

典型黑土区坡耕地土壤微生物多样性及群落结构对侵蚀-沉积的响应*

杨青松¹, 杨伟², 彭珏¹, 王军光^{1†}, 郑淑文¹, 蔡崇法¹

(1. 华中农业大学水土保持研究中心, 农业农村部长江中下游耕地保育重点实验室, 武汉 430070; 2. 湖北省水利水电科学研究院, 武汉 430064)

摘要: 东北黑土区是中国重要的商品粮生产基地, 但严重的土壤侵蚀导致该区域土壤健康和生态功能下降。以典型黑土区坡耕地土壤为研究对象, 分析了不同坡面位置土壤的微生物多样性及其与共现网络之间的关系, 并结合土壤理化性质探究了侵蚀-沉积现象对土壤微生物群落的影响。结果表明: (1) 土壤侵蚀显著降低了微生物 α 多样性, 而沉积有利于其增加。有机碳 (SOC)、平均重量直径 (MWD) 与微生物多样性存在显著的正相关性。(2) 侵蚀-沉积未改变细菌和真菌门、科水平的主要优势菌群。真菌门、科水平的主要优势菌群相对丰度变化较细菌明显。(3) 冗余分析结果表明侵蚀-沉积通过改变 SOC、全磷 (TP)、MWD 等, 导致受其影响显著的物种相对丰度出现了不同的变化趋势。(4) 土壤侵蚀显著影响了细菌共现网络复杂性, 其节点数和边数分别从 540、572 (坡顶) 下降至 488、520 (坡下), 而沉积又使两者分别增加至 546、602。土壤侵蚀显著增大了细菌网络聚类系数, 其值从 0.38 (坡顶) 增至 0.41 (坡下)。同时, 侵蚀-沉积显著改变了真菌网络节点数, 其值从 223 (坡顶) 降至 187 (坡下) 后增至 201 (坡脚)。此外, 随着侵蚀强度的增大, 细菌网络稳定性呈下降趋势, 而真菌网络稳定性呈现出先下降后增大的趋势。总体而言, 本研究揭示了侵蚀-沉积作用下黑土区坡耕地土壤微生物多样性和群落结构的变化及驱动因素, 为进一步了解黑土区坡耕地土壤理化性质与微生物的相互作用提供了一定的理论依据。

关键词: 黑土区; 坡耕地; 微生物群落; 土壤侵蚀; 共现网络

中图分类号: S157.1

文献标志码: A

Response of Soil Microbial Diversity and Community Structure to Erosion-Deposition in Slope Farmland in Typical Black Soil Area of Northeast China

YANG Qingsong¹, YANG Wei², PENG Jue¹, WANG Junguang^{1†}, ZHENG Shuwen¹, CAI Chongfa¹

*国家重点研发计划项目 (2021YFD1500703)、国家自然科学基金项目 (42177317) 和湖北省大别山区典型小流域次降雨水土流失预报模型研究项目 (HBSLKY202304) 共同资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2021YFD1500703), the National Natural Science Foundation of China (No. 42177317), and the Program of Study on Sub-rainfall Erosion Forecasting Model for Typical Sub-watersheds in Dabie Mountainous Area of Hubei Province, China (No. HBSLKY202304)

†通信作者 Corresponding author, E-mail: jgwang@mail.hzau.edu.cn

作者简介: 杨青松 (1997—), 男, 重庆人, 硕士研究生, 主要从事土壤侵蚀机理及微生物研究。E-mail: yqsynl_4545@163.com

收稿日期: 2023-08-15; 收到修改稿日期: 2023-12-23; 网络首发日期 (www.cnki.net):

(1. Research Center of Water and Soil Conservation, Huazhong Agricultural University, Key Laboratory of Arable Land Conservation (Middle and Lower Reaches of Yangtze River), Ministry of Agriculture and Rural Affairs of P. R. China, Wuhan 430070, China; 2. Hubei Water Resources Research Institute, Wuhan 430064, China)

Abstract: 【Objective】The black soil region of Northeast China is an important commodity grain production base in China. However, intense soil erosion has led to a decline in soil health and ecological functions in the region.

【Method】The microbial diversity of soils at different slope positions and their relationship with the co-occurrence network was analyzed using slope farmland soils from typical black soil areas, and the effects of erosion-deposition on soil microbial communities were investigated in combination with soil physicochemical properties. 【Result】The results showed that: (i) Soil erosion significantly reduced microbial α -diversity while deposition increased it. Soil organic carbon (SOC) and mean weight diameter (MWD) had a significant positive correlation with microbial diversity. (ii) Erosion-deposition did not change the major dominant groups at the phylum or family levels of bacterial and fungal. However, at the phylum and family level, changes in the relative abundance of the main dominant groups at the fungal were more pronounced than in the case of bacteria. (iii) The results of redundancy analyses indicated that erosion-deposition, by altering SOC, total phosphorus (TP), MWD, etc., led to different trends in the relative abundance of species significantly affected by them. (iv) Soil erosion significantly reduced the complexity of the bacterial co-occurrence network, whose node and edge respectively decreased from 540 and 572 (top of slope) to 488 and 520 (lower slope) and increased to 546 and 602 (foot of slope). Also, soil erosion significantly increased the number of clustering coefficients, the number of which increased from 0.38 (top of the slope) to 0.41 (lower slope). Meanwhile, erosion-deposition significantly changed the number of nodes of the fungal network, the number of which decreased from 223 (foot of slope) to 187 (lower slope) and increased to 201 (foot of slope). In addition, the bacterial network stability showed a decreasing trend with increasing erosion intensity while the fungal network stability showed a decreasing and then increasing trend.

【Conclusion】This study revealed the changes and driving factors of soil microbial diversity and community structure under erosion-depositions and provided a theoretical basis for further understanding of the interaction between soil physicochemical properties and microbes in slope farmland of typical black soil area.

Key words: Black soil region; Slope farmland; Microbial community; Soil erosion; Co-occurrence network

东北黑土区是我国重要的商品粮生产基地，是国家粮食安全的“压舱石”。目前由于过度开垦和众多自然因素的影响，黑土区水土流失面积占到了黑土区总面积的 27%^[1]，强烈的水土流失使得黑土区黑土厚度以每年 0.3~2 mm 的速度下降^[2]。严重的土壤侵蚀导致黑土区坡耕地土壤养分流失、结构恶化、生态功能下降，已成为阻碍该区域粮食增产和农业可持续发展的重要环境问题。

土壤微生物多样且复杂是生态系统及其过程的基础，几乎参与了所有的生物地球化学循环^[3]，在分解有机物、促进养分循环、维护生物多样性等方面发挥着关键作用^[4]。土壤微生物对环境的变化敏感，是用来衡量土壤肥力和健康的重要指标之一^[5]。同时，土壤微生物也是提高土壤肥力、改善土壤健康的关键。已有研究表明，侵蚀在带走表土时也会带走土壤养分、破坏土壤结构^[2]；沉积会增加土壤中有机质及可溶性养分的积累，有利于稳定土壤结构^[6]。这说明当土壤侵蚀-沉积现象发生时，既改变了土壤的理化性质也改变了土壤微生物的生存环境。这将引起土壤微生物活动的变化，进一步影响土壤健康和功能。因此，确定土壤侵蚀-沉积对土壤微生物的影响，可更加全面地评估侵蚀-沉积对土壤健康和肥力的影响。此外，黑土区内关于侵蚀-沉积对土壤微生物数量、微生物生物量碳氮的影响已有了大量的报道^[7-9]。但是分析侵蚀-沉积对土壤微生物多样性及群落结构影响的研究较少。侵蚀-沉积是如何影响土壤微生物群落结构和物种间的相互联系

进而影响它们所参与的有机物分解、养分循环过程是值得深入探究的。本文以典型黑土区内坡耕地黑土为研究对象，利用高通量测序技术，研究黑土微生物多样性及其群落结构对侵蚀-沉积的响应，以期更好地了解侵蚀-沉积对黑土区土壤微生物群落变化及物种相互作用的影响，有助于进一步评估黑土区坡耕地土壤侵蚀的环境效应。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究选取黑龙江鹤山农场的坡耕地土壤为研究对象。鹤山农场（48°59'N~49°03'N, 125°16'E~125°21'E）位于小兴安岭西南麓，是小兴安岭向松嫩平原过渡的漫川漫岗地带，海拔高度在 150~382.9 m 之间，其土壤类型以黑土为主^[10]。该地区地形起伏较小，耕地坡度在 1°~6° 之间，气候属于寒温带大陆性半湿润气候区，年均气温为 0.4℃，年降水量 500 mm，大部分集中在 6—8 月，无霜期在 115~120 d。研究区土壤侵蚀通常发生在坡面，其强度随离坡顶距离的增加而增加，最终在坡度较缓的位置处形成沉积^[7]。

