植物生态学报 2025, **49** (9): 1556-1568 DOI: 10.17521/cjpe.2024.0362
Chinese Journal of Plant Ecology CSTR: 32100.14.cjpe.2024.0362

科尔沁沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌-细菌共现模式

滕安萍[1] 刘明慧[1] 高广磊[1,2,3,4,5*] 丁国栋[1,3,4,5] 张 英[1,4,5] 李启研[1]

[1]北京林业大学水土保持学院, 北京 100083; [2]林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083; [3]宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站, 宁夏盐池 751500; [4]林业生态工程教育部工程研究中心, 北京 100083; [5]水土保持国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083

摘 要 土壤真菌-细菌群落的相互作用对于维持微生境平衡至关重要。然而, 目前对于真菌-细菌群落共现模式的主要调控因素尚不清楚。为揭示科尔沁沙地樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)人工林土壤真菌-细菌群落间相互作用, 以中龄、近熟和成熟樟子松人工林土壤为研究对象, 以沙质草地为对照, 基于16S rRNA高通量测序技术, 采用分子生态网络分析法比较分析樟子松人工林土壤真菌-细菌网络特征及其影响因素。研究结果表明: (1)随林龄增加, 土壤真菌-细菌网络复杂性降低。中龄林真菌-细菌群落交互最密集, 网络抗干扰能力最强, 稳定性最高。与樟子松人工林相比, 沙质草地土壤真菌-细菌网络更复杂。人工林和沙质草地均以细菌群落间的协同关系为主, 表明细菌群落间的相互作用更加密集。(2)关键节点在不同林龄土壤真菌-细菌网络中存在差异且均为细菌运算分类单元(OTU)。中龄林网络关键节点最多, 其中变形菌门的关键节点占比最大。酸杆菌门在中龄林和近熟林共生网络中均为关键节点, 表明变形菌门和酸杆菌门在维持真菌-细菌网络稳定中起关键作用, 而沙质草地未识别到关键节点。(3)人工林土壤真菌-细菌网络复杂性主要受土壤速效磷含量和土壤含水量的影响, 网络稳定性与土壤有机质和速效磷含量显著相关。研究结果有助于深入理解科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌共现网络特征, 服务樟子松人工林的可持续经营管理。

关键词 樟子松; 微生物; 共现网络; 土壤; 林龄

滕安萍, 刘明慧, 高广磊, 丁国栋, 张英, 李启研 (2025). 科尔沁沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌-细菌共现模式. 植物生态学报, 49, 1556-1568. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0362

Soil fungal-bacterial co-occurrence network of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert

TENG An-Ping[1], LIU Ming-Hui[1], GAO Guang-Lei[1,2,3,4,5*], DING Guo-Dong[1,3,4,5], ZHANG Ying[1,4,5], and LI Qi-Yan[1]

[1]School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; [2]State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing 100083, China; [3]Yanchi Ecology Research Station of the Mu Us Desert, Yanchi, Ningxia 751500, China; [4]Engineering Research Centre of Forestry Ecological Engineering, Ministry of Education, Beijing 100083, China; and [5]Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing 100083, China

Abstract

Aims The interactions between soil fungal and bacterial communities are crucial for maintaining microhabitat balance. However, the key factors regulating their co-occurrence patterns remain poorly understood. The study aims to reveal the interactions between fungal and bacterial communities in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in Horqin Desert. Soil samples were collected from plantations of different stand ages (half-mature, near-mature, and mature forest) with a reference sandy grassland as control.

Methods Based on the 16S rRNA high-throughput sequencing technology, molecular ecological network analysis was conducted to investigate the characteristics and driving factors of soil fungal-bacterial networks in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations.

Important findings The results revealed that: (1) as stand age increased, the complexity of soil fungal-bacterial network decreased. The half-mature forest exhibited the most intense fungal-bacterial interactions, with the highest stability and resistance to disturbance. In contrast, the sandy grassland displayed a more complex network overall. The synergistic relationships predominated among bacterial communities in both the plantation and sandy

收稿日期Received: 2024-10-20 接受日期Accepted: 2025-08-25
基金项目: 国家自然科学基金(32371962)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (32371962).
* 通信作者Corresponding author (gaoguanglei@bjfu.edu.cn)

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

grassland, indicating a more intensive interaction within bacterial communities. (2) Key nodes of the soil fungal-bacterial network varied across different stand ages, with all identified key nodes being bacterial operational taxonomic units (OTUs). The half-mature forest exhibited the highest number of key nodes, with Proteobacteria representing the largest proportion. Acidobacteria were identified as key nodes in the co-occurrence networks of both the half-mature and near-mature forests. These results suggest that Proteobacteria and Acidobacteria play crucial roles in maintaining the stability of the fungal-bacterial network, while no key nodes were identified in the sandy grassland. (3) The complexity of soil fungal-bacterial network was primarily influenced by soil available phosphorus and water content, while the network's stability was significantly correlated with soil organic matter and available phosphorus content. These findings enhance our understanding of the soil fungal-bacterial co-occurrence network and provide valuable insights for the sustainable management of *P. sylvestris* var. *mongolica* plantations.

Key words *Pinus sylvestris* var. *mongolica*; microorganisms; co-occurrence network; soil; stand age

Teng AP, Liu MH, Gao GL, Ding GD, Zhang Y, Li QY (2025). Soil fungal-bacterial co-occurrence network of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 49, 1556-1568. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0362

真菌和细菌群落调节养分循环及有机质分解等生态过程(Delgado-Baquerizo et al., 2016)。通过协同、竞争等生态作用, 真菌和细菌群落彼此联系形成共现网络, 这些复杂网络会受到非生物因素的影响(如土壤理化性质和养分状况) (Yuan et al., 2021)。土壤真菌-细菌群落的关联对于微生物群落结构和微生境平衡至关重要(Hassani et al., 2018), 它们共享生态位和营养资源, 对有限养分的竞争会影响植物生长的稳定性和持久性(Bai et al., 2022)。同时, 生态过程也需要通过真菌-细菌群落彼此间相互作用共同驱动(Fierer, 2017)。近年来, 共现网络分析逐渐成为研究微生物群落结构和功能的重要工具, 通过分析微生物之间的协同和竞争关系, 揭示微生物群落的动态变化及其对环境变化的响应(梁雪丽等, 2024)。网络分析获得的拓扑参数可以通过关键物种研究群落功能及稳定性(Barberán et al., 2012; Greenblum et al., 2012; Chow et al., 2014), 在微生物生态学中得到了广泛的应用(Hirano & Takemoto, 2019; Zhao et al., 2024)。然而, 大多数研究集中于孤立的土壤细菌或真菌群落网络结构, 对真菌-细菌共现模式及主要影响因素的认知尚不明确。

林分老化过程中, 林地土壤理化性质发生改变, 导致土壤微生物群落结构和组成改变, 从而引起群落间相互作用的改变, 导致真菌和细菌群落共生网络的复杂性和稳定性差异显著(Deng et al., 2023)。已有研究证实, 土壤含水量、有机质含量、有效磷和有效钾含量影响土壤真菌和细菌群落的相互作用(Zhong et al., 2022)。真菌-细菌群落相互作用的任何变化都可能潜在地影响植物生产力及其功能(Chen et al., 2023)。腐生真菌和细菌的联合活性可以促进分解速率, 细菌不仅能够利用真菌菌丝作为管道在土壤中移动, 也可以将菌丝作为食菌细菌的能量来源进而完成土壤中腐烂有机物的分解过程。异养细菌之间的相互作用能够促进有机质的分解(Fierer, 2017), 纤维素的分解也需要多种细菌之间的协同互作(Pepe-Ranney et al., 2016)。因此, 有必要深入分析土壤真菌-细菌共现网络特征及其影响因素, 这对维持植物健康生长具有重要意义, 可以在一定程度上反映森林土壤的健康状况(Lupatini et al., 2014)。

樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)根系发达、耐瘠薄、较速生, 主要分布在我国北方风沙区, 是我国北方防风固沙林的优质树种(任悦等, 2019)。随着樟子松人工林的生长和演替, 其根系和凋落物对土壤微生物群落结构和功能产生重要影响。研究其微生物群落网络结构, 有助于更好地理解和优化其生态功能。这些网络的结构和功能直接影响土壤生态系统的健康和稳定性。此外, 樟子松林在不同生长阶段土壤环境和微生物群落会发生显著变化, 其发挥主要作用的菌种也并不相同。鉴于此, 本研究以科尔沁沙地不同林龄(26、32、43 a)樟子松人工林为对象, 以邻近地段未造林沙质草地为对照, 采用分子生物学和生态网络分析方法, 研究不同林龄樟子松人工林土壤真菌-细菌网络结构、稳定性及其影响因子。研究结果将有助于深入理解樟子松人工林生态系统的微生物动态变化, 为土壤管理和生态恢复提供科学依据, 同时也为樟子松人工林的可持续经营管理提供重要指导。

