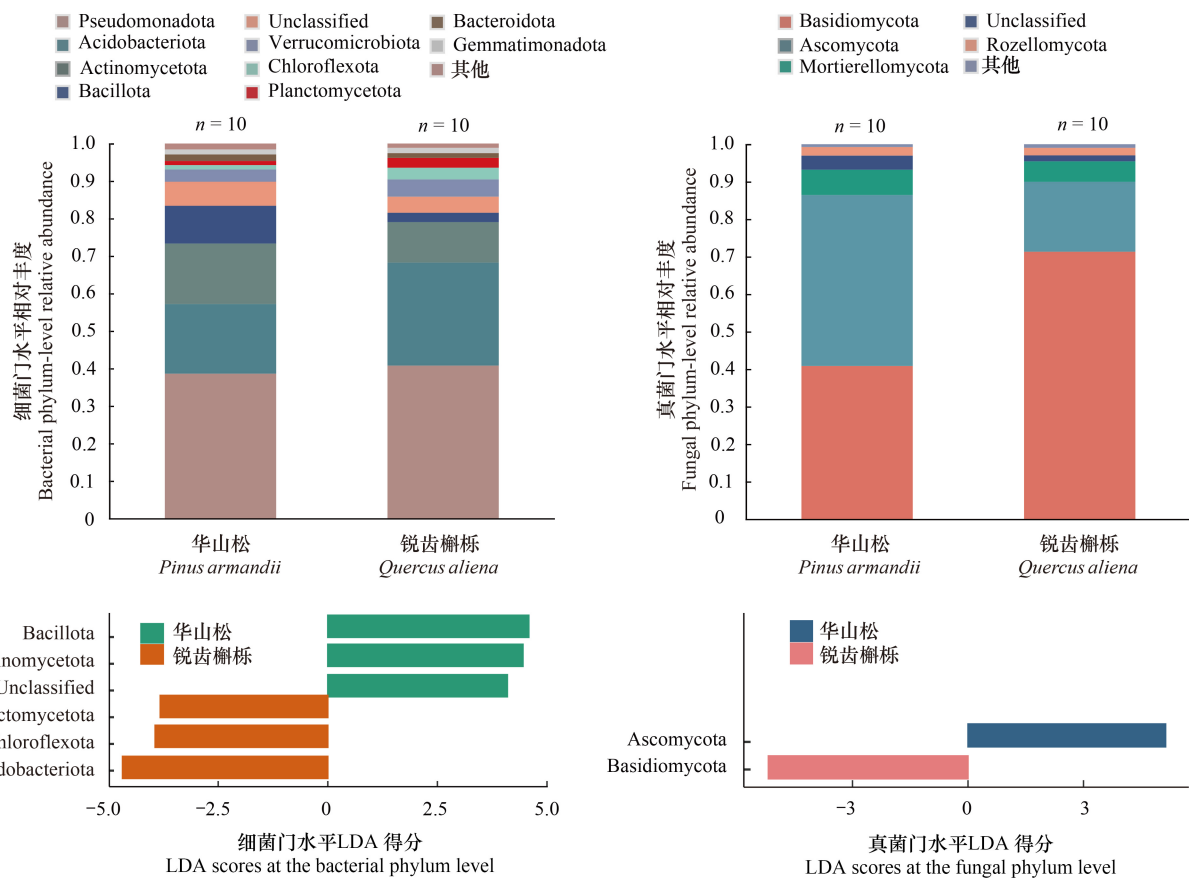


图 1 不同植被类型下土壤微生物的门水平相对丰度堆积图及 LDA 得分直方图

Fig.1 Stacked bar plots of phylum-level relative abundance and histograms of LDA scores of soil microorganisms across different vegetation types

Pseudomonadot:假单胞菌门; Acidobacteriota:酸杆菌门; Actinomycetota:放线菌门; Bacillota:芽孢杆菌门; Unclassified:未分类的菌门; Verrucomicrobiota:疣微菌门; Chloroflexota:绿弯菌门; Planctomycetota:浮霉菌门; Bacteroidota:拟杆菌门; Gemmatimonadota:芽单胞菌门; Basidiomycota:子囊菌门; Ascomycota:担子菌门; Mortierellomycota:毛霉菌门; Rozellomycota:罗兹菌门; LAD:线性判别分析 Linear discriminant analysis; LDA:线性判别分析

土壤微生物的 alpha 多样性指数比较结果表明(图 2),华山松林与锐齿槲栎林的土壤细菌 Shannon 指数与物种丰富度无显著差异,但是华山松林土壤真菌 Shannon 指数显著高于锐齿槲栎林($P<0.05$)。PCoA 结果显示(图 2),不同植被类型的土壤微生物群落存在明显分离。基于 Bray-Curtis 距离的不相似度分析结果也表明(表 2),华山松林与锐齿槲栎林土壤微生物细菌与真菌群落之间存在显著差异($P<0.001$)。