1.2 土壤样品采集

采样点设置在一块坡耕地内（图 1），该地 50 多年前被改造为农田并用于农业生产。采样坡面坡度在 3° 左右，种植作物为玉米-大豆轮作，其施肥水平和农业管理一直保持恒定。根据坡面不同空间位置及实际侵蚀情况，在坡面布置了 5 个水平采样带，每采样带内设置 5 个采样点。随坡面空间位置的变化，采样带的侵蚀强度可划分为：无侵蚀（坡顶）、轻度侵蚀（坡上）、中度侵蚀（坡中）、重度侵蚀（坡下）以及沉积（坡脚）。

本研究于 2022 年 5 月采集土壤样品。该时间处于坡耕地翻耕播种施肥前，气温适宜，有利于土壤微生物样品的采集。采样深度为 0~20 cm。采集样点前，除去地表杂质，在每个采样点内采集五份土样进行混合，以四分法分取适量土样，共计 25 个土样。每个样点采取 3 个 100 cm³ 普通环刀样。土样运回实验室后，去除土样中石块、根系等杂质，研磨过筛待测。团聚体的筛分方法采用湿筛法^[11]。使用平均重量直径（MWD）来表征土壤水稳性团聚体的稳定性，MWD 的计算公式如式（1）所示。土样采集时另取样品用于微生物高通量测序，采取完成后即刻利用干冰保温运输至实验室，存于 -80℃ 的冰箱内待测。土壤的基本性质如表 1 所示。

$$MWD = \sum_{i=1}^n x_i \times w_i \quad (1)$$

式中， n 表示粒径数量； x_i 表示第 i 级的团聚体的平均直径，mm； w_i 表示第 i 级的团聚体质量占总团聚体质量的百分数，%。

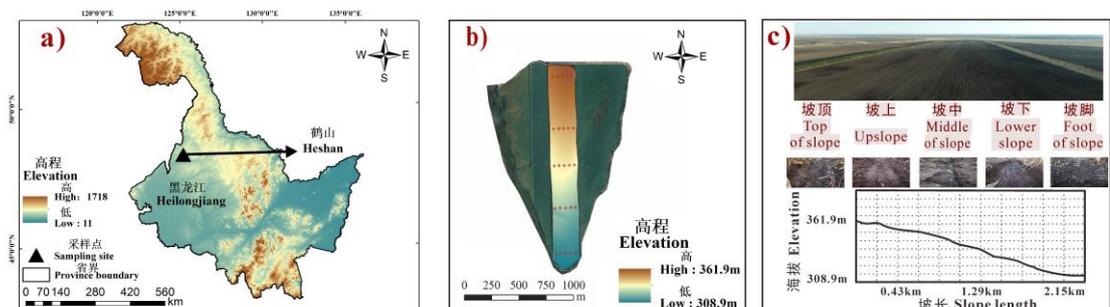


图 1 研究区位置 (a)、样点分布 (b) 和坡面具体情况 (c) 图

Fig. 1 Location of study area (a), distribution of sample sites (b), and slope details (c)

表 1 不同坡位土壤的理化性质

Table 1 Physical and chemical properties of soils under different slope positions

坡位 Slope position	SOC/(g·kg ⁻¹)	TN/(g·kg ⁻¹)	TP/(g·kg ⁻¹)	AP/(mg·kg ⁻¹)	AK/(mg·kg ⁻¹)	MBC /(mg·kg ⁻¹)	BD/(g·cm ³)
TS	35.65±1.67ab	2.38±0.19ab	0.96±0.02a	35.06±1.84ab	181.20±5.60a	301.62±22.83ab	1.21±0.10b
US	31.55±0.74bc	2.21±0.09ab	0.93±0.02a	36.83±2.81a	173.80±2.53a	269.59±18.63bc	1.23±0.06b
MS	29.73±0.56c	2.14±0.13ab	0.88±0.02a	38.32±2.95a	187.60±7.60a	251.50±17.93cd	1.25±0.03b
LS	22.52±1.99d	1.76±0.33b	0.62±0.09b	25.31±3.92b	123.40±5.10c	233.66±17.78d	1.39±0.05a
FS	37.38±1.75a	2.49±0.12a	0.95±0.07a	38.47±2.89a	153.60±3.41b	319.23±41.31a	1.25±0.09b

坡位 Slope position	MWD/mm	SSWC/%	Sand/(g·kg ⁻¹)	Silt/(g·kg ⁻¹)	Clay/(g·kg ⁻¹)	pH
TS	1.72±0.35a	42.10±3.90a	6.58±02.74b	75.04±8.96a	18.38±8.96b	5.39±0.11a
US	1.50±0.16a	36.84±3.63a	8.08±1.66b	72.62±3.18a	19.30±1.94ab	5.47±0.10a
MS	1.37±0.25a	37.37±2.69a	19.82±2.95a	66.76±4.86ab	13.42±2.32b	5.39±0.10a
LS	0.92±0.19b	37.47±4.23a	20.95±7.49a	60.01±6.61b	19.04±1.95ab	5.55±0.17a
FS	1.57±0.20a	41.88±3.88a	4.36±2.40b	70.01±4.05a	25.63±4.70a	5.58±0.12a

注: SOC: 有机碳; TN: 全氮; TP: 全磷; AP: 有效磷; AK: 速效钾; MBC: 微生物生物量碳; BD: 容重; MWD: 平均重量直径; SSWC: 土壤饱和含水量; Sand: 砂粒; Silt: 粉粒; Clay: 黏粒; TS: 坡顶; US: 坡上; MS: 坡中; LS: 坡下; FS: 坡脚; 表中数据为均值±标准差, 同列数据后不同小写字母表示存在显著差异 ($P<0.05$)。下同。Note: SOC: soil organic carbon, TN: total nitrogen, TP: total phosphorus, AP: available phosphorus, AK: available potassium, MBC: microbial biomass carbon, BD: bulk diameter, MWD: mean weight diameter, SSWC: soil saturated water content, TS: Top of slope, US: Upslope, MS: Middle of slope, LS: Lower slope, FS: Foot of slope. Values are mean ± standard deviation, different lowercase letters after the same data indicate significant differences ($P<0.05$). The same as below.

1.3 测定方法

土壤容重(BD)和饱和含水量(SSWC)采用烘干法测定^[12]; 土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)分别采用重铬酸钾氧化—分光光度法和凯氏定氮法测定^[13]; 土壤全磷(TP)采用浓 H₂SO₄-HClO₄ 热消解法和钼蓝比色法测定^[13]; 有效磷(AP)和有效钾(AK)分别采用 Olsen 法和中性乙酸铵浸提法测定^[13]; 土壤微生物生物量碳(MBC)采用氯仿熏蒸—浸提法测定^[14]。

使用上海美吉生物公司的测序平台对土壤样品进行高通量测序分析。以 338F(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')和 806R(5'-GGACTACHVGGGT-WTCT-AAT-3')引物扩增细菌的 V4~V5 区, 以 ITS1F(CTTGGTCATTT-AGAGGAAGTAA) 和 ITS2R(GCTGCGTTCTTCATCGATGC)引物扩增真菌的 ITS1 区。PCR 扩增后, 在 Illumina PE300 平台上进行测序。利用 QIIME 软件(version1.9.0)对未处理的序列信息进行过滤和后续分析。本文以物种数 (observed species number)、Chao 指数 (Chao index)、ACE 指数 (Abundance-based Coverage Estimator Index)、香农指数 (Shannon index) 作为微生物 α 多样性的观察指数。

1.4 数据处理

利用 R 中的“WGCNA”包构建共现网络。运用 R 中的“sub_graph”函数计算不同侵蚀和沉积点位的子网络拓扑特性。节点数(Node number)、边数(Edge number)、聚类系数(Clustering coefficient)被用来描述网络的拓扑特性及复杂性。节点数代表共现网络中操作分类单元 (OTU)