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0362

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于辽宁省阜新市章古台沙地国家森林公园(42.62°–42.83° N, 122.19°–122.50° E), 处于科尔沁沙地东南部。研究区原为科尔沁沙地东南缘的天然流动沙丘, 1952年设立章古台固沙造林试验区后, 逐步进行人工造林(主要为樟子松), 此前未开展农牧业或工业利用(郎明翰等, 2025)。该区属中温带亚湿润大陆性季风气候, 干燥多风沙, 土壤类型主要为风沙土, 地势平坦(郎明翰等, 2024)。年降水量为526.5 mm, 年蒸发量为1 932.7 mm, 年蒸发量大约为降水量的3倍。年平均气温为8.2 ℃, 昼夜温差大, 年日照时数2 615.2 h, 光照充足(李丹丹等, 2023)。研究区内主要乔木树种包括杨树(*Populus* spp.)、樟子松、油松(*Pinus tabuliformis*)等(Zhao et al., 2020)。

1.2 样品采集与处理

2017年, 在土壤微生物活动高峰期(7月), 以科尔沁沙地中龄(26 a)、近熟(33 a)和成熟(43 a)樟子松人工林为实验样地, 以邻近地段未造林沙质草地为对照样地(表1)。在不同林龄人工林内分别随机布设50 m × 50 m样地。每木检尺后, 随机选取每块樟子松人工林样地中5株间距为10 m以上的标准木作为采集对象, 去除地表覆盖物。使用环刀法和五点取样法在样地内采集深度为0–20 cm的土壤样本, 剔除植物根茎、杂草和小石块。每株标准木随机采集3个样品充分混合为1个, 每个样地共有5份土壤样本, 分别做好编号标记。在沙质草地内随机选取1 m × 1 m取样点, 与人工林取样方法相同, 每个取样点土样各3份并充分混合。共收集20个混合良好的土壤样品(4个地块× 5个重复)。采集的土壤微生物样本立即放入–4 ℃便携恒温箱并在72 h内带回实验室置入–80 ℃冰箱。

1.3 土壤真菌和细菌分子鉴定

将土壤样品使用PowerSoil® DNA Kit (Mo Bio Laboratories, Carlsbad, USA)分离试剂盒对土壤样品提取和纯化微生物DNA, 抽提的基因组DNA使用凝胶电泳检测样品质量, 使用微分光光度计检测DNA纯度。真菌ITS基因ITS1区域选择引物对ITS1F (5′-CTTGGTCATTTAGACGAAGTAA-3′)和ITS2 (5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′)进行扩增(Martin & Rygiewicz, 2005)。细菌16S rRNA基因V3–V4区选择引物338F (5′-CCTACGGGAGGCAGCAG-3′)和806R (5′-ATTACCGCGGCTGCTGG-3′)进行扩增(Caporaso et al., 2011) (表2)。合格的PCR产物使用Illumina MiSeq高通量测序系统(Illumina, San Diego, USA)测定。以97%相似度的运算分类单元(OTU)进行聚类统计, 得出界、门、纲、目、科、属、种各水平群落生物信息。

1.4 土壤理化性质测定

将新鲜土壤样品过0.15 mm筛后进行土壤理化性质的分析。采用烘干法测定土壤含水量, 使用pH

表1 科尔沁沙地樟子松人工林研究样地概况(平均值±标准差)
Table 1 Basic characteristics of the sample areas of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert (mean ± *SD*)

样地 Plot	林龄 Stand age (a)	平均树高 Average height (m)	平均胸径 Average DBH (cm)	林分密度 Stand density (plant·hm^{-2})	郁闭度 Canopy density
HQh	26	10.26 ± 1.47	16.93 ± 2.81	1 650	0.72
HQn	33	10.61 ± 1.03	14.06 ± 2.44	1 650	0.75
HQm	43	11.12 ± 1.74	21.07 ± 1.02	1 650	0.68
HQG	–	–	–	–	0.75

HQG, 草地; HQh, 中龄林; HQm, 成熟林; HQn, 近熟林。
HQG, grassland; HQh, half-matured forest; HQm, mature forest; HQn, near-mature forest. DBH, diameter at breast height.

表2 土壤细菌和真菌引物信息
Table 2 Soil bacterial and fungal primer information

	引物 Primer	引物序列(5′-3′) Primer sequence (5′-3′)	目标基因 Target genes	目标区 Target area
细菌 Bacteria	338F	CCTACGGGAGGCAGCAG	16S	V3–V4
	806R	ATTACCGCGGCTGCTGG		
真菌 Fungi	ITS1F	CTTGGTCATTTAGACGAAGTAA	ITS	ITS1
	ITS2	GCTGCGTTCTTCATCGATGC		

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

计测定土壤pH, 采用重铬酸钾稀释热法测定土壤有机质含量, 采用火焰分光光度法测定速效钾含量, 采用靛酚蓝比色法测定土壤全氮和铵态氮含量、采用钼锑抗比色法测定全磷和速效磷含量, 采用水杨酸比色法测定硝态氮含量。比色法测定均使用Smartchem 200全自动化学分析仪(AMS Alliance, Rome, Italy)。

1.5 数据处理与分析

使用Microsoft Excel 2016对原始数据进行整理。使用R 4.3.0软件的“Hmisc”包计算占3个以上样本的OTU间Pearson相关性(r > 0.7)与显著性(p < 0.05) (张颂安等, 2023)。利用BH法(Benjamini-Hochberg)矫正p值, 并使用R 4.1.2软件“igraph”包获得土壤真菌和细菌群落相关性矩阵和网络结构图。本研究的数据类型为每个样地有5个重复样本, 这5个重复样本的微生物OTU数据被整合用于构建一个共现网络(Barberán et al., 2012; Deng et al., 2012)。经验网络的节点和连接随机化1 000次得到随机网络, 比较其与分子生态网络之间的差异, 判断网络是否具有意义。网络拓扑性质由网络节点数、边数、正负相关、平均连通度、平均路径长度、平均聚类系数和模块化等指数表征(罗正明等, 2023)。以模块内连通度(Zi)和模块间连通度(Pi)为指标将节点(OTU)分为模块枢纽、网络枢纽、外围节点和连接节点4类(卢慧等, 2018)。关键节点是除了外围节点外的其他3种类型的节点(Deng et al., 2012), 关键节点在维持网络稳定性方面发挥着重要作用。为了衡量网络的稳定性, 根据网络节点之间形成边的正负相关性来计算正负内聚力(Hernandez et al., 2021), 通过移除网络50%的节点, 进行网络的鲁棒性测试(Herren & McMahon, 2017), 对均一化的OTU计算平均变异度(Xun et al., 2021)。筛选相对丰度>0.1%的OTU作为代表性节点, 利用induced_subgraph()函数从全局网络中提取每个样本对应的子网络(Ma et al., 2016), 再对每个子网络计算节点数、边数、稳健性、负正内聚力比、平均变异度等拓扑参数和稳定性指标, 用于后续相关性分析。使用pheatmap函数绘制网络复杂性和稳定性与土壤理化特性相关性热图, 以上分析均使用R语言进行。采用SPSS 17.0软件对每个林龄的网络稳定性指标进行单因素方差分析。采用Spearman相关性分析土壤真菌-细菌网络特性与土壤理化性质的相关性。

2 结果和分析

2.1 土壤真菌-细菌网络结构

科尔沁沙地樟子松人工林和沙质草地土壤真菌-细菌网络平均路径长度、平均聚类系数和网络模块化均高于随机网络的相应数值, 表明构建的真菌-细菌网络符合网络特征, 可用于土壤真菌-细菌群落相互关系的研究(表3; 图1)。随林龄增加, 人工林网络节点数、边数和平均度均减小, 表明网络结构复杂性降低。草地和人工林土壤真菌-细菌网络均以正相关关系为主, 且均高于模块化结构阈值0.4 (Newman, 2006)。与沙质草地相比, 人工林网络的平均度、图直径、图密度和聚类系数均低于草地, 且草地具有较低的模块化, 说明沙质草地土壤网络较人工林更复杂。在人工林和草地土壤真菌-细菌网络中, 细菌群