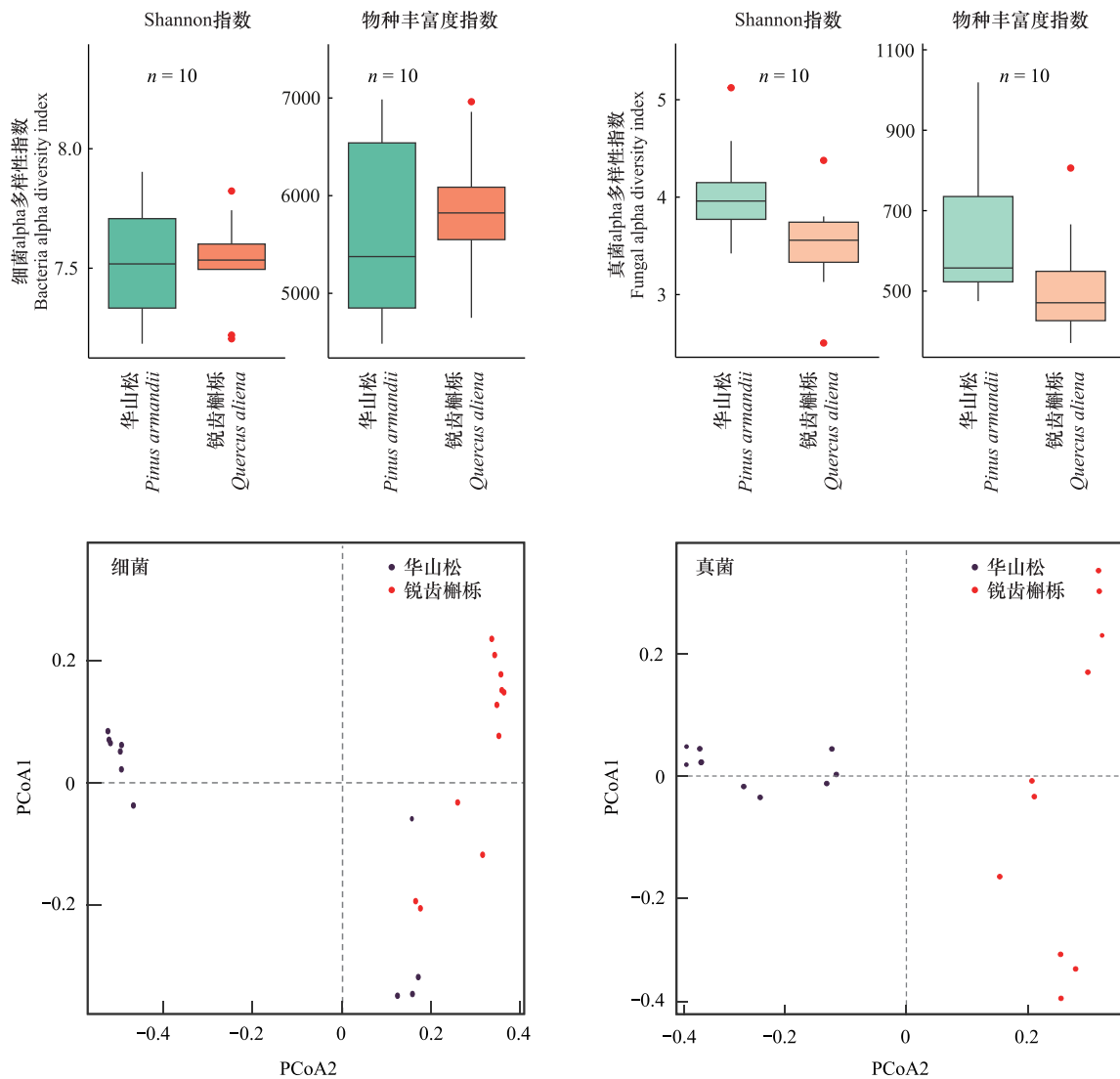


图2 不同植被类型下微生物的 Alpha 多样性指数箱线图及 PCoA 分析

Fig.2 Boxplots of alpha diversity indices and PCoA analysis of soil microorganisms across different vegetation types

PCoA: 主坐标分析

表2 不同植被类型土壤细菌与真菌基于 Bray-cutis 距离的不相似度分析结果

Table 2 Analysis results of Bray-curtis dissimilarity of soil microorganisms in different vegetation types

微生物类别 Microbial category	多响应置换过程分析 MRPP		组间差别分析 ANOSIM		多元方差分析 PERMANOVA	
	δ	P	R	P	F	P
细菌 Bacterial	0.57	0.001	0.78	0.001	11.23	0.001
真菌 Fungi	0.81	0.001	0.86	0.001	4.36	0.001

MRPP:多响应置换过程分析 Multiple response permutation procedure; ANOSIM:组间差别分析 Analysis of similarities; PERMANOVA:多元方差分析 Permutational multivariate analysis of variance; δ 、 R 、 F 分别表示多响应置换过程分析、组间差别分析和多元方差分析的相关性值

2.3 土壤微生物功能预测分析

通过 Faprotax 进行土壤细菌功能预测共得到 38 个细菌功能类群(图 3),两种植被类型的主要功能群均为化能异养(Chemoheterotrophy)、好氧化能异养型(Aerobic chemoheterotrophy)和固氮作用型(Nitrogen fixation),三个主要功能群的相对丰度在华山松林依次为 40.42%、39.17%和 7.36%,在锐齿槲栎林中依次为 35.22%、34.53%和 16.95%。

通过 FUNguild 对土壤真菌功能进行预测,共识别出 76 个功能类群(图 3)。在华山松林中,主要的真菌功能群包括未定义腐生菌(Undefined saprotroph)、植物腐生菌(Plant saprotroph)、木材腐生菌和外生菌根,相对丰度依次为 22.00%、20.61%、14.89% 和 11.87%。在锐齿槲栎林中,外生菌根的相对丰度明显最高为 49.69%,其次是未定义腐生菌和内生菌,相对丰度为 24.01% 和 8.21%。

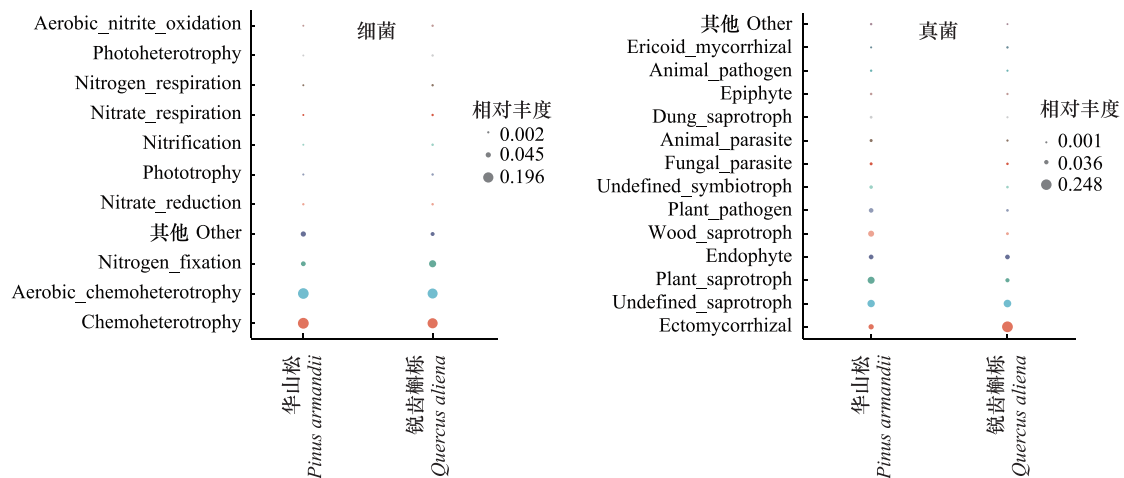


图 3 不同植被类型土壤微生物功能类群相对丰度气泡图

Fig.3 Bubble plots of functional group relative abundance of soil microorganisms across different vegetation types