数, 边数代表网络中节点彼此连接的数, 聚类系数代表与单个节点连接的节点间的连接情况。根据 Yuan 等^[15]的描述, 采用易损性(Vulnerability)来评估微生物共现网络的稳定性, 它衡量的是如果删除单个节点和其所有相关连接, 该节点对网络整体性能的影响。微生物共现网络利用 Gephi 软件进行出图。

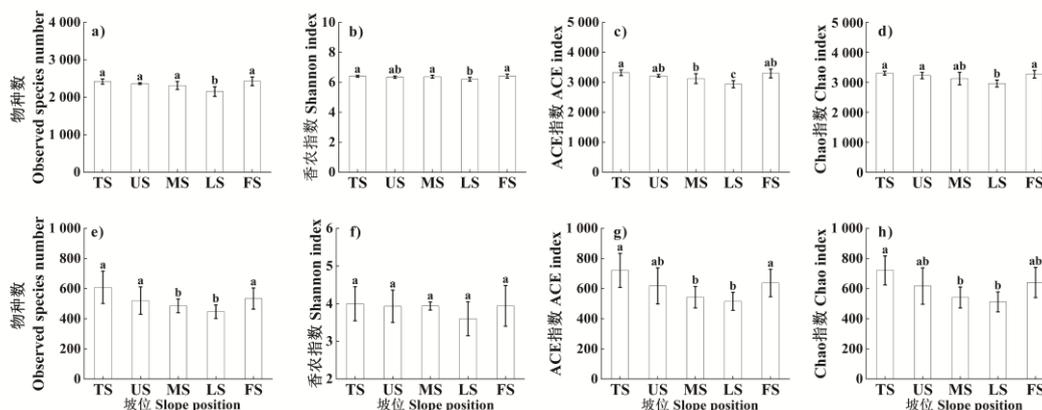
SPSS17.0 和 Origin2022b 软件用于分析作图。利用 Kruskal-Wallis 检验分析了在门和科水平上有显著差异的物种, 其中细菌门水平、真菌科水平统计了相对丰度大于 0.1% 的菌群, 而细菌科水平、真菌门水平统计了相对丰度大于 1% 的菌群。利用 Canoco 软件进行冗余分析(RDA), 评估在侵蚀和沉积部位具有显著差异的门、科水平物种与土壤性质之间的关系。

2 结果

2.1 侵蚀-沉积对坡面土壤微生物多样性的影响

细菌和真菌的多样性在不同坡位的变化差异显著(图 2)。细菌和真菌的 α 多样性指数均呈现出随侵蚀强度的增大而逐渐减小的趋势, 并且在侵蚀最严重的坡下部位达到最小。具体而言, 细菌物种数从 2 420 (坡顶) 降至 2 152 (坡下), 香农指数从 6.40 (坡顶) 降至 6.20 (坡下), ACE 指数从 3 316 (坡顶) 降至 2 936 (坡下), Chao 指数从 3 304 (坡顶) 降至 2 958 (坡下)。而在沉积地点四者得到了提升, 均表现由大到小依次为: 沉积地点、无侵蚀地点、侵蚀地点。同时, 真菌微生物物种数从 609 (坡顶) 降至 447 (坡下), 香农指数从 4.0 (坡顶) 降至 3.6 (坡下), ACE 指数从 721 (坡顶) 降至 515 (坡下), Chao 指数从 721 (坡顶) 降至 512 (坡下)。在沉积地点四者均得到了提升, 与无侵蚀和沉积地点相比, 四者均在侵蚀地点最小。

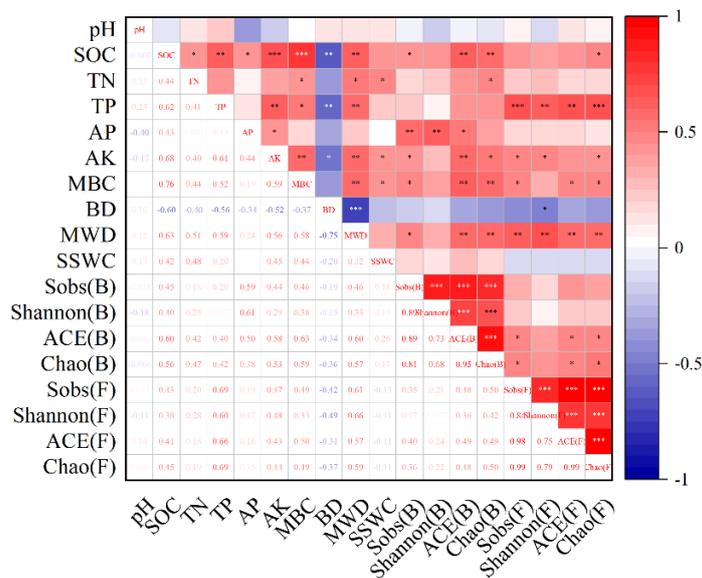
土壤理化性质与细菌、真菌的 α 多样性呈现出显著的相关性(图 3)。具体而言, SOC 与细菌的物种数、ACE 指数、Chao 指数呈现出显著的正相关($P < 0.05$), 而与香农指数无显著相关性。而真菌中仅有 Chao 指数与 SOC 呈现出极的正相关($P < 0.01$), 其他指数与 SOC 无显著相关性。MWD 与真菌的物种数、ACE 指数、Chao 指数和香农指数均呈现出极的正相关($P < 0.01$), 与细菌的物种数、ACE 指数、Chao 指数呈现显著正相关($P < 0.05$)。AK、MBC 与微生物 α 多样性的相关性与 MWD 类似, 但 AK 与真菌 ACE 指数无显著相关性、MBC 与真菌香农指数无显著相关性。土壤 TP 与真菌的物种数、ACE 指数、Chao 指数和香农指数呈现出极的正相关性($P < 0.01$)。此外, 细菌 α 多样性间存在极显著的正相关性($P < 0.001$)。真菌 α 多样性间也存在极显著的正相关性($P < 0.001$)。pH 与细菌、真菌的 α 多样性均无显著的相关性。



注: 图中不同小写字母表示存在显著差异 ($P < 0.05$)。Note: Different lowercase letters in the figure indicate significant differences ($P < 0.05$).

图2 不同坡位细菌(a~d)、真菌(e~h)的 α 多样性指数

Fig. 2 Alpha diversity index of bacteria (a-d) and fungi (e-h) at different slope positions



注：图中 Sobs 为物种数，Shannon 为香农指数，ACE 表示 ACE 指数，Chao 表示 Chao 指数，图中 α 多样性指数中，B 表示细菌；F 表示真菌。*， $P<0.05$ ，**， $P<0.01$ ，***， $P<0.001$ 。下同。 Note: In the figure, Sobs denotes the observed species, Shannon denotes the Shannon index, ACE denotes the ACE index, Chao denotes the Chao index, B denotes bacteria; and F denotes fungi in the α diversity index. *， $P<0.05$ ，**， $P<0.01$ ，***， $P<0.001$. The same as below.