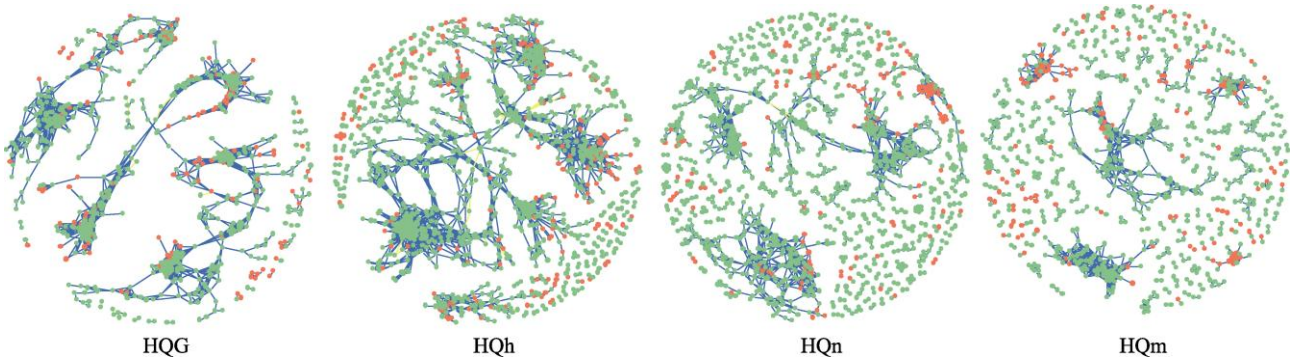


图1 科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络。红点表示真菌, 绿点代表细菌, 蓝线为正相关, 黄线为负相关。HQG, 草地; HQh, 中龄林; HQm, 成熟林; HQn, 近熟林。

Fig. 1 Soil fungal-bacterial network of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert. The red dots represent fungi, the green dots represent bacteria, the blue lines are positively correlated, and the yellow lines are negatively correlated. HQG, grassland; HQh, half-matured forest; HQm, mature forest; HQn, near-mature forest.

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0362

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

落内部的相互作用占主导地位，高于细菌群落和真菌群落之间和真菌群落内部的相互作用(表4)。

2.2 土壤真菌-细菌网络稳定性

樟子松人工林土壤真菌-细菌网络中均无节点落在网络枢纽和连接节点，因此将模块枢纽作为网络中的关键节点(图2)，且模块枢纽均为细菌，在沙质草地未识别出关键节点。中龄林土壤真菌-细菌网络中包含8个模块枢纽，为SAR324_cladeMarine_group_B、*G55*、黏细菌属(*Haliangium*)、黄单胞菌科、红色杆菌目、砂单胞菌属(*Arenimonas*)、单糖菌门和Solibacteraceae_Subgroup_3，且半数关键细菌节点属于变形菌门。近熟林土壤真菌-细菌网络中包含1个模块枢纽，为Subgroup_6，属于酸杆菌门。成熟林土壤真菌-细菌网络中包含1个模块枢纽，属于匿杆菌门。中龄林网络关键节点最多，其中变形菌门的关键节点占比最大。酸杆菌门在中龄林和近熟林共生网络中均为关键节点。中龄林识别的关键OTU功能包括硫呼吸、硫化物的呼吸、捕食型或寄生型、

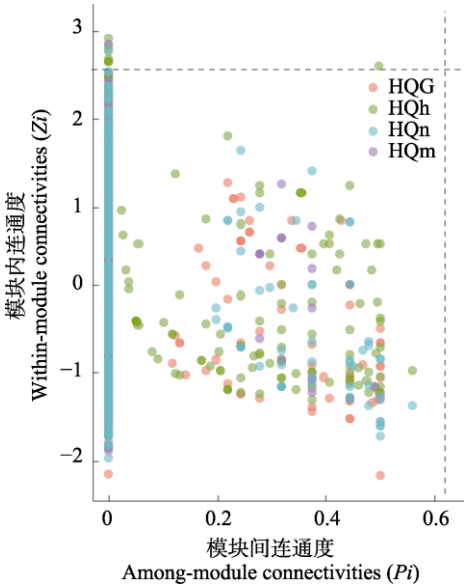


图2 科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络关键节点。HQG, 草地; HQh, 中龄林; HQm, 成熟林; HQn, 近熟林。
Fig. 2 Key nodes of soil fungal-bacterial network of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert. HQG, grassland; HQh, half-matured forest; HQm, mature forest; HQn, near-mature forest.

表3 科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络和随机网络拓扑参数
Table 3 Soil fungal-bacterial networks and random network topological parameters of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert

拓扑参数 Topological parameter		HQG	HQh	HQn	HQm
经验网络 Empirical networks	节点 Node	757	1 369	1 200	873
	边 Edge	6 551	9 901	3 169	2 275
	正相关 Positive (%)	99.69	99.23	99.18	99.16
	负相关 Negative (%)	0.31	0.77	0.82	0.84
	平均度 Average degree	17.308	14.465	5.282	5.212
	图直径 Graph diameter	44	37	29	18
	图密度 Graph density	0.023	0.011	0.004	0.006
	平均路径长度 Average path distance	14.746	14.512	9.020	4.574
	聚类系数 Clustering coefficient	0.771	0.745	0.596	0.700
	模块化 Modularity	0.801	0.647	0.865	0.813
随机网络 Random networks	平均路径长度 Average path distance	2.640	2.967	4.452	4.275
	平均聚类系数 Average clustering coefficient	0.022	0.011	0.004	0.007
	模块化 Modularity	0.200	0.220	0.426	0.427

HQG, 草地; HQh, 中龄林; HQm, 成熟林; HQn, 近熟林。
HQG, grassland; HQh, half-matured forest; HQm, mature forest; HQn, near-mature forest.

表4 科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络相互作用特征
Table 4 Interaction characteristics of soil fungal-bacterial network of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert

样地 Plot	细菌间正相关 Positive correlation between bacteria	细菌与真菌正相关 Positive correlation between bacteria and fungi	真菌间正相关 Positive correlation between fungi	细菌间负相关 Negative correlation between bacteria	细菌与真菌负相关 Negative correlation between bacteria and fungi	真菌间负相关 Negative correlation between fungi
HQG	3 658	2 312	561	15	5	0
HQh	6 402	2 805	618	66	10	0
HQn	2 465	416	262	25	1	0
HQm	1 567	486	203	8	9	2

HQG, 草地; HQh, 中龄林; HQm, 成熟林; HQn, 近熟林。
HQG, grassland; HQh, half-matured forest; HQm, mature forest; HQn, near-mature forest.

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

非光合蓝藻、好氧化能异养、化能异养和未知功能。近熟林和成熟林识别的关键OTU功能均为未知功能，中龄林关键物种功能群组差异较大(表5)。

不同林龄樟子松人工林土壤真菌-细菌网络稳健性、负正内聚力比的绝对值和平均变异度无显著差异。沙质草地与人工林真菌-细菌网络负正内聚力比的绝对值存在显著差异，与稳健性和平均变异度无显著差异。中龄林的稳健性和负正内聚力比的绝对值较近熟林和成熟林更高，中龄林的平均变异度最小，表现出更强的稳定性(图3)。

2.3 土壤真菌-细菌网络结构与土壤理化因子相关性

中龄林土壤含水量显著高于成熟林，中龄林和近熟林土壤全氮含量显著高于成熟林，中龄林有机质、硝态氮含量显著低于成熟林，中龄林土壤速效钾含量显著高于成熟林。不同林龄土壤的pH、全磷含量和铵态氮含量无显著差异，成熟林土壤的pH最

表5 科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络关键功能类型
Table 5 Functional type of soil fungal-bacterial network of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert

样地 Plot	OTU	门 Phylum	纲 Class	目 Order	科 Family	属 Genus	功能类型 Functional type
HQG	–	–	–	–	–	–	–
HQh	OTU 1191	变形菌门 Proteobacteria	δ变形菌纲 Deltaproteobacteria	SAR324_cladeMarine_group_B	–	–	未知 Unassigned
	OTU 1432	变形菌门 Proteobacteria	δ变形菌纲 Deltaproteobacteria	硫还原菌目 Desulfurellales	硫还原菌科 Desulfurellaceae	*G55*	硫呼吸，硫化物的呼吸 Sulfur respiration, respiration of sulfur compounds
	OTU 2119	变形菌门 Proteobacteria	δ变形菌纲 Deltaproteobacteria	黏球菌目 Myxococcales	海藻科 Haliangiaceae	黏细菌属 *Haliangium*	捕食型或寄生型 Predatory or exoparasitic
	OTU 218	变形菌门 Proteobacteria	γ变形菌纲 Gammaproteobacteria	黄单胞菌目 Xanthomonadales	黄色单胞菌科 Xanthomonadaceae	–	未知 Unassigned
	OTU 232	蓝藻门 Cyanobacteria	黑水仙菌纲 Melainabacteria	红色杆菌目 Obscuribacterales	–	–	非光合蓝藻 Non-photosynthetic cyanobacteria
	OTU 74	变形菌门 Proteobacteria	γ变形菌纲 Gammaproteobacteria	黄单胞菌目 Xanthomonadales	黄单胞菌科 Xanthomonadaceae	砂单胞菌属 *Arenimonas*	好氧化能异养，化能异养 Aerobic chemoheterotrophy, chemoheterotrophy
	OTU 895	单糖菌门 Saccharibacteria	–	–	–	–	未知 Unassigned
	OTU 903	酸杆菌门 Acidobacteria	索利氏菌纲 Solibacteres	土菌目 Solibacterales	Solibacteraceae_Subgroup_3	–	未知 Unassigned
HQn	OTU 1623	酸杆菌门 Acidobacteria	Subgroup_6	–	–	–	未知 Unassigned
HQm	OTU 1095	匿杆菌门 Latescibacteria	–	–	–	–	未知 Unassigned

HQG, 草地; HQh, 中龄林; HQm, 成熟林; HQn, 近熟林。OTU, 运算分类单元。
HQG, grassland; HQh, half-matured forest; HQm, mature forest; HQn, near-mature forest. OTU, operational taxonomic unit.

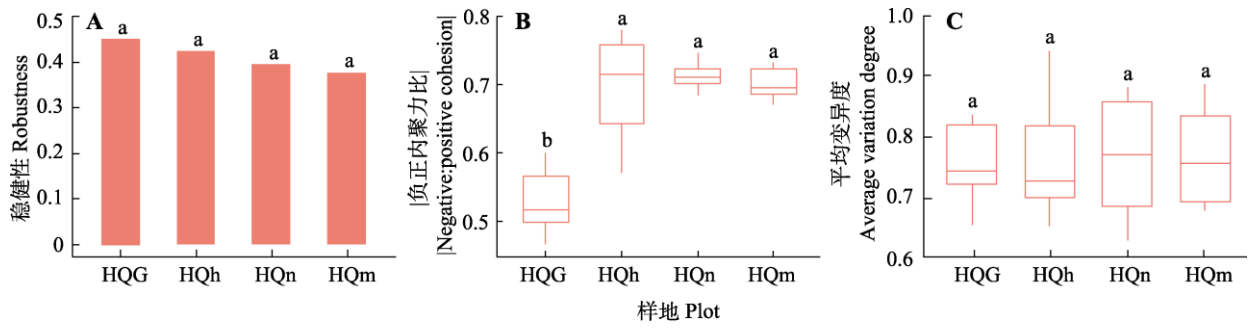


图3 科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络稳定性特征。不同小写字母表示不同林龄土壤真菌-细菌网络稳定性存在显著差异($p < 0.05$)。HQG, 草地; HQh, 中龄林; HQm, 成熟林; HQn, 近熟林。
Fig. 3 Stability characteristics of soil fungal-bacterial network of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert. Different lowercase letters indicated that there were significant differences in the stability of soil fungal-bacterial network at different stand ages ($p < 0.05$). HQG, grassland; HQh, half-matured forest; HQm, mature forest; HQn, near-mature forest.

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0362

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

低，近熟林的全磷含量最低。沙质草地土壤的含水量显著低于中龄林，全氮含量显著高于成熟林，有机质含量显著低于近熟林和成熟林，速效磷、速效钾含量显著高于近熟林和成熟林，草地土壤速效磷含量与人工林具有显著差异(表6)。

樟子松人工林真菌-细菌网络节点数与土壤速效钾含量呈显著负相关关系；网络连通度与土壤含水量呈显著正相关关系；网络负正内聚力比绝对值与土壤有机质呈显著正相关关系，与土壤速效磷含量呈极显著负相关关系。结果表明，网络复杂性与土壤速效钾含量和土壤含水量有关，网络稳定性与土壤有机质含量和土壤速效磷含量有关(图4)。

3 讨论

3.1 不同林龄樟子松人工林土壤真菌-细菌网络结构特征及其对土壤因子的响应

随林龄增加，科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络复杂性降低，呈现动态变化。中龄林土

表6 科尔沁沙地樟子松人工林土壤理化性质
Table 6 Soil physical and chemical properties of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert

土壤因子 Soil factor	HQG	HQh	HQn	HQm
含水量 Water content (%)	6.13 ± 1.18^{b}	7.37 ± 0.99^{a}	6.75 ± 0.91^{ab}	5.79 ± 0.35^{b}
pH	6.54 ± 1.11^{a}	6.46 ± 0.35^{a}	6.65 ± 0.78^{a}	6.16 ± 0.47^{a}
全氮含量 Total nitrogen content (g·kg^{-1})	0.60 ± 0.11^{a}	0.61 ± 0.06^{a}	0.64 ± 0.11^{a}	0.27 ± 0.17^{b}
全磷含量 Total phosphorus content (g·kg^{-1})	0.09 ± 0.02^{a}	0.08 ± 0.03^{a}	0.11 ± 0.05^{a}	0.12 ± 0.03^{a}
有机质含量 Organic matter content (g·kg^{-1})	1.69 ± 0.39^{c}	3.63 ± 1.74^{bc}	6.00 ± 3.33^{ab}	7.49 ± 3.45^{a}
铵态氮含量 Ammonia nitrogen content (mg·kg^{-1})	4.98 ± 0.74^{a}	4.72 ± 1.24^{a}	4.32 ± 0.74^{a}	4.41 ± 0.58^{a}
硝态氮含量 Nitrate nitrogen content (mg·kg^{-1})	3.60 ± 1.72^{b}	3.77 ± 0.77^{b}	3.78 ± 0.45^{b}	6.59 ± 2.89^{a}
速效磷含量 Available phosphorus content (g·kg^{-1})	12.49 ± 1.22^{a}	2.31 ± 0.48^{b}	2.15 ± 0.60^{b}	2.73 ± 1.78^{b}
速效钾含量 Available kalium content (mg·kg^{-1})	60.96 ± 31.92^{a}	67.33 ± 7.68^{a}	30.76 ± 11.89^{b}	29.23 ± 5.58^{b}

不同小写字母表示不同林龄土壤理化性质差异显著(p < 0.05)。HQG, 草地; HQh, 中龄林; HQm, 成熟林; HQn, 近熟林。
Different lowercase letters indicated significant differences in soil characteristics of different stand ages (p < 0.05). HQG, grassland; HQh, half-matured forest; HQm, mature forest; HQn, near-mature forest.

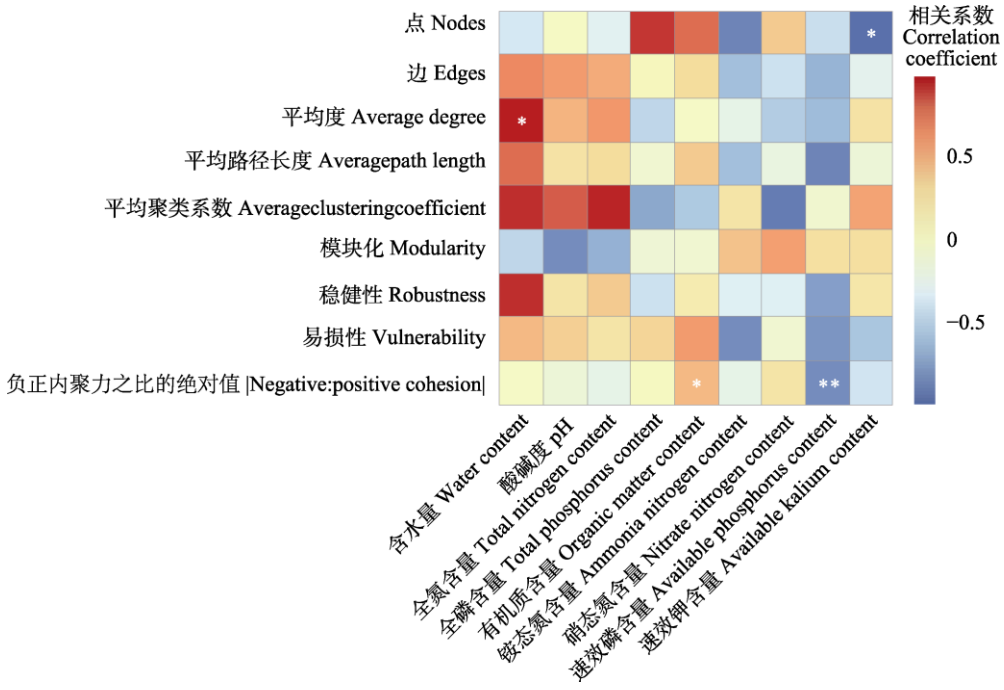


图4 科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络特征与土壤因子相关性。*, p < 0.05，表示相关性显著; **, p < 0.01，表示相关性极显著。热图中橙色代表正相关关系，蓝色代表负相关关系。
Fig. 4 Correlation between soil fungal-bacterial network characteristics and soil characteristics of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Desert. * indicates significant correlation (p < 0.05); ** indicates extremely significant correlation (p < 0.01). In the heat map, orange represents the positive correlation, and blue represents the negative correlation.