Aerobic_nitrite_oxidation: 好氧亚硝酸盐氧化; Photoheterotrophy: 光能异养型; Nitrogen_respiration: 氮呼吸型; Nitrate_respiration: 硝酸盐呼吸型; Nitrification: 硝化作用型; Phototrophy: 光营养型; Nitrate_reduction: 硝酸还原; Nitrogen_fixation: 固氮作用型; Aerobic_chemoheterotrophy: 好氧化能异养型; Chemoheterotrophy: 化能异养型; Ericoid_mycorrhizal: 外生菌根; Animal_pathogen: 动物病原菌; Epiphyte: 附生植物; Dung_saprotroph: 粪便腐生菌; Animal_parasite: 动物寄生菌; Fungal_parasite: 真菌寄生菌; Undefined_symbiotroph: 未定义的共生菌; Plant_pathogen: 植物病原菌; Wood_saprotroph: 木材腐生菌; Endophyte: 内生菌根; Plant_saprotroph: 植物腐生菌; Undefined_saprotroph: 未定义腐生菌; Ectomycorrhizal: 外生菌根

进一步通过 STAMP 分析发现,不同植被类型的细菌与真菌功能群的相对丰度存在显著差异(图 4)。在细菌功能类群中,华山松林中化能异养型、好氧化能异养型和尿素分解型(Ureolysis)的相对丰度显著高于锐齿槲栎林($P<0.001$),而固氮功能群相对丰度显著低于锐齿槲栎林($P<0.001$);真菌功能类群中,华山松林中植物腐生菌和木材腐生菌的相对丰度显著高于锐齿槲栎林($P<0.001$),而外生菌根的相对丰度则显著低于锐齿槲栎林($P<0.001$)。因此,华山松林表现出以腐生功能群为主,而锐齿槲栎林则主要由共生功能群主导。

2.4 土壤微生物的分子生态网络分析

土壤微生物分子生态网络分析结果显示(表 3),锐齿槲栎林的细菌和真菌网络节点数分别为 661 和 176,较华山松林高出 56.13% 和 17.05%。细菌和真菌网络的连接数分别为 24496 和 1996,分别高出 63.86% 和 19.61%。锐齿槲栎的细菌和真菌平均度数分别为 61.05 和 17.79,较华山松林高出 17.63% 和 3.10%。此外,锐齿槲栎的细菌模块数量高于华山松林,细菌与真菌的模块度分别高出 28.57% 和 23.71%。因此,锐齿槲栎林的土壤微生物生态网络表现出比华山松林更复杂的网络结构。

2.5 土壤微生物群落结构的主要影响因子

通过 partial Mantel 分析了土壤理化性质和植物多样性等环境因子对土壤细菌和真菌群落结构的影响(图 5)。结果表明,土壤 pH、全磷、速效磷、有机碳、植物物种丰富度与土壤细菌群落结构的相关性显著($P<0.05$),速效磷与土壤细菌群落结构的相关性最高($R=0.344, P=0.001$),其次是植物物种丰富度($R=0.323, P=0.003$);土壤 pH、全磷、全钾、植物物种丰富度、植物 Shannon 指数与土壤真菌群落结构相关性显著($P<0.05$),其中植物 Shannon 指数与土壤真菌群落结构的相关性最高($R=0.287, P=0.005$),其次为植物物种丰富度($R=0.267, P=0.006$)。

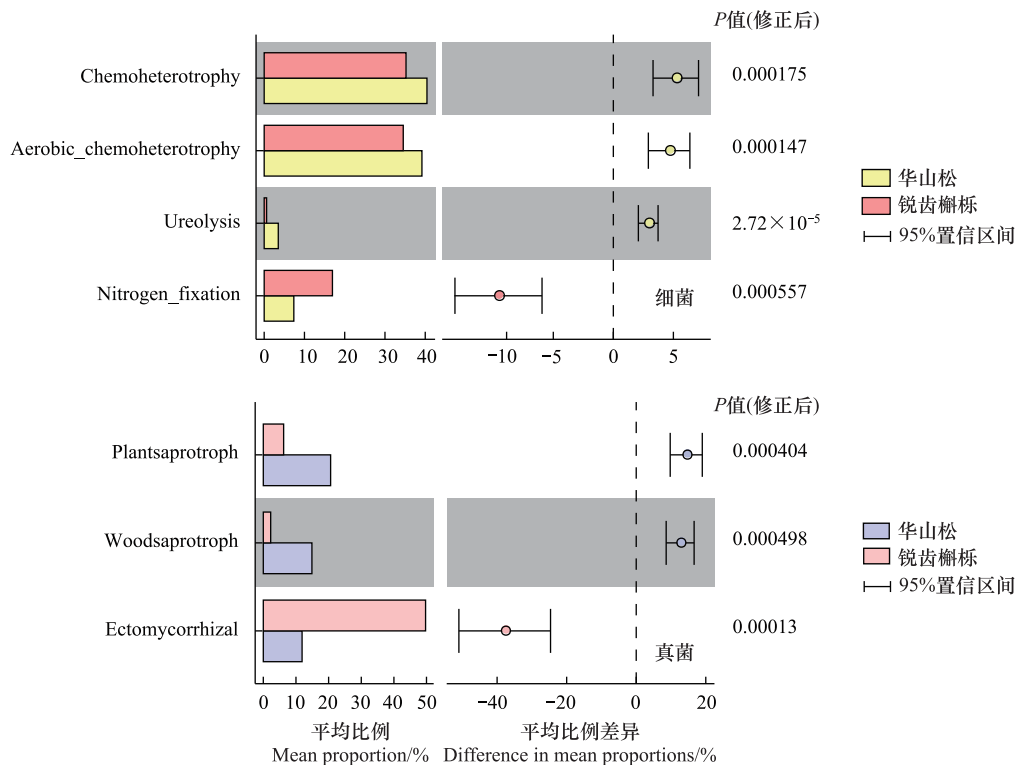


图 4 不同植被类型土壤微生物功能类群相对丰度差异分析

Fig.4 Differential analysis of relative abundance of soil microorganisms functional groups across different vegetation types