图3 土壤理化性质与细菌、真菌 α 多样性的相关性

Fig. 3 Correlation between soil properties and alpha diversity of bacteria and fungi

2.2 侵蚀-沉积对土壤微生物优势菌群丰度的影响

土壤样品中细菌和真菌所检测到的门、科水平物种组成如图4所示。总体而言，侵蚀-沉积影响了细菌中门和科的主要优势菌群群落结构分布。如图4a所示，在不同坡位细菌门水平的菌群有11个，其相对丰度所占比例约为92%，其他菌群约占8%。其中，主要优势菌群为放线菌门(Actinobacteriota)、变形菌门(Proteobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteriota)、绿弯菌门(Chloroflexi)。它们的相对丰度占比分别为：24.5%~30.10%、20.18%~24.82%、15.75%~18.86%、9.69%~12.43%。此外，门水平的其他优势菌群还包括芽单胞菌门(Gemmatimonadota)、疣微菌门(Verrucomicrobiota)、拟杆菌门(Bacteroidota)等。如图4b所示，不同坡位细菌科水平的的菌群有22个，已被识别的菌群相对丰度约占71%。其中，排在前三的主要优势菌群为黄杆菌科(Xanthobacteraceae)、芽单胞菌科(Gemmatimonadaceae)、鞘脂单胞菌科(Sphingomonadaceae)。它们的相对丰度占比分别为：5.18%~6.62%、3.87%~4.50%、1.63%~3.75%。

如图4c~图4d所示，侵蚀-沉积影响了真菌门和科水平的优势菌群群落结构分布。如图4c所示，不同坡位真菌门水平的菌群有5个，其相对丰度所占比例约为96%。第一优势菌群为子囊菌门(Ascomycota)，在坡下部位所占比例最高，其相对丰度为68.87%；而在坡顶无侵蚀部位所占比例最低，其相对丰度为53.91%。其他优势菌群为被孢霉门(Mortierellomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、罗兹菌门(Rozellomycota)、壶菌门(Chytridiomycota)，相对丰度分别为20.25%~31.48%、6.46%~15.97%、0.10%~1.43%、0.78%~1.77%。此外，如图4d所示，不同坡位真菌科水平的菌群有26个，相对丰度所占比例约为80%。侵蚀-沉积对真菌科水平优势菌群造成的影响并不一致。真菌科水平的优势菌群包括被孢霉科(Mortierellaceae)、Mrakiaceae科、赤壳科(Nectriaceae)等。

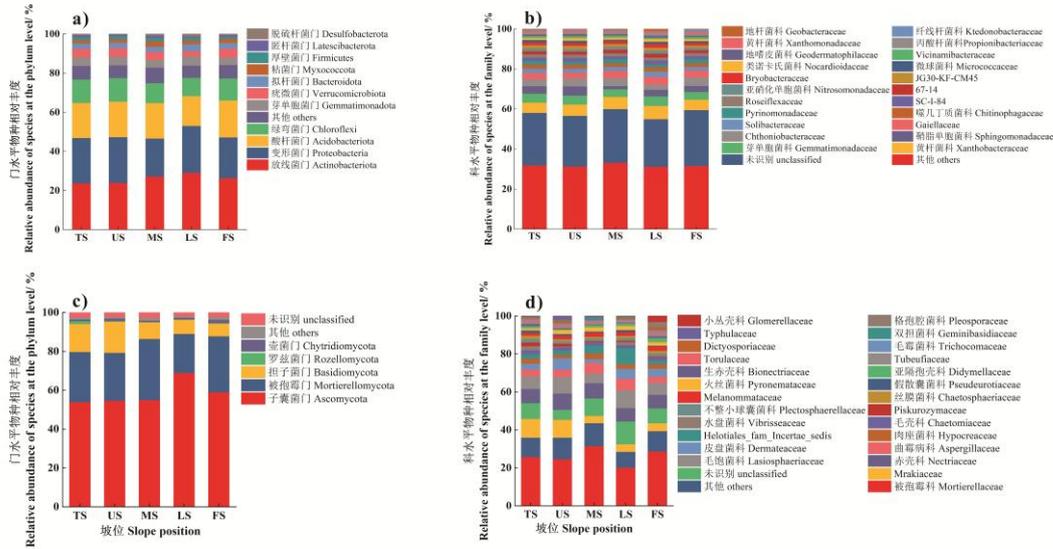
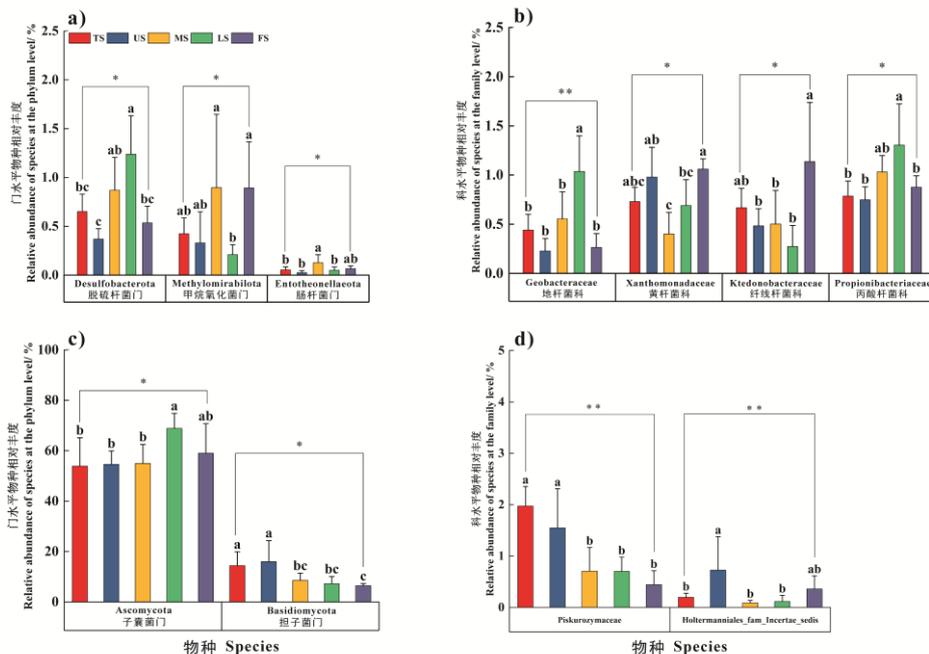


图 4 不同坡位细菌 (a, b) 和真菌 (c, d) 分别在门、科水平下的物种相对丰度

Fig. 4 The relative abundance of bacteria (a, b) and fungi (c, d) in different slope positions at the phylum and family levels

根据 Kruskal-Wallis 检验分析及数据处理中的相对丰度统计方法得到细菌和真菌门、科水平受侵蚀-沉积影响显著的菌群 (图 5)。在细菌的门水平中 (图 5a), 侵蚀-沉积显著影响脱硫杆菌门 (Desulfobacterota)、甲烷氧化菌门 (Methylophilota)、肠杆菌门 (Enterobacteriales) 的相对丰度。同时, 在细菌科水平中 (图 5b), 侵蚀-沉积显著影响地杆菌科 (Geobacteraceae)、黄杆菌科 (Xanthomonadaceae)、纤线杆菌科 (Ktedonobacteraceae)、丙酸杆菌科 (Propionibacteriaceae) 的相对丰度。

在真菌门水平中 (图 5c), 侵蚀-沉积显著影响子囊菌门 (Ascomycota)、担子菌门 (Basidiomycota) 的相对丰度。同时, 在真菌科水平中 (图 5d), 侵蚀-沉积显著影响 Piskurozymaceae 科、Helotiales_fam_Incertae_sedis 科的相对丰度。



注: 图中小写字母表示存在显著差异。*, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$ 。Note: Lowercase letters in the figure indicate significant differences. *, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$.

图 5 不同坡位细菌 (a, b) 和真菌 (c, d) 在门、科水平差异性显著物种的相对丰度

Fig. 5 Relative abundance of bacterial (a, b) and fungal (c, d) species with significant differences at the phylum and family levels in different slope positions

2.3 土壤理化性质对土壤微生物群落的影响

使用冗余分析 (RDA) 进一步分析了环境因子与受侵蚀-沉积影响显著的细菌群落之间的关系 (图 6a~图 6b)。如图 6a 所示, 土壤 AK、AP、SOC 是对甲烷氧化菌门 (Methylomirabilota) 和肠杆菌门 (Entothionellaeota) 影响较大的正相关环境因子, 而 BD、pH 是影响较大的负相关环境因子。除了 SSWC、pH 外, 其他环境因子对脱硫杆菌门 (Desulfobacterota) 均有着较大的影响, 其中 BD 是影响最大的正相关因子, 而其余因子均为负相关。此外, RDA 结果 (图 6b) 表明, SOC、MWD、MBC、TP、AP 是对黄杆菌科 (Xanthomonadaceae)、纤线杆菌科 (Ktedonobacteraceae) 影响较大的正相关因子, 而 BD 是影响最大的负相关因子。环境因子对黄杆菌科 (Xanthomonadaceae) 和纤线杆菌科 (Ktedonobacteraceae) 的影响与其对地杆菌科 (Geobacteraceae) 和丙酸杆菌科 (Propionibacteriaceae) 的影响相反。