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

壤真菌-细菌群落交互更密集, 中龄林网络具有更高的节点、边数和平均度, 更小的模块化, 结构最为复杂, 互作程度最强。可能是因为土壤含水量是改变土壤真菌-细菌网络复杂性的一个限制因素(Angel et al., 2010)。林分老化过程中土壤水分含量减少会使微生物呼吸作用减弱, 降低微生物的抗逆性、代谢和对碳的利用率, 导致群落之间的相互作用减少, 进而致使土壤微生物网络复杂性下降(de Vries et al., 2018)。同时, 中龄林土壤有机质含量最低, 樟子松需要招募大量真菌-细菌群落并通过加强其相互作用促进宿主对养分的吸收, 并且为近熟林积累一定的有机质(Zhang et al., 2022)。且中龄林网络拥有更高的网络密度, 可能是因为中龄林生长旺盛, 需要通过增强真菌-细菌群落的相互作用来提供养分。此外, 随林龄增加, 网络平均路径长度变短, 土壤真菌-细菌群落响应速度随林龄增长而变快, 其群落结构和组成易发生变化, 这可能与樟子松人工林的衰老有关(王家源等, 2020)。网络结构越复杂, 其应对环境变化能力越好、资源转移效率越高(Morriën et al., 2017)。不同林龄导致的环境差异性会改变网络结构特征。首先, 林分老化过程中, 植物组成显著改变, 产生不同的植物凋落物, 改变了输入土壤中的有机质含量和养分, 从而影响了真菌-细菌群落对底物的有效利用率, 最终导致互作关系的变化(赵珮杉等, 2020)。其次, 林木对其存在的微生物具有选择性, 林分老化导致地上地下植物生物量的减少也可能会对微生物产生影响(樊容源等, 2024)。土壤真菌-细菌群落通过多种方式影响植物的生长和存活。它们之间的相互作用不仅可以影响土壤养分的可用性, 还可以通过调节土壤结构和健康状况间接影响植物生长(Frey et al., 2013)。本研究中, 中龄林的复杂网络结构表明其真菌-细菌群落具有更高的功能冗余和协同作用能力, 能够更有效地分解复杂的有机物质和植物残体, 释放养分(如氮、磷等)供植物吸收, 从而支持其快速生长和存活(Wang & Kuzyakov, 2024)。并且, 复杂的微生物网络能够更好地抵抗环境胁迫, 减少病原菌的侵害, 从而提高樟子松的存活率(Du et al., 2025)。相比之下, 成熟林的网络简化可能导致分解过程的效率降低和养分循环速度减缓(赵珮杉等, 2025)。此外, 植物能够通过根系分泌物选择性地招募特定的微生物群落, 以满足其在不同生长阶段对微生物的需求(Yang et al., 2025)。中龄林的植物处于快速生长阶段, 需要大量的养分和微生物的协助来促进生长, 其复杂网络结构表明其植物根系分泌物能够更有效地招募多样化的微生物群落, 促进微生物之间的相互作用(柳叶等, 2023)。相比之下, 成熟林的植物生长速度减缓, 对微生物的需求减少, 可能导致微生物群落的多样性降低(王家源等, 2020)。

与樟子松人工林相比, 草地土壤真菌-细菌网络更加复杂, 这与前人结果(Xiong et al., 2021)一致。首先, 樟子松在生长过程中会排斥对其生长有害的菌群, 从而对真菌-细菌群落进行筛选和过滤, 使得人工林土壤真菌-细菌群落复杂性降低(Zhao et al., 2022)。其次, 人工林和沙质草地的环境具有显著差异。人工林的根系分泌物和地表枯落物比草地丰富, 使得土壤真菌-细菌群落生活的微环境和养分需求发生变化, 加速菌群之间的竞争(Xue et al., 2020)。此外, 樟子松人工林和沙质草地真菌-细菌群落均以细菌群落间的协同关系为主。网络中物种间的正负相关性可表示菌群之间的协同合作和竞争关系(Dahlstrom et al., 2020), 人工林和沙质草地的真菌-细菌群落正相关比例远高于负相关比例, 表明物种间生态位共享。且以细菌群落间为主, 这表明细菌物种之间的相互作用比真菌网络物种间的相互作用更加紧密, 这与前人对油梨(*Persea americana*)的研究结果(何应会等, 2024)一致。且中龄林菌群间的协同效应最强, 菌群能通过这些共生关系促进养分积累, 这也进一步证明其网络结构和功能的强稳定性, 稳定的网络有利于发挥真菌-细菌群落生态系统功能(罗正明等, 2023)。

3.2 不同林龄樟子松人工林土壤真菌-细菌网络稳定性及其对土壤因子的响应

中龄林樟子松人工林土壤真菌-细菌网络最复杂且稳定性最高。可能是因为随林龄增长环境过滤聚集了生态位相似真菌-细菌群落, 导致真菌-细菌群落具有相同环境敏感性和生存能力, 削弱群落稳定性(Zhao et al., 2022)。环境胁迫扰乱微生物互作, 环境过滤驱动微生物群落重新构建, 富集相似生境偏好的微生物, 微生物因竞争共同资源发生竞争排除, 激烈的种间竞争削弱互作网络稳定性, 导致樟子松生长过程中真菌-细菌网络稳定性降低。同时, 中龄林宿主植物需要招募大量真菌-细菌群落促进对养分的吸收, 促进了其相互作用更加频繁, 从而

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0362

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

增强了该网络的稳定性。当网络拓扑特征不改变时，网络中相互作用的物种数越多，物种更复杂的网络更容易保持群落稳定性(Mougi & Kondoh, 2012)。

不同林龄土壤真菌-细菌网络关键节点和功能类型存在显著差异，变形菌门和酸杆菌门在维持网络稳定中起关键作用。其中，中龄林网络关键节点最多，且功能类型最为多样，关键节点越多，其网络稳定性就越高(王丹丹等, 2023)。这些功能表明中龄林的土壤真菌-细菌群落具有更强的代谢能力和生态功能多样性。相比之下，近熟林和成熟林的关键OTU功能主要为未知功能，表明其功能多样性较低。变形菌门是中龄林互作网络中占关键节点最多的物种，是该阶段土壤中普遍存在的重要细菌种群，可能是因为变形菌门对物质和能量的竞争力更强，生长速度更快(Tan et al., 2021)。且大多数关键细菌节点属于变形菌门，这与前人的研究(Ma et al., 2016; 罗正明等, 2023)相似。酸杆菌门在中龄林和近熟林互作网络中均作为关键节点，说明酸杆菌门在维持网络稳定性方面发挥着重要作用。中龄林的关键节点物种(如变形菌门和酸杆菌门)在速效磷含量较高的条件下表现出更高的活性和多样性，这些关键节点物种通过促进养分循环和分解过程，为樟子松提供了必要的养分支持(丁钰珮等, 2021)。变形菌门中许多物种能够促进能量和资源的流动(Tan et al., 2021)，酸杆菌门能够降解植物纤维素(杜宇佳等, 2019)，球形杆菌目可以降解顽固物质(Lin et al., 2019)，黏细菌属能够通过增加土壤中的固氮功能从而促进植物生长(Li et al., 2021)，这些可能是它们能作为关键物种的原因。不同功能的关键物种能够通过彼此间的相互作用维持网络稳定性和多种生态系统功能(Liu et al., 2022)。好氧化能异养和化能异养功能通过氧化有机物实现对碳的利用，且由优势菌门变形菌参与执行。参与好氧化能异养过程的大多数物种是异养细菌，它们从外部有机分子(如碳水化合物和脂类)中获取能量，并消耗其他生物以维持生存(赵辉等, 2020)。捕食型细菌以各类细菌为食，可以减少生态位重叠环节竞争压力，从而维持网络稳定性(Su et al., 2024)。功能互补性和生物多样性的增加可以促进生态位分化，有利于真菌-细菌群落共存(Morriën et al., 2017)。此外，纤维素分解是土壤有机质循环的重要过程，需要多种细菌之间的协同互作。中龄林的网络结构最为复杂，表明其在纤维素分解等生态功能方面可能具有更高的效率(王雨晴等, 2017)。腐生真菌和细菌的联合活性可以促进分解速率，细菌不仅能够利用真菌菌丝作为管道在土壤中移动，也可以将菌丝作为食菌细菌的能量来源进而完成土壤中腐烂有机物的分解过程(Zhao et al., 2021)。另外，草地未识别到关键物种，可能是因为沙质草地较人工林生态位分化程度高，可以维持自身稳定性，不易受环境影响(包天玲等, 2024)。在人工林真菌-细菌网络中，识别的关键菌种均为细菌OTU，可能是因为细菌多度最高，不易灭绝，可长期维持网络稳定性，并且它们一般会与其他物种通过相互作用而产生多种联系(Aizen et al., 2012)。