Chemoheterotrophy: 化能异养型; Aerobic chemoheterotrophy: 好氧化能异养型; Ureolysis: 尿素分解型; Nitrogen fixation: 固氮作用型; Plant saprotroph: 植物腐生菌; Wood saprotroph: 木材腐生菌; Ectomycorrhizal: 外生菌根

表 3 不同植被类型土壤微生物分子网络分析

Table 3 Molecular networks of soil microorganisms in different vegetation types

拓扑指数 Topological index	细菌 Bacteria		真菌 Fungi	
	华山松林 <i>Pinus armandii</i> Forest	锐齿槲栎林 <i>Quercus aliena</i> var. <i>Acuteserrata</i> Forest	华山松林 <i>Pinus armandii</i> Forest	锐齿槲栎林 <i>Quercus aliena</i> var. <i>Acuteserrata</i> Forest
总结点数 Total nodes	290	661	146	176
总连接数 Total links	8852	24496	1299	1616
平均度数 Average degree	61.05	74.12	17.79	18.36
模块数 Module	3	4	4	4
模块度 Modularity	0.15	0.21	0.27	0.35

Partial Mantel 分析环境因子对土壤细菌和真菌功能群的影响(图 5), 土壤 pH、全磷、速效磷、有机碳以及植物物种丰富度与细菌功能群显著相关, 其中土壤 pH 与土壤细菌功能群相关性最高 ($R=0.442, P=0.001$), 其次为速效磷 ($R=0.401, P=0.001$); 土壤 pH、全氮、全磷、速效磷以及有机碳与真菌功能群相关性显著, 其中土壤 pH 与土壤真菌功能群相关性最高 ($R=0.334, P=0.002$), 其次为有机碳 ($R=0.319, P=0.003$)。

PLS-PM 分析解释细菌多样性 80% 的变化和真菌多样性 43% 的变化, 模型拟合度为 0.65 (图 6)。在该模型中, 土壤 pH 变化对细菌和真菌的多样性无直接影响, 但通过影响土壤养分, 其中土壤养分包括速效磷、总磷、总钾和有机碳 ($\lambda=0.42, P<0.001$), 间接影响真菌 Shannon 指数、物种丰富度指数 ($\lambda=0.43, P<0.05$) 和植物 Shannon 指数与物种丰富度指数 ($\lambda=0.96, P<0.001$)。此外, 土壤 pH 还通过植物 Shannon 指数和物种丰富度指数间接影响 Shannon 指数与物种丰富度指数 ($\lambda=1.04, P<0.001$)。

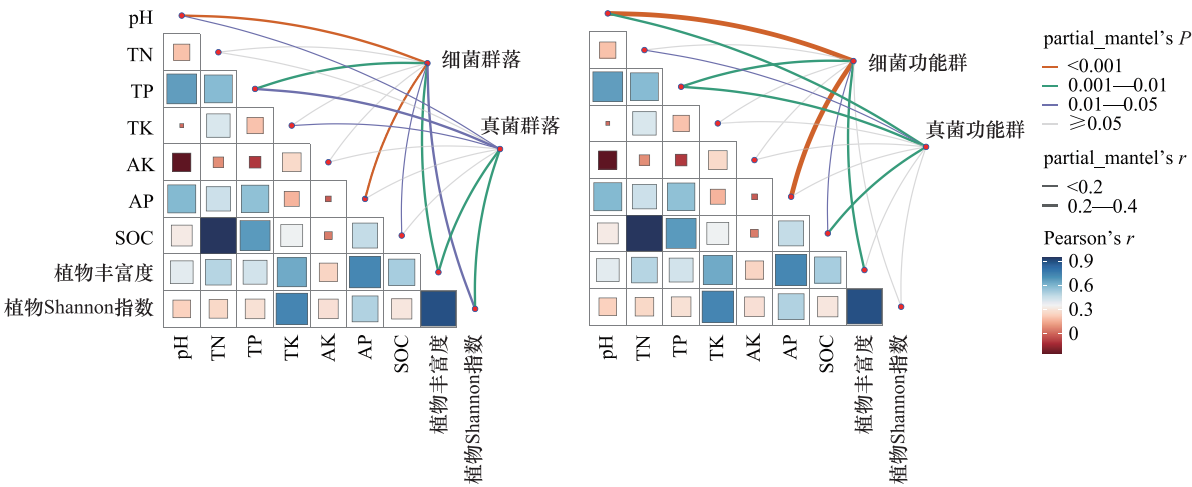


图5 不同环境因子与土壤微生物群落结构和功能群的相关性分析

Fig.5 Correlation analysis of different environmental factors with the structure and functional groups of soil microbial communities
pH: 土壤 pH; TN: 全氮 Total Nitrogen; TP: 全磷 Total Phosphorus; TK: 全钾 Total Potassium; AK: 速效钾 Available Potassium; AP: 速效磷 Available Phosphorus; SOC: 土壤有机碳 Soil Organic Carbon; Bacteria community: 细菌群落; Fungal community: 真菌群落; Bacteria function: 细菌功能群; Fungal function: 真菌功能群