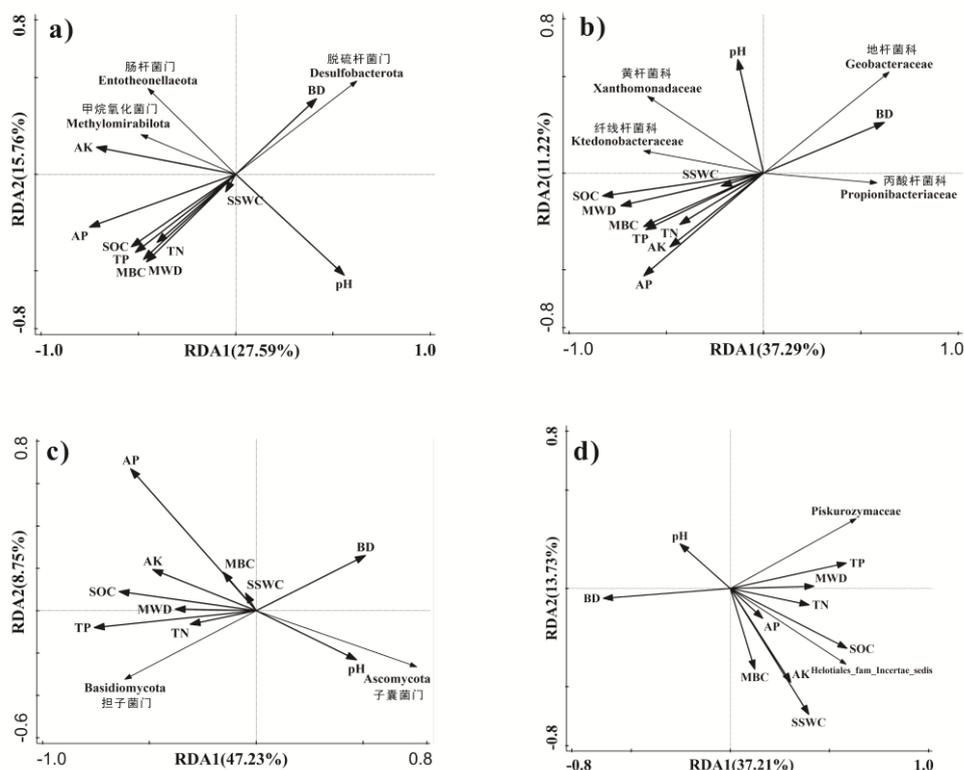


图 6 细菌 (a, b) 和真菌 (c, d) 门、科水平下差异性显著物种的冗余分析 (RDA)

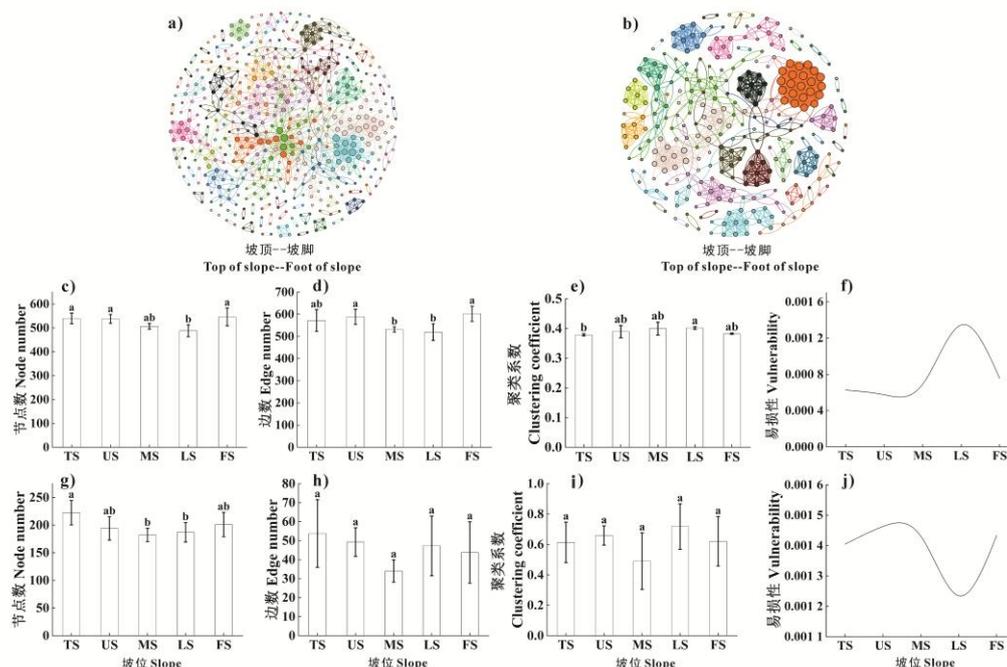
Fig. 6 Redundancy analysis (RDA) of bacterial (a, b) and fungal (c, d) species with significant differences at the phylum and family levels

真菌群落的 RDA 结果如图 6c~图 6d 所示。如图 6c, 土壤性质对子囊菌门 (Ascomycota) 和担子菌门 (Basidiomycota) 的影响效应相反。BD 和 pH 对子囊菌门 (Ascomycota) 具有积极影响, 而对担子菌门 (Basidiomycota) 具有消极影响。土壤 TP、SOC、AP、AK 对担子菌门 (Basidiomycota) 有着较大的积极影响, 而 SOC、TP、AP、AK 对子囊菌门 (Ascomycota) 有着较大的负影响。此外, RDA 结果 (图 6d) 表明, BD 和 pH 对 Piskurozymaceae 科、Helotiales_fam_Incertae_sedis 科有一定程度的负影响, 其他土壤性质与两者均为正相关。其中, SOC、TP、MWD 对 Piskurozymaceae 科有着较大影响, SOC、SSWC、AK 对 Helotiales_fam_Incertae_sedis 科有着较大影响。

2.4 土壤微生物共现网络复杂性和稳定性

图 7a 和图 7b 分别为细菌和真菌的综合网络图。图 7c~图 7j 为侵蚀-沉积作用下坡面细菌和真菌的子网络拓扑特征值及易损性值变化情况。侵蚀-沉积对细菌共现网络复杂性的影响显著，但网络拓扑参数的变化规律并不一致（图 7c~图 7e）。细菌不同点位的节点数大小顺序为：546（坡脚）>540（坡顶）>538（坡上）>507（坡中）>488（坡下），边数大小顺序为：602（坡脚）>589（坡上）>572（坡顶）>531（坡中）>520（坡下）。两者均随侵蚀强度的增大呈递减趋势，而在沉积地点得到提高。土壤侵蚀强度的增大也导致了细菌网络聚类系数增加，聚类系数大小顺序为：0.38（坡顶）<0.39（坡上）<0.40（坡中）<0.41（坡下）。此外，细菌共现网络的易损性出现了明显的变化趋势（图 7f）：从坡顶（0.000 63）升至坡下最大（0.001 345）。整体而言，侵蚀降低了细菌网络稳定性，而沉积作用相反。

侵蚀-沉积对真菌共现网络拓扑特征参数具有不同的影响（图 7g~图 7i）。侵蚀-沉积对真菌共现网络节点数的影响显著，而对边数、聚类系数的影响并不显著。侵蚀-沉积现象的发生使得真菌网络节点数呈现出先逐渐变小后增大的趋势：节点数由 223（坡顶）下降至 187（坡下）后再上升至 201（坡脚）。边数和聚类系数均是在坡中位置达到最小值后在坡下和沉积部位有所上升。随着侵蚀的加剧，真菌共现网络的易损性呈现出先逐渐上升后下降的趋势：易损性在坡上位置达到最大值（0.001 46）后开始下降，并在坡下位置达到最小值（0.001 23），但随后在坡脚沉积部位又开始逐渐上升（图 7j）。



注：不同的小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。Note: Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