土壤非生物因素会对土壤真菌-细菌网络的拓扑特性产生影响(Banerjee et al., 2019; Qiu et al., 2021)，使得网络稳定性发生变化。土壤有机质是微生物的主要养分来源，有机质分解程度影响土壤微生物分布和组成(Ulm et al., 2017)。网络负正内聚力比绝对值与土壤有机质含量呈显著正相关关系，可能是因为有机质含量多使得土壤微生物的活性增强，群落更加复杂，生态环境越稳定，其对环境变化的抵抗力越强(Yang et al., 2023)。网络负正内聚力比绝对值与土壤速效磷含量呈极显著负相关关系，速效磷含量的变化能够导致土壤真菌-细菌网络中某些菌种发挥不同功能(Ma et al., 2020)。磷能影响土壤真菌-细菌群落代谢活性，磷含量降低抑制菌群生长，减少真菌-细菌群落相互作用，使得网络复杂性和稳定性降低(邢鏻木等, 2022)。中龄林的土壤速效磷含量较低，这可能促使植物招募更多的真菌-细菌群落来提高磷的获取效率，从而维持其生长需求(Ma et al., 2020)。土壤速效磷含量与变形菌门、酸杆菌门的存在有关，这些微生物的存在可以帮助植物吸收磷(邢鏻木等, 2022)。此外，土壤含水量对微生物群落的活性和分布具有重要影响，中龄林较高的土壤含水量可能为其提供了更适宜的微生物生存环境，进而增强了微生物群落的相互作用(de Vries et al., 2018)。

4 结论

(1)随林龄增加，科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络复杂性降低，中龄林土壤真菌-细菌群落相互作用更多，稳定性更高，人工林与草地均以细菌群落的正相关关系为主。与沙质草地相比，

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

人工林网络结构更简单。

(2)科尔沁沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌-细菌网络关键节点存在差异, 沙质草地未识别关键节点。不同林龄网络中, 关键节点均为细菌OTU, 中龄林关键节点最多, 变形菌门在中龄林网络的关键节点占比最大, 酸杆菌门在中龄林和近熟林网络中均为关键节点。

(3)科尔沁沙地樟子松人工林土壤真菌-细菌网络复杂性主要受土壤速效磷含量和土壤含水量的影响($p < 0.05$), 网络稳定性与土壤有机质和速效磷含量显著相关($p < 0.05$)。

参考文献

Aizen MA, Sabatino M, Tylianakis JM (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, 335, 1486-1489.

Angel R, Soares MIM, Ungar ED, Gillor O (2010). Biogeography of soil archaea and bacteria along a steep precipitation gradient. *The ISME Journal*, 4, 553-563.

Bai J, Sun XK, Xu CB, Ma XP, Huang Y, Fan ZP, Cao XY (2022). Effects of sewage sludge application on plant growth and soil characteristics at a *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Sandy Land. *Forests*, 13, 984. DOI: 10.3390/f13070984.

Banerjee S, Walder F, Büchi L, Meyer M, Held AY, Gattinger A, Keller T, Charles R, van der Heijden MGA (2019). Agricultural intensification reduces microbial network complexity and the abundance of keystone taxa in roots. *The ISME Journal*, 13, 1722-1736.

Bao TL, Liu JL, Yuan F, Li YL, Jia ZY, Pan CC (2024). Response of plant community to experimental warming in Horqin Sandy Land. *Journal of Desert Research*, 44(1), 151-160. [包天玲, 刘继亮, 苑峰, 李寅龙, 贾振宇, 潘成臣 (2024). 科尔沁沙质草地植物群落对增温的响应. 中国沙漠, 44(1), 151-160.]

Barberán A, Bates ST, Casamayor EO, Fierer N (2012). Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. *The ISME Journal*, 6, 343-351.

Caporaso JG, Lauber CL, Walters WA, Berg-Lyons D, Lozupone CA, Turnbaugh PJ, Fierer N, Knight R (2011). Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 4516-4522.

Chen YC, Chi JH, Lu XY, Cai YJ, Jiang H, Zhang QF, Zhang KR (2023). Fungal-bacterial composition and network complexity determine soil multifunctionality during ecological restoration. *Catena*, 230, 107251. DOI: 10.1016/j.catena.2023.107251.

Chow CT, Kim DY, Sachdeva R, Caron DA, Fuhrman JA (2014). Top-down controls on bacterial community structure: microbial network analysis of bacteria, T4-like viruses and protists. *The ISME Journal*, 8, 816-829.

Dahlstrom KM, McRose DL, Newman DK (2020). Keystone metabolites of crop rhizosphere microbiomes. *Current Biology*, 30, R1131-R1137.

de Vries FT, Griffiths RI, Bailey M, Craig H, Girlanda M, Gweon HS, Hallin S, Kaisermann A, Keith AM, Kretzschmar M, Lemanceau P, Lumini E, Mason KE, Oliver A, Ostle N, et al. (2018). Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nature Communications*, 9, 3033. DOI: 10.1038/s41467-018-05516-7.

Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Reich PB, Jeffries TC, Gaitan JJ, Encinar D, Berdugo M, Campbell CD, Singh BK (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 7, 10541. DOI: 10.1038/ncomms10541.

Deng MF, Hu SJ, Guo LL, Jiang L, Huang YY, Schmid B, Liu C, Chang PF, Li S, Liu XJ, Ma KP, Liu LL (2023). Tree mycorrhizal association types control biodiversity-productivity relationship in a subtropical forest. *Science Advances*, 9, eadd4468. DOI: 10.1126/sciadv.add4468.

Deng Y, Jiang YH, Yang YF, He ZL, Luo F, Zhou JZ (2012). Molecular ecological network analyses. *BMC Bioinformatics*, 13, 113. DOI: 10.1186/1471-2105-13-113.

Ding YP, Du YJ, Gao GL, Zhang Y, Cao HY, Zhu BB, Yang SY, Zhang JX, Qiu Y, Liu HL (2021). Soil bacterial community structure and functional prediction of *Pinus sylvestris* var. *mongolica plantations* in the Hulun Buir Sandy Land. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 4131-4139. [丁钰珮, 杜宇佳, 高广磊, 张英, 曹红雨, 朱宾宾, 杨思远, 张儆醒, 邱业, 刘惠林 (2021). 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌群落结构与功能预测. 生态学报, 41, 4131-4139.]

Du Y, Yang Y, Wu SN, Gao XX, He XQ, Dong SK (2025). Core microbes regulate plant-soil resilience by maintaining network resilience during long-term restoration of alpine grasslands. *Nature Communications*, 16, 3116. DOI: 10.1038/s41467-025-58080-2.

Du YJ, Gao GL, Chen LH, Ding GD, Zhang Y, Cao HY (2019). Soil bacteria community structure and function prediction in the Hulun Buir Sandy Area. *China Environmental Science*, 39, 4840-4848. [杜宇佳, 高广磊, 陈丽华, 丁国栋, 张英, 曹红雨 (2019). 呼伦贝尔沙区土壤细菌群落结构与功能预测. 中国环境科学, 39, 4840-4848.]