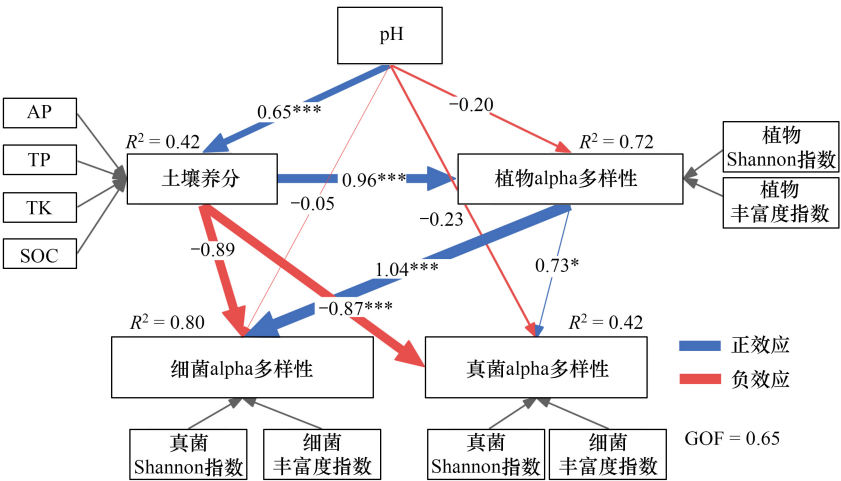


图6 pH 对土壤微生物 alpha 多样性的偏最小二乘路径模型 (PLS-PM) 分析

Fig.6 PLS-PM analysis of the correlation between pH and soil microorganisms alpha diversity
箭头的宽度表示标准化效应的强度;箭头上的数值表示路径系数, * 代表相关性水平: *** $P < 0.001$, * $P < 0.05$;蓝色和红色线条分别表示正效应和负效应; R^2 值表示解释的方差比例;GOF: 拟合优度 Goodness of Fit; pH: 土壤 pH; AP: 速效磷 Available Phosphorus; TP: 全磷 Total Phosphorus; TK: 全钾 Total Potassium; SOC: 土壤有机碳 Soil Organic Carbon

3 讨论

大量研究表明土壤假单胞菌门、酸杆菌门和放线菌门等细菌门类的生态位较宽,能适应多种森林环境^[29—32],本研究在华山松林和锐齿槲栎林土壤中检测到的主要细菌类群均与已有研究相似。研究中检测到土壤真菌优势类群包括担子菌门、子囊菌门、毛霉菌门和罗兹菌门等,该结果与盛玉钰等对神农架以及黄艳等对三江平原不同植被类型土壤真菌群落的研究相似^[31,33],这些结果表明土壤微生物优势菌门对植被类型及土壤环境变化具有较强的适应性。然而,不同植被类型下,凋落物和根系分泌物的差异会导致土壤微生物相对丰度的变化^[14—15]。已有研究表明酸杆菌门具有嗜酸性,并在低营养环境中具备更强的吸收和代谢营养物

质的能力^[8],本研究中锐齿槲栎林土壤 pH、全磷含量和速效磷水平相对较低($P<0.05$),一定程度上说明锐齿槲栎林相较于华山松林的土壤相对贫瘠,而酸杆菌门在锐齿槲栎林中也具有较高的相对丰度。与酸杆菌门相反,华山松林土壤中的芽孢杆菌门和放线菌门的相对丰度显著更高($P=0.003$),能够将有机物转化为简单化合物并形成腐殖质,从而提高土壤肥力^[34-35]。因此,华山松林细菌群落分解有机质的能力可能大于锐齿槲栎林。真菌群落中,锐齿槲栎林中担子菌门的相对丰度显著高于华山松林($P=0.001$),而华山松林子囊菌门相对丰度显著更高,这可能与子囊菌门与担子菌门有强烈的竞争性有关^[36],子囊菌门偏腐生,具有较强的有机质降解能力,在土壤营养较丰富的华山松林中,子囊菌门可能占据了更多的生态位,表现出较高的相对丰度。另一方面,外生菌根真菌多为担子菌门,偏好与植物根系共生^[37],锐齿槲栎林土壤中的真菌群落可能与植物之间的共生关系更为紧密。

在本研究中,两种植被类型的细菌群落 Shannon 指数和丰富度指数无显著差异,细菌的 alpha 多样性通常受到降水等气候因素的影响,降水通过改变土壤含水量进而影响土壤中的可溶性养分和微生物活性^[38]。这可能是因为所选样地位于相似的海拔和气候条件下,植被类型对细菌多样性的影响较小。相比之下,真菌往往表现出对植物的偏好性,并与植物多样性密切相关^[39]。华山松林土壤真菌的 Shannon 指数和植物丰富度显著高于锐齿槲栎林土壤($P<0.05$),丰富的植物根系分泌物、枯枝落叶以及土壤养分真菌提供了丰富的营养来源,进而促进了真菌群落 alpha 多样性的提升^[31,33]。

土壤中的细菌功能群在生物地球化学循环中发挥着关键作用。不同植被类型下,土壤细菌功能群相对丰度存在差异^[40]。在本研究中,华山松林中的化能异养型和好氧化能异养型的功能群相对丰度显著高于锐齿槲栎林($P<0.001$),这些细菌依赖有机物氧化来获取碳源和营养元素^[41],因此,在养分更充足的华山松林更能维持其生长和代谢活动。固氮功能群将大气中的氮气转化为植物和土壤微生物可利用的有机态氮,对维持土壤肥力和促进植物生长方面至关重要^[42],我们推测锐齿槲栎林可能具有更强的氮循环能力,有助于为植物和微生物提供了更丰富的氮源。真菌群落功能预测分析发现,在华山松林地中植物腐生菌和木材腐生菌的相对丰度显著高于锐齿槲栎林地($P<0.001$),华山松林土壤养分也较为丰富,这表明华山松林中丰富的腐生功能群促进了有机物的分解^[43],从而提高了土壤养分含量。而锐齿槲栎林外生菌根相对丰度显著更高($P<0.001$),Zhao 等发现阔叶林的土壤共生真菌的相对丰度显著高于针叶林^[44]。在土壤养分贫瘠的情况下,植物对养分的吸收更依赖菌根真菌的作用^[45],这可能是锐齿槲栎林外生菌根丰度较高的原因。

微生物分子网络分析不仅可以表示群落内的相互作用,还可以用于评价目标群落的复杂性^[46]。在本研究中,锐齿槲栎林总节点数、总连接数、平均度数和模块化均高于华山松林,这反映了锐齿槲栎林的微生物群落的相互作用关系更复杂和稳定^[47]。通常,较高的植物和微生物多样性伴随更强的微生物相互作用^[48-49],本研究中华山松林的植物物种丰富度和真菌 Shannon 指数更高,但锐齿槲栎林的微生物网络复杂性却更高。Tu 等在比较热带雨林和温带雨林土壤微生物网络时发现,较高的微生物 alpha 多样性并不一定意味着更复杂的微生物网络^[50],这与本研究结果一致。从物种-能量关系理论的角度看,这可能是华山松林更高的植物物种丰富度和丰富的土壤养分为微生物提供了更多样化的能量来源,减少了复杂的物种间相互作用来维持生态平衡^[51]。此外,微生物相互作用通常通过功能或代谢偏好进行选择,较高的多样性可能带来更高的功能冗余^[52]。这为微生物物种之间的相互作用提供了更多选择,进而网络结构更为简单。

在不同植被条件下,影响土壤微生物群落组成的因素各异。磷是土壤中最难利用的营养元素之一^[53],并一定程度上影响土壤细菌群落,较高的磷含量有助于维持更高的土壤细菌生物多样性^[54]。本研究中速效磷是土壤细菌群落最大的影响因子($R=0.3442, P=0.001$),全磷也与细菌群落显著相关($P<0.01$)。此外,总磷含量约为速效磷含量的 100 倍,表明速效磷可能限制了土壤细菌群落的定殖与构建。尽管 pH 被认为是影响土壤微生物的关键因素^[32-33],在中性 pH 条件下,大多数微生物都处于其最佳生长范围^[55]。本研究中华山松林土壤的 pH 平均为偏中性,在偏中性的 pH 范围下速效磷可能成为影响不同植被类型土壤微生物群落的关键因素。而真菌群落生存更依赖于植物根系分泌物和复杂有机质,表现出更强的植物-微生物相关性^[39]。pH

可能是通过影响土壤养分和植物 alpha 多样性来间接影响微生物群落, PLS-SEM 模型进一步验证了这一假设, 结果表明, pH 通过调节速效磷、总磷和总氮等土壤养分影响植物 Shannon 指数和物种丰富度 ($P < 0.001$), 进而间接调节细菌和真菌的 Shannon 指数和物种丰富度 ($P < 0.001$)。此外, 土壤 pH 被确定为导致华山松林与锐齿槲栎林土壤细菌和真菌功能群显著差异的最主要的因素 ($P < 0.001$), 这一结果与 Guo 等人的研究一致, 他们指出 pH 是影响土壤微生物功能群的关键因素^[56]。因此, 土壤 pH 不仅通过调节土壤养分和植物 alpha 多样性影响微生物 alpha 多样性, 还在不同植被类型的微生物群落功能差异中起着关键作用。

4 结论

本研究利用高通量测序技术研究植被类型对土壤微生物群落结构和功能的影响。结果显示, 华山松林的土壤 pH、全磷含量、速效磷水平、真菌 Shannon 指数和植物物种丰富度显著高于锐齿槲栎林, 且两种植被类型的土壤微生物群落结构存在显著差异。在门水平上, 两种植被类型的细菌群落中, 芽孢杆菌门、放线菌门和酸杆菌门的相对丰度存在显著差异; 真菌群落中, 子囊菌门和担子菌门的相对丰度亦存在显著差异。此外, 两种植被类型微生物功能预测结果显示, 细菌群落中的化能异养型、好氧化能异养型、尿素分解型和固氮功能群的相对丰度显著不同, 真菌群落中的植物腐生菌、木材腐生菌和外生菌根的相对丰度也显著不同。分子网络分析结果表明, 锐齿槲栎林中细菌与真菌群落的相互作用更为复杂且稳定。多元统计分析表明, 速效磷是影响土壤细菌群落的关键因素, 而植物多样性对土壤真菌群落的影响最大; 土壤 pH 则对微生物功能群的影响最为显著。与微生物群落相比, 土壤微生物功能群对土壤 pH 变化更加敏感, 且 pH 通过调节土壤养分间接影响植物 alpha 多样性, 从而进一步调节微生物 alpha 多样性。本研究为理解不同植被类型下土壤微生物群落结构和生态功能提供了重要理论依据。

参考文献 (References):

- [1] Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Trivedi C, Eldridge D J, Abades S, Alfaro F D, Bastida F, Berhe A A, Cutler N A, Gallardo A, García-Velázquez L, Hart S C, Hayes P E, He J Z, Hseu Z Y, Hu H W, Kirchmair M, Neuhauser S, Pérez C A, Reed S C, Santos F, Sullivan B W, Trivedi P, Wang J T, Weber-Grullon L, Williams M A, Singh B K. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(2): 210-220.
- [2] Castle S C, Nemergut D R, Grandy A S, Leff J W, Graham E B, Hood E, Schmidt S K, Wickings K, Cleveland C C. Biogeochemical drivers of microbial community convergence across actively retreating glaciers. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 101: 74-84.
- [3] Jagadamma S, Mayes M A, Steinweg J M, Schaeffer S M. Substrate quality alters the microbial mineralization of added substrate and soil organic carbon. *Biogeosciences*, 2014, 11(17): 4665-4678.
- [4] Li Y, Wu J S, Shen J L, Liu S L, Wang C, Chen D, Huang T P, Zhang J B. Soil microbial C: N ratio is a robust indicator of soil productivity for paddy fields. *Scientific Reports*, 2016, 6: 35266.
- [5] Sun H, Terhonen E, Koskinen K, Paulin L, Kasanen R, Asiegbu F O. Bacterial diversity and community structure along different peat soils in boreal forest. *Applied Soil Ecology*, 2014, 74: 37-45.
- [6] Thompson L R, Sanders J G, McDonald D, Amir A, Ladau J, Locey K J, Prill R J, Tripathi A, Gibbons S M, Ackermann G, Navas-Molina J A, Janssen S, Kopylova E, Vázquez-Baeza Y, González A, Morton J T, Mirarab S, Xu Z Z, Jiang L J, Haroon M F, Kanbar J, Zhu Q Y, Song S J, Kosciółek T, Bokulich N A, Lefler J, Brislawn C J, Humphrey G, Owens S M, Hampton-Marcell J, Berg-Lyons D, McKenzie V, Fierer N, Fuhrman J A, Clausen A, Stevens R L, Shade A, Pollard K S, Goodwin K D, Jansson J K, Gilbert J A, Knight R, Consortium E M P. A communal catalogue reveals Earth's multiscale microbial diversity. *Nature*, 2017, 551(7681): 457-463.
- [7] 程智超, 杨立宾, 隋心, 张童, 王文浩, 尹伟平, 李国富, 宋福强. 黑龙江中央站黑嘴松鸡国家级自然保护区不同森林类型土壤微生物功能多样性分析. *环境科学研究*, 2021, 34(5): 1177-1186.
- [8] 崔国龙, 李强峰, 高英, 刘维军, 张梅. 青海大通北川河源区典型植被土壤微生物群落结构特征及影响因素. *干旱区研究*, 2024, 41(7): 1195-1206.
- [9] Fan L J, Xue Y W, Wu D H, Xu M C, Li A D, Zhang B X, Mo J M, Zheng M H. Long-term nitrogen and phosphorus addition have stronger negative effects on microbial residual carbon in subsoils than topsoils in subtropical forests. *Global Change Biology*, 2024, 30(2): e17210.
- [10] Fan Y X, Yang L M, Zhong X J, Yang Z J, Lin Y Y, Guo J F, Chen G S, Yang Y S. N addition increased microbial residual carbon by altering

- soil P availability and microbial composition in a subtropical *Castanopsis* forest. *Geoderma*, 2020, 375: 114470.
- [11] 卢孟雅, 丁雪丽. 稻田土壤微生物残体积累对外源秸秆输入响应研究进展. *土壤*, 2024, 56(1): 10-18.
- [12] 朱萍, 刘文燕, 刘展航, 蒋博涵, 许嘉庆, 曲彦霖, 孙中元, 柏新富, 侯玉平. 崑崙山常見林型土壤細菌的群落结构及多样性分析. *中山大学学报: 自然科学版: 中英文*, 2024, 63(6): 132-140.
- [13] Deng J J, Zhou W M, Dai L M, Yuan Q, Zhou L, Qi L, Yu D P. The effects of shrub removal on soil microbial communities in primary forest, secondary forest and plantation forest on Changbai Mountain. *Microbial Ecology*, 2023, 85(2): 642-658.
- [14] Georgiou K, Abramoff R Z, Harte J, Riley W J, Torn M S. Microbial community-level regulation explains soil carbon responses to long-term litter manipulations. *Nature Communications*, 2017, 8(1): 1223.
- [15] Prescott C E, Grayston S J. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 2013, 309: 19-27.
- [16] 胡文杰, 崔鸿侠, 潘磊, 唐万鹏, 李欢欢, 曾静, 甘慧群. 神农架国家公园华山松退化群落生态位特征及种间关系. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2023, 43(6): 26-37.
- [17] 潘磊, 庞宏东, 唐万鹏, 肖文发, 雷静品, 黄志霖, 崔鸿侠, 曾立雄. 神农架锐齿槲栎林植物区系及群落特征研究. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2014, 38(5): 67-72.
- [18] Morriën E, Hannula S E, Snoek L B, Helmsing N R, Zweers H, de Hollander M, Soto R L, Bouffaud M L, Buée M, Dimmers W, Duyts H, Geisen S, Girlanda M, Griffiths R I, Jørgensen H B, Jensen J, Plassart P, Redecker D, Schmelz R M, Schmidt O, Thomson B C, Tisserant E, Uroz S, Winding A, Bailey M J, Bonkowski M, Faber J H, Martin F, Lemanceau P, de Boer W, van Veen J A, van der Putten W H. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications*, 2017, 8: 14349.
- [19] 路兴慧, 臧润国, 丁易, 黄继红, 杨秀森, 周亚东. 抚育措施对热带次生林群落植物功能性状和功能多样性的影响. *生物多样性*, 2015, 23(01): 79-88.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [21] Feng K, Zhang Z J, Cai W W, Liu W Z, Xu M Y, Yin H Q, Wang A J, He Z L, Deng Y. Biodiversity and species competition regulate the resilience of microbial biofilm community. *Molecular Ecology*, 2017, 26(21): 6170-6182.
- [22] Liu C, Cui Y M, Li X Z, Yao M J. Microeco: an R package for data mining in microbial community ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, 97(2): fiae255.
- [23] Louca S, Parfrey L W, Doebeli M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome. *Science*, 2016, 353(6305): 1272-1277.
- [24] Nguyen N H, Song Z W, Bates S T, Branco S, Tedersoo L, Menke J, Schilling J S, Kennedy P G. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology*, 2016, 20: 241-248.
- [25] Parks D H, Tyson G W, Hugenholtz P, Beiko R G. STAMP: statistical analysis of taxonomic and functional profiles. *Bioinformatics*, 2014, 30(21): 3123-3124.
- [26] Segata N, Izard J, Waldron L, Gevers D, Miropolsky L, Garrett W S, Huttenhower C. Metagenomic biomarker discovery and explanation. *Genome Biology*, 2011, 12(6): R60.
- [27] Feng K, Zhang Y G, He Z L, Ning D L, Deng Y. Interdomain ecological networks between plants and microbes. *Molecular Ecology Resources*, 2019, 19(6): 1565-1577.
- [28] Hair J F, Ringle C M, Sarstedt M. PLS-SEM: Indeed a silver bullet. *Journal of Marketing Theory and Practice*, 2011, 19(2): 139-152.
- [29] Zhang Y G, Cong J, Lu H, Deng Y, Liu X, Zhou J Z, Li D Q. Soil bacterial endemism and potential functional redundancy in natural broadleaf forest along a latitudinal gradient. *Scientific Reports*, 2016, 6: 28819.
- [30] 丛微, 于晶晶, 喻海茫, 丁易, 张于光. 不同气候带森林土壤微生物多样性和群落构建特征. *林业科学*, 2022, 58(2): 70-79.
- [31] 黄艳, 丛日征, 张吉利, 王晓红. 三江平原典型森林类型土壤微生物群落结构与影响因子. *中南林业科技大学学报*, 2023, 43(7): 129-140.
- [32] 张于光, 宿秀江, 丛静, 陈展, 卢慧, 刘敏超, 李迪强. 神农架土壤微生物群落的海拔梯度变化. *林业科学*, 2014, 50(9): 161-166.
- [33] 盛玉钰, 丛静, 卢慧, 杨开华, 杨林森, 王敏, 张于光. 神农架国家公园林线过渡带土壤真菌多样性. *生态学报*, 2018, 38(15): 5322-5330.
- [34] Kimeklis A K, Gladkov G V, Orlova O V, Afonin A M, Gribchenko E S, Aksanova T S, Kichko A A, Pinaev A G, Andronov E E. The succession of the cellulolytic microbial community from the soil during oat straw decomposition. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(7): 6342.
- [35] Taibi Z N, Saoudi B, Boudelaa M, Trigui H, Belghith H, Gargouri A, Ladjama A. Purification and biochemical characterization of a highly thermostable xylanase from *Actinomadura* sp. strain Cpt20 isolated from poultry compost. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2012, 166(3): 663-679.

- [36] Purahong W, Kahl T, Krüger D, Buscot F, Hoppe B. Home-field advantage in wood decomposition is mainly mediated by fungal community shifts at “home” versus “away”. *Microbial Ecology*, 2019, 78(3): 725-736.
- [37] 乔沙沙, 周永娜, 柴宝峰, 贾彤, 李鑫. 关帝山森林土壤真菌群落结构与遗传多样性特征. *环境科学*, 2017, 38(6): 2502-2512.
- [38] Gao J, Yan Y, Hou X F, Liu X W, Zhang Y J, Huang S B, Wang P. Vertical distribution and seasonal variation of soil moisture after drip-irrigation affects greenhouse gas emissions and maize production during the growth season. *Science of the Total Environment*, 2021, 763: 142965.
- [39] Scheibe A, Steffens C, Seven J, Jacob A, Hertel D, Leuschner C, Gleixner G. Effects of tree identity dominate over tree diversity on the soil microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 219-227.
- [40] Lin Y T, Huang Y J, Tang S L, Whitman W B, Coleman D C, Chiu C Y. Bacterial community diversity in undisturbed perhumid montane forest soils in Taiwan. *Microbial Ecology*, 2010, 59(2): 369-378.
- [41] Rocha S M B, Mendes L W, de Souza Oliveira L M, Melo V M M, Antunes J E L, Araujo F F, Hungria M, Araujo A S F. Nodule microbiome from cowpea and Lima bean grown in composted tannery sludge-treated soil. *Applied Soil Ecology*, 2020, 151: 103542.
- [42] 刘彩霞, 赵京京, 焦如珍. 杉木林土壤中固氮功能细菌的生长特性研究. *林业科学研究*, 2018, 31(4): 98-103.
- [43] Schmidt R, Mitchell J, Scow K. Cover cropping and no-till increase diversity and symbiotroph: saprotroph ratios of soil fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 129: 99-109.
- [44] Zhao H, Zhang F B, Wang Y, Wang J M, Li J W, Zhang Z X. Variation and drivers of soil fungal and functional groups among different forest types in warm temperate secondary forests. *Global Ecology and Conservation*, 2023, 45: e02523.
- [45] Luo S, Schmid B, De Deyn G B, Yu S X. Soil microbes promote complementarity effects among co-existing trees through soil nitrogen partitioning. *Functional Ecology*, 2018, 32(7): 1879-1889.
- [46] Raiesi F, Beheshti A. Soil C turnover, microbial biomass and respiration, and enzymatic activities following rangeland conversion to wheat-alfalfa cropping in a semi-arid climate. *Environmental Earth Sciences*, 2014, 72(12): 5073-5088.
- [47] Mougi A, Kondoh M. Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science*, 2012, 337(6092): 349-351.
- [48] Mittelbach G G, Schemske D W, Cornell H V, Allen A P, Brown J M, Bush M B, Harrison S P, Hurlbert A H, Knowlton N, Lessios H A, McCain C M, McCune A R, McDade L A, McPeck M A, Near T J, Price T D, Ricklefs R E, Roy K, Sax D F, Schluter D, Sobel J M, Turelli M. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 2007, 10(4): 315-331.
- [49] Zhou J Z, Deng Y, Shen L N, Wen C Q, Yan Q Y, Ning D L, Qin Y J, Xue K, Wu L Y, He Z L, Voordeckers J W, Nostrand J D, Buzzard V, Michaletz S T, Enquist B J, Weiser M D, Kaspari M, Waide R, Yang Y F, Brown J H. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nature Communications*, 2016, 7: 12083.
- [50] Tu Q C, Yan Q Y, Deng Y, Michaletz S T, Buzzard V, Weiser M D, Waide R, Ning D L, Wu L Y, He Z L, Zhou J Z. Biogeographic patterns of microbial co-occurrence ecological networks in six American forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 148: 107897.
- [51] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220-227.
- [52] Levy R, Borenstein E. Metabolic modeling of species interaction in the human microbiome elucidates community-level assembly rules. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(31): 12804-12809.
- [53] Holford I C R. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. *Soil Research*, 1997, 35(2): 227.
- [54] Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Khachane A N, Campbell C D, Thomas N, Freitag T E, Abu Al-Soud W, Sørensen S, Bardgett R D, Singh B K. It is elemental: soil nutrient stoichiometry drives bacterial diversity. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(3): 1176-1188.
- [55] 徐志伟. 森林土壤微生物群落结构和功能的纬度变化规律及其影响因子研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [56] Guo R, Chen Y Y, Xiang M R, Yang S C, Wang F F, Cao W Z, Yue H, Peng S Y. Soil nutrients drive changes in the structure and functions of soil bacterial communities in a restored forest soil chronosequence. *Applied Soil Ecology*, 2024, 195: 105247.