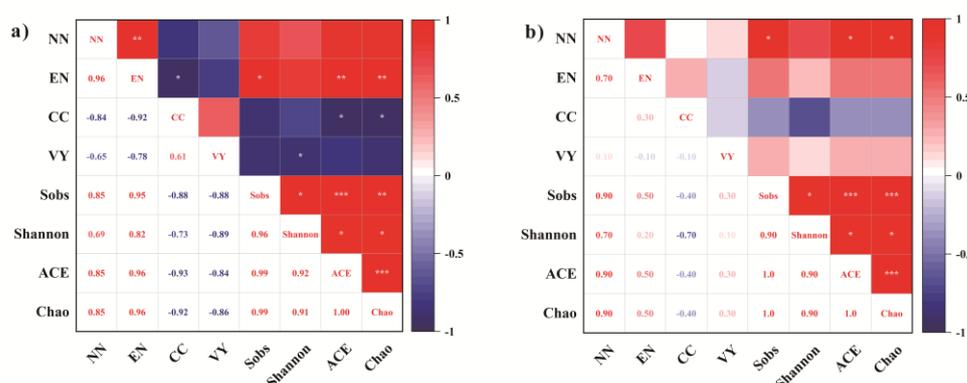
图 7 土壤微生物 (a. 细菌, b. 真菌) 坡顶至坡脚共现网络及稳定性 (c~f 分别为细菌共现网络的子网络拓扑特征节点数、边数、聚类系数、易损性, g~j 分别为真菌共现网络的子网络拓扑特征节点数、边数、聚类系数、易损性)

Fig. 7 Soil microbial (a. bacteria, b. fungi) co-occurrence network and stability (c-f are the number of nodes, edges, clustering coefficients, and vulnerability of the sub-network topological features of the bacterial co-occurrence network, and g-j are the number of nodes, edges, clustering coefficients, and vulnerability of the sub-network topological features of the fungal co-occurrence network, respectively.)

细菌和真菌的共现网络与多样性之间呈现出不同的相关性 (图 8a~图 8b)。如图 8a 所示, 细

菌网络易损性与聚类系数存在正相关（相关系数 $r=0.61$ ），而与节点数、边数存在负相关（相关系数 r 分别为 -0.65 、 -0.78 ）。同时，易损性与细菌 α 多样性存在负相关，其中与香农指数存在显著负相关（ $P<0.05$, $r=-0.89$ ）。此外，聚类系数与细菌 α 多样性存在负相关，其中与 ACE、Chao 指数存在显著负相关（ $P<0.05$, 相关系数 r 分别为 -0.93 、 -0.92 ）。节点数、边数与细菌 α 多样性存在正相关。其中，边数与 ACE 指数、Chao 指数存在极显著正相关（均为 $P<0.01$, 相关系数 0.96 ），与物种数存在显著正相关（ $P<0.01$, $r=0.95$ ）。聚类系数与节点数存在负相关，与边数存在显著负相关（ $P<0.05$, $r=-0.92$ ）。总体而言，细菌共现网络的稳定性、复杂性、多样性三者间存在较强的相关性及其显著性。

真菌共现网络的稳定性也与复杂性、多样性之间存在不同的相关性（图 8b）。稳定性和复杂性两者与真菌 α 多样性之间存在较弱的相关性。具体而言，易损性与聚类系数、边数存在负相关，而与节点数存在正相关。同时，易损性与真菌 α 多样性存在正相关。此外，聚类系数与真菌 α 多样性有较强的负相关，而与边数正相关。边数与节点数、真菌 α 多样性间有着较强的正相关。节点数与真菌 α 多样性存在强正相关，其中与物种数、ACE 指数、Chao 指数存在显著正相关（均为 $P<0.05$, $r=0.90$ ）。总体而言，真菌共现网络的稳定性、复杂性、多样性三者间存在较弱的相关性及显著性。



注：图中 NN 表示节点数，EN 表示边数，CC 表示聚类系数，VY 表示易损性。 Note: NN denotes Node number, EN denotes Edge number, CC denotes Clustering coefficient, and VY denotes Vulnerability in the figure.

图 8 微生物 (a.细菌, b.真菌) 共现网络复杂性、稳定性与多样性热图

Fig. 8 Heat map of microbial (a. bacteria, b. fungi) co-occurrence network complexity, stability and diversity

3 讨论

3.1 土壤理化性质和微生物多样性对侵蚀-沉积的反应

土壤侵蚀会导致坡面土壤团聚体破碎、分离、输移，进而使得土壤结构破坏、土壤养分再分布^[2]。本研究结果表明，随着侵蚀强度的加剧，土壤中的 SOC、TN、TP 含量及团聚体水稳性 (MWD) 均显著下降，而在沉积点位土壤 SOC、TN、AP 含量及团聚体水稳性 (MWD) 呈上升趋势（表 1）。这与方华军等^[16]对黑土坡耕地的研究结果一致。同时，本研究结果表明侵蚀显著降低了微生物 α 多样性，而沉积作用相反（图 2）。该结果与莫帅豪等^[8]对坡面不同空间位置土壤微生物数量分布的研究结论相似。这可能是因为侵蚀-沉积导致坡面表层土壤的有机质、团聚体结构空间分布格局重置，影响了土壤微生物的能量来源及生存环境^[17]，从而造成土壤微生物活动变化。本研究结果也表明 SOC、MWD 与微生物的多样性存在显著的正相关性，而与 BD 存在负相关（图

3)。具体而言, 土壤侵蚀会降低土壤中 SOC 等养分含量, 而沉积有利于它们富集, 所以土壤侵蚀限制土壤养分资源的同时也会限制细菌及真菌的生命活动, 并直接导致两者的 α 多样性下降; 而在沉积地点, 土壤养分富集则会提升微生物多样性。同时, 土壤侵蚀造成的 BD 增加和 MWD 下降会导致土壤结构恶化, 造成土壤保水和蓄水能力降低, 这使得团聚体更容易被破坏。此外, 本研究结果显示 pH 与微生物的多样性无显著相关性 (图 3)。一方面, 这可能与黑土丰富的有机质含量有关。因为有机质含有丰富的碳酸基团和羧基, 它们可与氢离子或氢氧根离子发生反应, 从而在一定程度上中和酸碱性物质。这可以减轻外部因素对土壤 pH 的影响, 有助于维持土壤 pH 的相对稳定。本研究也显示不同坡位 pH 间并未出现显著差异 (表 1)。当 pH 的变化较小时, 其对微生物活动及多样性的影响可能不明显^[18]。另一方面, pH 较小变动可能也影响了部分微生物, 但微生物具有不同的 pH 耐受性和适应性^[19], 即使某些微生物对特定 pH 条件不适应, 其他大多数微生物仍可在该环境中进行活动, 这就可能表现出 pH 对微生物多样性的影响不显著。总体而言, 上述内容可说明侵蚀-沉积对土壤微生物多样性的坡面空间分布有着重要影响。

3.2 侵蚀-沉积导致土壤微生物群落结构发生变化

就物种组成而言, 侵蚀-沉积未改变细菌和真菌门、科水平的主要优势菌群, 但导致了其主要优势菌群相对丰度的变化 (图 4)。在侵蚀-沉积作用的影响下, 细菌门、科水平的主要优势菌群相对丰度变化不明显; 而真菌门、科水平的主要优势菌群相对丰度变化较细菌明显。即侵蚀-沉积对土壤微生物群落结构的影响在真菌和细菌之间存在差异。这可能与细菌、真菌自身的功能、生长速率、代谢差异有关^[20]。真菌主要参与的是有机物的分解过程^[21], 而细菌不仅参与有机物的分解还参与氮的固定、养分循环等过程^[22]。这种差异可能会导致真菌更容易受到侵蚀-沉积的影响, 因为它们更加依赖于有机物质。此外, 真菌和细菌的生长速率和代谢方式也存在显著差异。细菌具有较快的生长速率和代谢速率, 是土壤碳快循环 (分解、呼吸作用) 的重要调节者^[21], 而相较于细菌, 真菌具有较慢的生长速率, 主要参与难降解的有机物处理和土壤碳的慢循环 (深层碳储存、矿化释放等)^[23]。当侵蚀-沉积导致土壤环境发生剧烈变化时, 细菌能够较真菌更加快速地适应这些变化。

本研究也统计了侵蚀-沉积显著影响的细菌和真菌门、科水平的物种, 在侵蚀-沉积作用下它们的相对丰度出现了不同的变化趋势 (图 5)。在细菌门、科水平, 冗余分析结果分别解释了土壤性质对受侵蚀-沉积影响显著菌群总方差的 43.35%、48.51%; 在真菌门、科水平, 冗余分析结果分别解释了受侵蚀-沉积影响显著菌群总方差的 55.98%、50.94% (图 6)。这与之前研究的结果类似^[24], 即侵蚀-沉积对有机碳、全磷、速效钾、容重、平均重量直径等的显著影响导致了菌群受侵蚀-沉积影响变化显著。这可能是因为菌落对这些土壤性质的变化较敏感所导致的^[25-26]。具体而言, 有机质和养分含量的改变可直接影响土壤微生物的生长代谢速率, 使得其相对丰度出现明显变化^[27]。此外, 侵蚀-沉积使土壤结构发生改变, 造成土壤压实、减少土壤孔隙, 这会影响到土壤水分和氧气含量, 造成微生物水热环境变化并进一步影响微生物活动^[28-29]。这也说明今后在研究受侵蚀-沉积影响显著菌群的群落变化时可能不仅要考虑土壤养分和结构的影响, 还应直接考虑其他因素如土壤温度、水分等的影响^[30-31]。

3.3 侵蚀-沉积对土壤微生物共现网络复杂性及稳定性的影响

本研究结果表明, 侵蚀-沉积对细菌共现网络复杂性和稳定性有着重要影响: 侵蚀降低了细菌共现网络的节点数、边数, 增加了聚类系数; 而沉积则增加了细菌共现网络的节点数、边数, 降低了聚类系数 (图 7c~图 7e)。这可能是侵蚀-沉积引起了微生物多样性改变及物种共生竞争关系变化所导致的^[26, 32]。首先, 本研究显示, 侵蚀会降低细菌多样性, 而沉积作用相反 (图 2)。土壤微生物的细菌多样性又与网络复杂性有着密切联系 (图 8a)。因此, 当侵蚀-沉积引起细菌多样性发生变化时, 可能导致细菌共现网络复杂性发生相应变化。其次, 侵蚀-沉积所带来的环境干扰可能会加强物种间的竞争、共生关系, 对物种的生存带来重大影响^[33-34]。未受到侵蚀影响时,

微生物对土壤中充足的共用物质的使用以及微生物群落间充足代谢产物的相互利用,可有效降低微生物种群之间发生资源的争夺。当侵蚀发生时,具有较大动能的径流不仅会直接碰撞、剪切造成土壤微生物的死亡、裂解^[35],也会引起土壤中微生物可用资源(养分、共用物质等)下降。物种数及共用物质的减少,会导致群落原有物种间共生关系的减弱,即表现出侵蚀降低了细菌共现网络的节点数、边数。同时,这势必会造成与同一个物种互惠共生的其他物种间的竞争,以及可能使得它们与其他更多的物种建立联系,以此来增强自己的生存概率,即表现出侵蚀增加了微生物网络的聚类系数。在沉积地点,养分富集(表 1)、细菌共现网络节点数和边数的上升(图 7c, d)、聚类系数的下降(图 7e)也支持了此解释。此外,本研究结果显示侵蚀降低了细菌共现网络的稳定性(图 7f)。究其原因,这可能是由于侵蚀对网络复杂性的影响所造成的。这与 Yuan 等^[15]的研究结果类似,恶劣的环境变化会导致细菌共现网络稳定性的下降,可能是环境变化对共现网络复杂性的影响所引起的。本研究结果也表明细菌网络节点数和边数对稳定性有着促进作用,而聚类系数有着负作用(图 8a)。总体而言,土壤侵蚀会降低土壤细菌共现网络稳定性和细菌网络中的物种数量及其相互作用。同时,土壤侵蚀也会使得细菌网络中的物种彼此聚集。

侵蚀-沉积对真菌共现网络复杂性的影响并不明显(图 7g~图 7i)。与细菌网络相同,真菌多样性也与土壤理化性质、网络复杂性存在相关性(图 3, 图 8b)。但侵蚀-沉积作用仅对真菌共现网络中的节点数产生显著影响(图 7g)。这或许是真菌物种功能冗余导致的^[36]。侵蚀-沉积降低了真菌网络中的物种数,但是由于功能冗余,物种数的减少并未影响物种间的作用。所以侵蚀-沉积未造成真菌网络物种间联系的变化,即对网络边数、聚类系数的影响不显著。此外,本研究的结果还表明,随着土壤侵蚀的加剧,真菌共现网络稳定性出现了先略微下降后逐渐增大的趋势(图 7j)。这可能是真菌在适应侵蚀带来的环境胁迫所产生的结果^[37-38]。在坡上位置时土壤侵蚀导致真菌赖以生存的养分含量下降,造成真菌多样性下降,最终使得真菌网络稳定性也在逐渐下降。而在随后的一个阶段内真菌群落开始逐渐适应侵蚀所带来的环境压力,在这种环境压力进行自然选择,即减少物种并增强已有物种间的联系,逐渐构建一个较原有网络更加稳定的网络,以此来适应环境。如图 7g~图 7i 所示,真菌网络中节点数、边数、聚类系数在坡顶至坡下间的变化似乎也符合这样的解释。而在沉积位置,当养分条件得到改善时真菌网络中物种重新增加(多样性增加),使得真菌群落向着坡顶群落演化(复杂性增加),真菌网络稳定性也逐渐上升至坡顶水平。

4 结论

通过对典型黑土区坡耕地土壤理化性质及微生物特征研究,得出侵蚀-沉积对土壤微生物多样性及结构的坡面空间分布有着重要影响。侵蚀-沉积会显著降低细菌和真菌的 α 多样性。此外,侵蚀-沉积导致坡耕地真菌群落组成丰度变化显著,而细菌群落变化不显著。侵蚀-沉积对细菌共现网络复杂性和稳定性有着显著影响,而对真菌共现网络复杂性的影响并不明显,且不同的侵蚀强度和沉积对真菌共现网络稳定性的影响具有差异。土壤养分及土壤结构可能是土壤微生物群落变化的重要驱动因素。在今后的研究中还应考虑其他因素,如土壤温度、水分等对土壤微生物的影响。本研究揭示了侵蚀-沉积作用下黑土区坡耕地土壤微生物多样性及群落结构的变化及其驱动因素,为进一步了解黑土区坡耕地土壤理化性质与微生物的相互作用提供了一定的理论依据。

参考文献 (References)

- [1] Fan H M, Cai G G, Wang H S. Condition of soil erosion in phaeozem region of Northeast China[J]. Journal of Soil and

- Water Conservation, 2004, 18(2): 66-70. [范昊明, 蔡强国, 王红闪. 中国东北黑土区土壤侵蚀环境[J]. 水土保持学报, 2004, 18(2): 66-70.]
- [2] Zhang G H, Yang Y, Liu Y N, et al. Advances and prospects of soil erosion research in the black soil region of northeast China[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2022, 36(2): 1-12. [张光辉, 杨扬, 刘瑛娜, 等. 东北黑土区土壤侵蚀研究进展与展望[J]. 水土保持学报, 2022, 36(2): 1-12.]
- [3] Kong Y L, Qin H, Zhu C Q, et al. Research progress on the mechanism by which soil microorganisms affect soil health[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61(2): DOI: [10.11766/trxb202301200448](https://doi.org/10.11766/trxb202301200448). [孔亚丽, 秦华, 朱春权, 等. 土壤微生物影响土壤健康的作用机制研究进展[J]. 土壤学报, 2024, 61(2): DOI: [10.11766/trxb202301200448](https://doi.org/10.11766/trxb202301200448).]
- [4] Li Y Z, Zhang J Z, Jia J Y, et al. Research progresses on farmland soil ecosystem multifunctionality[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(5): 1177-1189. [李奕赞, 张江周, 贾吉玉, 等. 农田土壤生态系统多功能性研究进展[J]. 土壤学报, 2022, 59(5): 1177-1189.]
- [5] Zhang J Z, Li Y Z, Li Y, et al. Advances in the indicator system and evaluation approaches of soil health[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(3): 603-616. [张江周, 李奕赞, 李颖, 等. 土壤健康指标体系与评价方法研究进展[J]. 土壤学报, 2022, 59(3): 603-616.]
- [6] Wei H M, Zheng F L, Feng Z Z, et al. Responses of soil nutrients to soil erosion and deposition at watershed scale in the thin layer Mollisol area of Northeast China[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2021, 35(4): 49-54 [魏晗梅, 郑粉莉, 冯志珍, 等. 薄层黑土区流域尺度土壤养分对侵蚀-沉积的响应[J]. 水土保持学报, 2021, 35(4): 49-54.]
- [7] Feng Z Z, Zheng F L, Yi Y. Responses of microbial biomass carbon and nitrogen to erosion and deposition in black soil thin in depth[J]. Acta Pedologica Sinica, 2017, 54(6): 1332-1344. [冯志珍, 郑粉莉, 易祎. 薄层黑土微生物生物量碳氮对土壤侵蚀-沉积的响应[J]. 土壤学报, 2017, 54(6): 1332-1344.]
- [8] Mo S H, Zheng F L, Feng Z Z, et al. Effects of soil erosion and deposition on the spatial distribution of soil microbial quantity in Mollisol area of Northeast China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(3): 685-693. [莫帅豪, 郑粉莉, 冯志珍, 等. 典型黑土区侵蚀-沉积对土壤微生物数量空间分布的影响[J]. 应用生态学报, 2022, 33(3): 685-693.]
- [9] Yi Y, Zheng F L, Wang B, et al. Spatial distribution of soil microbial community on sloping farmlands in typical black soil region[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2013, 33(6): 42-45, 50. [易祎, 郑粉莉, 王彬, 等. 典型黑土区坡耕地土壤微生物群落数量的空间分布研究[J]. 水土保持通报, 2013, 33(6): 42-45, 50.]
- [10] Li H Q, Zhu H S, Qiu L P, et al. Response of soil OC, N and P to land-use change and erosion in the black soil region of the Northeast China[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2020, 302: 107081.
- [11] Six J, Elliott E T, Paustian K, et al. Aggregation and soil organic matter accumulation in cultivated and native grassland soils[J]. Soil Science Society of America Journal, 1998, 62(5): 1367-1377.
- [12] Shao M A, Wang Q J, Huang M B. Soil physics[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006. [邵明安, 王全九, 黄明斌. 土壤物理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.]
- [13] Bao S D. Agrochemical analysis of soil[M]. 3rd Ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000. [鲍土旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社. 2000.]
- [14] Chen D D, Huo L L, Zhao L, et al. Contribution of water and heat factors to spatial variability of soil microbial biomass carbon and nitrogen in Qinghai alpine grassland: Based on enhanced regression tree model[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2023, 32(7): 1207-1217. [陈懂懂, 霍莉莉, 赵亮, 等. 青海高寒草地水热因子对土壤微生物生物量碳、氮空间变异的贡献——基于增强回归树模型[J]. 生态环境学报, 2023, 32(7): 1207-1217.]
- [15] Yuan M M, Guo X, Wu L W, et al. Climate warming enhances microbial network complexity and stability[J]. Nature Climate Change, 2021, 11: 343-348.
- [16] Fang H J, Yang X M, Zhang X P, et al. Effects of soil erosion and deposition on loss and accumulation of soil organic carbon in physical fractions[J]. Acta Pedologica Sinica, 2007, 44(3): 467-474. [方华军, 杨学明, 张晓平, 等. 黑土坡耕地侵蚀和沉积对物理性组分有机碳积累与损耗的影响[J]. 土壤学报, 2007, 44(3): 467-474.]

- [17] Shen C C, Ni Y Y, Liang W J, et al. Distinct soil bacterial communities along a small-scale elevational gradient in alpine tundra[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 582.
- [18] Lauber C L, Strickland M S, Bradford M A, et al. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, 40(9): 2407-2415.
- [19] Baldrian P, López-Mondéjar R. Microbial genomics, transcriptomics and proteomics: New discoveries in decomposition research using complementary methods[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2014, 98(4): 1531-1537.
- [20] Sun S, Li S, Avera B N, et al. Soil bacterial and fungal communities show distinct recovery patterns during forest ecosystem restoration[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, 83(14): e00966-17.
- [21] Rinnan R, Bååth E. Differential utilization of carbon substrates by bacteria and fungi in tundra soil[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(11): 3611-3620.
- [22] Wang F, Chen Y Z, Wu Z D, et al. Effects of planting patterns and slope positions on soil bacterial community structure and functional groups in tea gardens[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(20): 8435-8452. [王峰, 陈玉真, 吴志丹, 等. 种植模式和坡位对茶园土壤细菌群落结构及功能类群的影响[J]. *生态学报*, 2022, 42(20): 8435-8452.]
- [23] Rousk J, Bååth E. Fungal biomass production and turnover in soil estimated using the acetate-in-ergosterol technique[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(8): 2173-2177.
- [24] Yan S X, Liu M, Liu C X, et al. Soil microbial diversity is higher in pure stands of moso bamboo than in pure stands of Chinese fir[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(6): 1704-1717. [严淑娴, 刘茗, 刘彩霞, 等. 毛竹纯林土壤微生物多样性高于杉木纯林[J]. *土壤学报*, 2022, 59(6): 1704-1717.]
- [25] Xiong Y, Zheng L, Shen R F, et al. Effects of nitrogen deficiency on microbial community structure in rhizosphere soil of wheat[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(1): 218-230. [熊艺, 郑璐, 沈仁芳, 等. 缺氮胁迫对小麦根际土壤微生物群落结构特征的影响[J]. *土壤学报*, 2022, 59(1): 218-230.]
- [26] Zeng W A, Yang Z Y, Huang Y, et al. Response of soil bacterial community structure and co-occurrence network topology properties to soil physicochemical properties in long-term continuous cropping farmland[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(6): 2403-2416. [曾维爱, 杨昭玥, 黄洋, 等. 长期连作农田土壤细菌群落结构和共现网络拓扑性质对土壤理化性质的响应[J]. *微生物学报*, 2022, 62(6): 2403-2416.]
- [27] Liu H T, Wang X, Song X Q, et al. Generalists and specialists decomposing labile and aromatic biochar compounds and sequestering carbon in soil[J]. *Geoderma*, 2022, 428: 116176.
- [28] Dong X F, Liu C, Ma D L, et al. Organic carbon mineralization and bacterial community of active layer soils response to short-term warming in the Great Hing'an Mountains of Northeast China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 802213.
- [29] Wagg C, Bender S F, Widmer F, et al. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(14): 5266-5270.
- [30] Li D, Xiao X, Sun B, et al. Co-occurrence network of bacterial communities in mollisol soils under increasing hydrotherma conditions[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(6): 1715-1727. [李东, 肖娴, 孙波, 等. 水热增加下黑土细菌群落共生网络特征[J]. *微生物学报*, 2021, 61(6): 1715-1727.]
- [31] Yang Y F, Wang C X, Liang F, et al. Changes of soil cultivable microorganisms in seasonal freezing and thawing period under winter irrigation and influencing factors[J]. *Soils*, 2023, 55(3): 569-577. [杨跃发, 王春霞, 梁飞, 等. 冬灌条件下季节性冻融期农田土壤可培养微生物数量变化及其影响因素[J]. *土壤*, 2023, 55(3): 569-577.]
- [32] Guo J J, Ling N, Chen Z J, et al. Soil fungal assemblage complexity is dependent on soil fertility and dominated by deterministic processes[J]. *New Phytologist*, 2020, 226(1): 232-243.
- [33] Violle C, Pu Z C, Jiang L. Experimental demonstration of the importance of competition under disturbance[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(29): 12925-12929.
- [34] Shade A, Peter H, Allison S D, et al. Fundamentals of microbial community resistance and resilience[J]. *Frontiers in*

- Microbiology, 2012, 3: 417.
- [35] Huang J Q, Li Z W, Zeng G M, et al. Microbial responses to simulated water erosion in relation to organic carbon dynamics on a hilly cropland in subtropical China[J]. Ecological Engineering, 2013, 60: 67-75.
- [36] Wertz S, Degrange V, Prosser J I, et al. Decline of soil microbial diversity does not influence the resistance and resilience of key soil microbial functional groups following a model disturbance[J]. Environmental Microbiology, 2007, 9: 2211-2219.
- [37] Hogle S L, Ruusulehto L, Cairns J, et al. Localized coevolution between microbial predator and prey alters community-wide gene expression and ecosystem function[J]. ISME Journal, 2023, 17(4): 514-524.
- [38] Martiny J B H, Martiny A C, Brodie E, et al. Investigating the eco-evolutionary response of microbiomes to environmental change[J]. Ecology Letters, 2023, 26(S1): S81-S90.

(责任编辑: 陈荣府)