Fan RY, Ye SM, Wu H, Li ZH, Li LX, Yu CH (2024). Characteristics of changes in soil bacterial community structure and functional diversity in *Eucalyptus* sp. plantation of different ages. *Journal of Beijing Forestry University*, 46(12), 41-52. [樊容源, 叶绍明, 吴昊, 李梓

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0362

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

华, 李林欣, 余春和 (2024). 不同林龄桉树人工林土壤细菌群落结构与功能多样性变化特征. 北京林业大学学报, 46(12), 41-52.]

Fierer N (2017). Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 15, 579-590.

Frey SD, Lee J, Melillo JM, Six J (2013). The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nature Climate Change*, 3, 395-398.

Greenblum S, Turnbaugh PJ, Borenstein E (2012). Metagenomic systems biology of the human gut microbiome reveals topological shifts associated with obesity and inflammatory bowel disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 594-599.

Hassani MA, Durán P, Hacquard S (2018). Microbial interactions within the plant holobiont. *Microbiome*, 6, 58. DOI: 10.1186/s40168-018-0445-0.

He YH, Huang YH, Lu RM, Yang RS, Wei YN, Liang WH (2024). Responses of avocado rhizosphere soil microbial community and its co-occurrence network to root rot disease. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 44(4), 106-115. [何应会, 黄耀恒, 陆荣民, 杨日升, 韦燕妮, 梁文汇 (2024). 油梨根际土壤微生物群落及其共生网络对根腐病的响应. 中南林业科技大学学报, 44(4), 106-115.]

Hernandez DJ, David AS, Menges ES, Searcy CA, Afkhami ME (2021). Environmental stress destabilizes microbial networks. *The ISME Journal*, 15, 1722-1734.

Herren CM, McMahon KD (2017). Cohesion: a method for quantifying the connectivity of microbial communities. *The ISME Journal*, 11, 2426-2438.

Hirano H, Takemoto K (2019). Difficulty in inferring microbial community structure based on co-occurrence network approaches. *BMC Bioinformatics*, 20, 329. DOI: 10.1186/s12859-019-2915-1.

Lang MH, Zhang RS, Fan SH, Xiao W, Jiang T, Lu Y, Li SY, Liu SQ (2024). Carbon sequestration function of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation and its responses to climate factors on the southern edge of Horqin Sandy Land. *Journal of Soil and Water Conservation*, 38(4), 236-245. [郎明翰, 张日升, 凡胜豪, 肖巍, 姜涛, 卢元, 李书杨, 刘思琪 (2024). 科尔沁沙地南缘樟子松人工林碳汇及对气候因子的响应. 水土保持学报, 38(4), 236-245.]

Lang MH, Zhang XL, Zhang SH, Fan SH, Zhang RS (2025). Study on the change trend and driving mechanism of groundwater depth in the Horqin Sandy Land. *Journal of Soil and Water Conservation*, 39(4), 129-138. [郎明翰, 张学利, 张诗行, 凡胜豪, 张日升 (2025). 科尔沁沙地地下水埋深变化趋势及驱动机制. 水土保持学报, 39(4), 129-138.]

Li BQ, Xu R, Sun XX, Han F, Xiao EZ, Chen L, Qiu L, Sun WM (2021). Microbiome-environment interactions in antimony-contaminated rice paddies and the correlation of core microbiome with arsenic and antimony contamination. *Chemosphere*, 263, 128227. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2020.128227.

Li DD, Li JW, Gao GL, Zhang Y, Ren Y, Liu Y, Zhao PS (2023). Soil fungal community structure and functional characteristics associated with *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Horqin Sandy Land. *Journal of Desert Research*, 43(4), 241-251. [李丹丹, 李佳文, 高广磊, 张英, 任悦, 柳叶, 赵珮杉 (2023). 科尔沁沙地樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolia*)人工林土壤真菌群落结构和功能特征. 中国沙漠, 43(4), 241-251.]

Liang XL, Liang XX, Mao XY, Chai BF, Jia T (2024). Distribution pattern and influencing factors of bacterial communities in different soil depths of *Caragana jubata* shurb in Luya Mountain, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 35, 381-389. [梁雪丽, 梁晓霞, 毛晓雅, 柴宝峰, 贾彤 (2024). 芦芽山鬼箭锦鸡儿灌丛不同深度土壤细菌群落分布格局及其影响因素. 应用生态学报, 35, 381-389.]

Lin YX, Ye GP, Kuzyakov Y, Liu DY, Fan JB, Ding WX (2019). Long-term manure application increases soil organic matter and aggregation, and alters microbial community structure and keystone taxa. *Soil Biology & Biochemistry*, 134, 187-196.

Liu JP, Tang YJ, Bao JS, Wang HK, Peng FR, Chen MY, Tan PP (2022). Pecan plantation age influences the structures, ecological networks, and functions of soil microbial communities. *Land Degradation & Development*, 33, 3294-3309.

Liu Y, Ren Y, Gao GL, Ding GD, Zhang Y, Zhao PS, Wang JY (2023). Network features of root-associated fungi of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations and response to climate factors in the Mu Us Desert. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 59, 467-477. [柳叶, 任悦, 高广磊, 丁国栋, 张英, 赵珮杉, 王家源 (2023). 毛乌素沙地樟子松人工林根内真菌网络动态特征及其对气候因子的响应. 北京大学学报(自然科学版), 59, 467-477.]

Lu H, Zhao H, Sheng YY, Cong W, Wang XL, Li DQ, Zhang YG (2018). Soil prokaryotic community characteristics in two alpine meadow types based on high-throughput sequencing techniques. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 8080-8087. [卢慧, 赵珩, 盛玉钰, 丛微, 王秀磊, 李迪强, 张于光 (2018). 基于高通量测序的两种高寒草甸土壤原核生物群落特征研究. 生态学报, 38, 8080-8087.]

Luo ZM, Liu JX, He L, Zhou YY, Li MH, Zheng QR, Chai BF (2023). Revealing the effects of subalpine meadow degradation on soil microbial communities by molecular ecological network analyses. *Acta Ecologica Sinica*, 43, 7435-7447. [罗正明, 刘晋仙, 赫磊, 周妍英, 李眉红, 郑庆荣, 柴宝峰 (2023). 基于分子生态学网络探究亚高

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

山草甸退化对土壤微生物群落的影响. 生态学报, 43, 7435-7447.]

Lupatini M, Suleiman AKA, Jacques RJS, Antoniolli ZI, de Siqueira Ferreira A, Kuramae EE, Roesch LFW (2014). Network topology reveals high connectance levels and few key microbial genera within soils. *Frontiers in Environmental Science*, 2, 10. DOI: 10.3389/fenvs.2014.00010.

Ma B, Wang HZ, Dsouza M, Lou J, He Y, Dai ZM, Brookes PC, Xu JM, Gilbert JA (2016). Geographic patterns of co-occurrence network topological features for soil microbiota at continental scale in Eastern China. *The ISME Journal*, 10, 1891-1901.

Ma L, Zhang JB, Li ZQ, Xin XL, Guo ZB, Wang DZ, Li DC, Zhao BZ (2020). Long-term phosphorus deficiency decreased bacterial-fungal network complexity and efficiency across three soil types in China as revealed by network analysis. *Applied Soil Ecology*, 148, 103506. DOI: 10.1016/j.apsoil.2020.103506.

Martin KJ, Rygiewicz PT (2005). Fungal-specific PCR primers developed for analysis of the ITS region of environmental DNA extracts. *BMC Microbiology*, 5, 28. DOI: 10.1186/1471-2180-5-28.

Morriën E, Hannula SE, Snoek LB, Helmsing NR, Zweers H, de Hollander M, Soto RL, Bouffaud ML, Buée M, Dimmers W, Duyts H, Geisen S, Girlanda M, Griffiths RI, Jørgensen HB, et al. (2017). Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications*, 8, 14349. DOI: 10.1038/ncomms14349.

Mougi A, Kondoh M (2012). Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science*, 337, 349-351.

Newman MEJ (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 8577-8582.

Pepe-Ranney C, Campbell AN, Koechli CN, Berthrong S, Buckley DH (2016). Unearthing the ecology of soil microorganisms using a high resolution DNA-SIP approach to explore cellulose and xylose metabolism in soil. *Frontiers in Microbiology*, 7, 703. DOI: 10.3389/fmicb.2016.00703.

Qiu LP, Zhang Q, Zhu HS, Reich PB, Banerjee S, van der Heijden MGA, Sadowsky MJ, Ishii S, Jia XX, Shao MA, Liu BY, Jiao H, Li HQ, Wei XR (2021). Erosion reduces soil microbial diversity, network complexity and multifunctionality. *The ISME Journal*, 15, 2474-2489.

Ren Y, Gao GL, Ding GD, Zhang Y, Guo MS, Cao HY, Su M (2019). Stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in leaf-litter-soil system of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 743-750. [任悦, 高广磊, 丁国栋, 张英, 郭米山, 曹红雨, 苏敏 (2019). 沙地樟子松人工林叶片-枯落物-土壤氮磷化学计量特征. 应用生态学报, 30, 743-750.]

Su BW, Gao C, Ji JC, Zhang H, Zhang YL, Mouazen AM, Shao SS, Jiao H, Yi SW, Li SF (2024). Soil bacterial succession with different land uses along a millennial chronosequence derived from the Yangtze River flood plain. *Science of the Total Environment*, 908, 168531. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.168531.

Tan L, Zeng WA, Xiao YS, Li PF, Gu SS, Wu SL, Zhai ZG, Feng K, Deng Y, Hu QL (2021). Fungi-bacteria associations in wilt diseased rhizosphere and endosphere by interdomain ecological network analysis. *Frontiers in Microbiology*, 12, 722626. DOI: 10.3389/fmicb.2021.722626.

Ulm F, Gouveia C, Dias T, Cruz C (2017). N fertilization in a Mediterranean ecosystem alters N and P turnover in soil, roots and the ectomycorrhizal community. *Soil Biology & Biochemistry*, 113, 60-70.

Wang CQ, Kuzyakov Y (2024). Mechanisms and implications of bacterial-fungal competition for soil resources. *The ISME Journal*, 18, wrae073. DOI: 10.1093/ismejo/wrae073.

Wang DD, Huang YF, Yang HJ (2023). Differences of bacterial community co-occurrence network and assembly processes between sediment and water in lakes on the Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Lake Sciences*, 35, 959-971. [王丹丹, 黄跃飞, 杨海娇 (2023). 青藏高原湖泊沉积物与水体细菌群落共发生网络和群落构建过程差异解析. 湖泊科学, 35, 959-971.]

Wang JY, Yin XL, Ren Y, Gao GL, Ding GD, Zhang Y, Zhao PS, Guo MS (2020). Diversity characteristics of ectomycorrhizal fungi associated with *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in the Mu Us sandy land. *Microbiology China*, 47, 3856-3867. [王家源, 殷小琳, 任悦, 高广磊, 丁国栋, 张英, 赵珮杉, 郭米山 (2020). 毛乌素沙地樟子松外生菌根真菌多样性特征. 微生物学通报, 47, 3856-3867.]

Wang YQ, Chen XB, Dong MZ, Feng SZ, Hu YJ, Su YR, Ge TD, Zhang ZH, Li QY (2017). Characteristics of cellulose-degrading microbial communities in upland and paddy-upland rotation land soils in red soil hilly region. *Journal of Agro-Environment Science*, 36, 2071-2079. [王雨晴, 陈香碧, 董明哲, 冯书珍, 胡亚军, 苏以荣, 葛体达, 张振华, 李巧云 (2017). 红壤丘陵区旱地和水旱轮作地土壤中纤维素降解功能微生物群落特征. 农业环境科学学报, 36, 2071-2079.]

Xing LM, Li Q, Gao YQH, Li N (2022). Effect of different phosphorus supply levels on rhizosphere microbial functional diversity of *Medicago sativa*. *Arid Zone Research*, 39, 1496-1503. [邢鏻木, 李强, 高原千惠, 李宁 (2022). 不同供磷水平对紫花苜蓿根际微生物功能多样性的影响. 干旱区研究, 39, 1496-1503.]

Xiong C, Zhu YG, Wang JT, Singh B, Han LL, Shen JP, Li PP, Wang GB, Wu CF, Ge AH, Zhang LM, He JZ (2021).

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0362

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

Host selection shapes crop microbiome assembly and network complexity. *New Phytologist*, 229, 1091-1104.

Xue L, Ren HD, Brodribb TJ, Wang J, Yao XH, Li S (2020). Long term effects of management practice intensification on soil microbial community structure and co-occurrence network in a non-timber plantation. *Forest Ecology and Management*, 459, 117805. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117805.

Xun WB, Liu YP, Li W, Ren Y, Xiong W, Xu ZH, Zhang N, Miao YZ, Shen QR, Zhang RF (2021). Specialized metabolic functions of keystone taxa sustain soil microbiome stability. *Microbiome*, 9, 35. DOI: 10.1186/s40168-020-00985-9.

Yang CX, Chen SJ, Hong XY, Wang LZ, Wu HM, Tang YY, Gao YY, Hao GF (2025). Plant exudates-driven microbiome recruitment and assembly facilitates plant health management. *FEMS Microbiology Reviews*, fuaf008. DOI: 10.1093/femsre/fuaf008.

Yang Y, Chai YB, Xie HJ, Zhang L, Zhang ZM, Yang X, Hao SL, Gai JP, Chen YL (2023). Responses of soil microbial diversity, network complexity and multifunctionality to three land-use changes. *Science of the Total Environment*, 859, 160255. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.160255.

Yuan MM, Guo X, Wu LW, Zhang Y, Xiao NJ, Ning DL, Shi Z, Zhou XS, Wu LY, Yang YF, Tiedje JM, Zhou JZ (2021). Climate warming enhances microbial network complexity and stability. *Nature Climate Change*, 11, 343-348.

Zhang L, Zhou JC, George TS, Limpens E, Feng G (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra. *Trends in Plant Science*, 27, 402-411.

Zhang SA, Liu X, Zhao PS, Gao GL, Zhang Y, Ding GD, Liu Y, Ren Y (2023). Soil bacterial networks in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of the Hulunbuir Desert. *Arid Zone Research*, 40, 905-915. [张颂安, 刘轩, 赵珮杉, 高广磊, 张英, 丁国栋, 柳叶, 任悦 (2023). 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌网络特征. 干旱区研究, 40, 905-915.]

Zhao BY, Xing P, Wu QLL (2021). Interactions between bacteria and fungi in macrophyte leaf litter decomposition. *Environmental Microbiology*, 23, 1130-1144.

Zhao H, Zhou YC, Ren QF (2020). Evolution of soil microbial community structure and functional diversity in *Pinus massoniana* plantations with age of stand. *Acta Pedologica Sinica*, 57, 227-238. [赵辉, 周运超, 任启飞 (2020). 不同林龄马尾松人工林土壤微生物群落结构和功能多样性演变. 土壤学报, 57, 227-238.]

Zhao JN, Feng XH, Hu J, He M, Wang SY, Yang YH, Chen LY (2024). Mineral and microbial properties drive the formation of mineral-associated organic matter and its response to increased temperature. *Global Change Biology*, 30, e70004. DOI: 10.1111/gcb.70004.

Zhao PS, Gao GL, Ding GD, Zhang Y (2025). Effects of stand age and niche on community assembly of belowground fungi in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 49, 1472-1484. [赵珮杉, 高广磊, 丁国栋, 张英 (2025). 林龄和生态位对樟子松人工林地下真菌群落构建的影响. 植物生态学报, 49, 1472-1484.]

Zhao PS, Gao GL, Ren Y, Ding GD, Zhang Y, Wang JY (2022). Intra-annual variation of root-associated fungi of *Pinus sylvestris* var. *mongolica*: the role of climate and implications for host phenology. *Applied Soil Ecology*, 176, 104480. DOI: 10.1016/j.apsoil.2022.104480.

Zhao PS, Guo MS, Gao GL, Ding GD, Zhang Y (2020). Characteristics of community structure and functional group of fungi in roots of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in the Horqin Sandy Land. *Scientia Silvae Sinicae*, 56(9), 87-96. [赵珮杉, 郭米山, 高广磊, 丁国栋, 张英 (2020). 科尔沁沙地樟子松根内真菌群落结构和功能群特征. 林业科学, 56(9), 87-96.]

Zhao ZB, He JZ, Quan Z, Wu CF, Sheng R, Zhang LM, Geisen S (2020). Fertilization changes soil microbiome functioning, especially phagotrophic protists. *Soil Biology & Biochemistry*, 148, 107863. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107863.

Zhong YQW, Sorensen PO, Zhu GY, Jia XY, Liu J, Shangguan ZP, Wang RW, Yan WM (2022). Differential microbial assembly processes and co-occurrence networks in the soil-root continuum along an environmental gradient. *iMeta*, 1, e18. DOI: 10.1002/imt2.18.

特邀编委: 邓美凤　责任编辑: 赵　航

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology