

不同密度对杉木林根际土壤丛枝菌根真菌群落结构及共生格局的影响特征¹

王丽艳^{1#}, 刘春江², 李虹茹¹, 文超¹, 杨桦¹, 吴巧花¹, 罗坤水¹

1 江西省林业科学院 江西 南昌 330013

2 上海交通大学农业与生物学院, 上海, 200240

摘要:【目的】杉木是我国栽植面积最广的用材树种, 阐明杉木根际土壤微生物特征, 对通过密度调控科学间伐抚育经营杉木人工林有指导意义。为了明确根际土壤丛枝菌根真菌(AMF)对杉木林种植密度变化的响应特征。【方法】基于高通量测序, 评估不同密度杉木根际土壤丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhiza Fungi, AMF)群落的多样性、结构和共生模式。【结果】从1950株/hm²、2250株/hm²、2700株/hm²、3300株/hm²密度杉木林根际土壤中共得到163个AMF-OTUs, 分属于1门1纲5目6科8属, 28个种。 α 多样性指数表明, 丛枝菌根真菌群落 Chao1、Shannon 指数随着杉木林分密度增大而减小。但不同密度间差异不明显。 β 多样性指数表明, 不同密度杉木间 AMF 群落组成差异明显。Brays-Curtis 相异性分析显示, 20个AMF群落样本被聚为2个组, 与高密度和中低密度对应。共线性网络分析揭示了AMF真菌组成的非随机模式。*Glomus-MO-G23-VTX00222*、*Glomus-viscosum-VTX00063*、*Glomus-Glo7-VTX00214*被确定为共生网络中的关键分子种。林下植被 Shannon 多样性指数与根际土壤 AMF 群落多样性 Shannon 指数呈显著正相关。冗余分析表明, 土壤碱解氮 AN(铵态氮(NH₄⁺-N)共同影响 AMF 群落结构。【结论】杉木林分密度显著影响根际土壤 AMF 群落结构。碱解氮和铵态氮是影响 AMF 特性的主要土壤环境因子, 在共线性网络中铵态氮 NH₄⁺-N 和碱解氮 AN 网络中心系数为 0.9434。在林分密度变化过程中, 林下植被辛普森指数 Shannon 与根际土壤 AMF 群落多样性 Shannon 指数呈显著正相关(r=0.494)。土壤理化性质和分类群之间潜在的相互作用可能共同影响杉木林地 AMF 真菌群落结构。林分密度影响土壤微生物群落, 变化后的土壤微生物群落又会影响地上植被, 最终土壤群落与地上植被协同响应密度变化。这一结果为 AMF 介导植物地上地下协同作用的生态网络构建研究提供新的见解。

关键词: 杉木密度; 根际土壤; 高通量测序; 丛枝菌根群落; 多样性; 共线性网络

中文分类号:

文件标志码:

文章编号:

Effects characteristic of different densities on arbuscular mycorrhizal fungal community structure and symbiotic patterns in rhizosphere soil of *Cunninghamia lanceolata* plantations

WANG Liyan[#], LIU Chunjiang, LI Hongru, HUANG Wenchao, Yang Hua, WU Qiaohua, LUO Kunshui

1 Jiangxi Academy of Forestry, Nanchang, Jiangxi 330013, China

2 School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China

Abstract:【Objective】*Cunninghamia lanceolata* is the widely planted timber species in China. To elucidate the characteristics of rhizosphere soil microorganism of *C. lanceolata* is helpful for scientific thinning and tending of *C. lanceolata* plantation. To clarify the response characteristics of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) in rhizosphere soil of *C. lanceolata* plantations to density change, and the relationship and mechanism of action with understory vegetation diversity. 【Methods】Based on High-throughput Illumina MiSeq sequencing, the diversity, structure, and symbiotic patterns of AMF communities in rhizosphere soil of *C. lanceolata* with different densities were assessed. 【Results】A total of 163 AMF-OTUs were obtained from rhizosphere soils of *C. lanceolata* forest with densities of 1950 /hm²、2250/hm²、2700/hm²、and 3300/hm², belonging to 28 species, 8 genera, 6 families 5 orders 1 phylum, 1 class. The α diversity index showed that the Chao1 and Shannon indices of AMF community decreased with the increasing of *C. lanceolata* stand density, but the difference was not significant. The β diversity index indicated that AMF community composition differed significantly among different densities of *C. lanceolata*. Bray-curtis dissimilarity analysis

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC505500); 江西省重点研发计划项目(20214BBG74008); 江西省重点研发计划(20181BBF60012)。

第一作者: 王丽艳(584692420@qq.com), 副研究员, 博士研究生。

showed that 20 AMF community samples were clustered into two groups, corresponding to high density and medium-low density. Collinearity network analysis revealed a non-random pattern of AMF fungal composition. *Glomus-mo-g23-vtx00222*, *Glomus-viscosum-VTX00063* and *Glomus-Glo7-VTX00214* were identified as the key molecular species in the symbiotic network. A significant positive correlation was observed between the Shannon diversity index of the understory vegetation and that of rhizosphere soil AMF community. Redundancy analysis showed that soil alkali-hydrolysable nitrogen AN (NH₄⁺-N) jointly affected the AMF community structure. **[Conclusion]** The density of *C. lanceolata* stand significantly affected rhizosphere soil AMF community structure. The main soil environmental factors affecting AMF characteristics were alkali-hydrolysable nitrogen and ammonium nitrogen, with a network centrality coefficient of 0.9434 in the symbiotic network. In the process of stand density change, Potential interactions between soil physicochemical properties and taxonomic groups may jointly influence the AMF community structure of *C. lanceolata* forest. The stand density affected soil microbial community, and the changed soil microbial community in turn aboveground vegetation. Finally, soil community and aboveground vegetation respond to density change cooperatively. This result provides new insights into the construction of ecological networks in which AMF mediates the above- and below-ground synergy of plants.

Keywords: stand density of *Cunninghamia lanceolata* plantation; rhizosphere soil; high-throughput sequencing; arbuscular mycorrhizal fungi community; diversity; co-occurring network

杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) 是我国栽植面积最广的用材林树种, 分布在南方 16 个省 (区), 种植面积约占我国人工林面积的 16%^[1,2]。高密度经营人工林是全球性问题, 威胁着全世界人工林的可持续管理。单一栽培和不当的管理措施同样导致了林分结构的简单化, 生物多样性的减少以及中国人工林的长期生产力损失。解决这些问题最常用的措施是间伐即密度控制, 通过密度控制实现人工林环境条件的改善, 可促进林下植被发育、生物量变化等。国内外学者在林分密度对土壤理化性质和林下植被的影响进行了大量的研究, 集中在林下植被多样性、林下更新、林分结构^[3]和土壤微生物^[4-5]等方面。针对杉木林地微生物研究方面, 从不同林分起源^[6,7]、林龄^[8]、树种组成^[9]、采伐更新^[10]方式等条件下林地土壤微生物的变化规律、根际菌根功能基因^[11]开展了相关研究。全磷和铵态氮是两个最重要的调控不同林龄杉木根际和非根际土壤细菌和真菌群落组成的因子^[8]。亚热带杉木纯林向多层混交林的转变通过调节微生物群落增强了土壤团聚体稳定性, 改变了细菌群落和真菌多样性^[9]。不同森林采伐和更新方式对微生物功能多样性的影响主要是由于采伐残体养分投入的差异, 土壤养分是土壤微生物碳代谢活动的主要驱动因子^[10]。

根际微生物能感知根系分泌物并影响寄主植物^[12], 增强植物抗逆性和耐性并促进植物生长。丛枝菌根真菌 (Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF) 隶属于球囊菌门是土壤微生物的重要组成部分, 产生共生关系, AMF 在生态系统中起着重要作用, 参与了养分运输、土壤结构改善、寄主抗病抗逆能力提高等生态功能。AMF 是通过提高林木的抗逆性来提高森林生产力。近年来, 土壤微生物多样性和其生态功能的研究得到了越来越多研究者的关注, 土壤作为世界上最大的生物多样性的库, 微生物多样性的丢失使土壤更加容易退化。通过高通量测序分析的土壤微生物多样性可在基因水平呈现, 已应用于荒漠、草原、农田土壤微生物多样性^[13]。不同林分密度改变了林下小气候、土壤水气热和理化性质以及林下植被, 同时林下植被影响凋落物和根系分泌物组成。这些变化都会作用土壤微生物群落。AMF 在促进植物生长和健康生态系统的可持续性方面起着至关重要的作用。杉木与 AMF 形成共生关系。然而, 大多数研究只关注与不同林龄杉木人工林相关的 AMF^[14]。目前尚不清楚不同密度的杉木林如何调节 AMF 群落, 以及地上植被与微生物的相互关系和作用机制还不够清楚, 因此, 研究林分密度对土壤微生物结构、林下植被, 以及地上地下相互作用关系有助于我们深刻认识密度变化中微生物生态网络的构成格局。本研究通过分析不同密度杉木林根际土壤 AMF 群落多样性和群落结构的差异来间接了解 AMF 群落对林分密度的响应。本研究在江西省永丰县官山林场选取 4 个密度杉木人工林样地, 基于高通量 Illumina Miseq 测序手段比较不同密度杉木林下土壤 AMF 多样性和群落结构, 结合土壤养分指标和林下植被多样性分析杉木根际土壤 AMF 群落的影响因子, 探究杉木人工林不同密度下土壤微生物的演变与林下植被及土壤养分的响应特征, 深入理解 AMF 与森林生态系统的关系, 探究 AMF 对林下植被和土壤特征的响应及其机制, 以为林业间伐抚育经营提供可靠依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于江西省吉安市永丰官山林场，气候属亚热带温暖湿润季风气候，年均温约 16.3~19.5℃，冬暖夏热，无霜期长达 240~307 天。日均温超过 10℃ 的持续期为 240~270 天，活动积温 5000-6000℃。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设计

2017 年 10 月，选择 1990 年造林密度为 3300 株/hm² 的，造林 8a 后经过间伐密度调控为 4 种不同密度（3300、2700、2250、1950 株/hm²）杉木人工林为研究对象，该杉木林未进行林下种植。样地海拔 107m~118m，坡向均为西南，坡度约 15°。每块样地面积 20m×20m 样方，每个造林密度设置 3 组重复样地。样地基本情况如下表 1。

表 1 不同密度杉木林样地的基本情况

Table 1 The basic condition of the sample of different density of *C. lanceolata* plantation

处理	林分密度	高度	胸径	经度	纬度	坡度	坡向	郁闭度
Treatment	Plantation density/plant·hm ⁻²	Height/m	Diameter at base/cm	Longitude	Latitude	Slope/°	Aspect	Canopy density
D1	3300	7.60	10.16	115°34'24"	27°14'21"	14	southwest	0.70
D2	2700	7.82	10.43	115°34'23"	27°14'18"	15	southwest	0.68
D3	2250	8.75	11.06	115°34'23"	27°14'22"	14	southwest	0.67
D4	1950	9.94	12.03	115°34'21"	27°14'24"	15	southwest	0.65

1.2.2 林下植被调查

采用丁凯 [15] 样地法，分别对 4 种不同密度林分设置 20 m×20 m 标准样地，采用对角线法，在每个样方内选取 3 个 5 m×5 m 的样方调查灌木层，同时选取 3 个 1 m×1 m 的样方调查草本层，记录每种植物的名称、高度、株数、盖度等。

1.2.3 土壤样品采集

2019 年 10 月，在 4 个密度杉木样地用“抖落法”采集根际土壤，根际土壤为粘在细根上的土壤，在每个样方内选取 10 株胸径和树高接近的杉木，剥开枯落物层并挖开上层覆土，剪下细根，将粘在细根上土壤用毛刷刷到自封袋中。每个密度取 3 个重复样方，每个样方取 10 份根际土壤，共获得 120 份土壤样品。土壤通过 2 mm 筛选后，其中一份保存于 -80 °C 冰箱用于 AMF 多样性测定，另一部分土样风干后测定土壤养分。土壤 pH 使用 pH 计测定（水土比例 1 : 2.5）；土壤全氮（Total Nitrogen, TN）采用凯氏定氮仪法测定；土壤全磷（Total Phosphorus, TP）采用氢氧化氮消融-钼锑抗比色法测定；土壤全钾（Total Potassium, TK）采用氢氧化氮消融-火焰光度计测定；土壤速效磷（Available Phosphorus, AP）测定采用碳酸氢钠溶液提取浸提-钼锑抗比色法；土壤铵态氮（Nitrogen, NH₄⁺-N）和硝态氮（Nitrogen, NO₃⁻-N）采用氯化钾浸提-比色法测定 [16, 17]。

1.3 土壤样品测序

土壤样品委托上海美吉生物医药科技有限公司基于 Illumina MiSeq 高通量测序平台，根据相似度将序列聚类为操作分类单元(OTU)，凭借 OTU 数据对 AMF 进行多样性分析 [8]。

1.4 数据处理与分析

1.4.1 林下植物多样性计算

以每个样方为单位，分别计算群落各层物种重要值，以 Simpson 指数、物种丰富度 species richness、Shannon-Wiener 指数、Brillouin 指数、McIntosh 指数和均匀度指数 Pielou 作为分析群落物种多样性的指标。

1.4.2 微生物多样性计算

Alpha 多样性指数包括反映群落丰富度（Community richness）的指数：Sobs、Chao1、ACE。反映群落

均匀度 (Community evenness) 的指数: Simpson even、Shannon even。反映群落多样性 (Community diversity) 的指数: Shannon、Simpson 和 Coverage。

1.4.3 数据统计分析

基于样本 OTU 丰度进行不同密度杉木根际土壤 AMF 群落物种组成 Venn 韦恩图和群落组成分析, 利用 R 语言 (version 3.3.1) 工具统计和作图。使用层次聚类软件 Cluster 3.03 版对不同密度中 50 个最丰富的 OTU 进行分析。不同密度间差异, 采用 Bray-Curtis 距离算法 ANOSIM 分析, 检验组间差异是否显著大于组内差异, 从而判断分组是否有意义^[18]。采用置换多因素方差分析 PERMANOVA (permutational MANOVA) 和非参数多因素方差分析 (nonparametric MANOVA) 对总方差进行分解, 分析不同分组因素对样品差异的解释度, 并使用置换检验进行显著性分析^[16]。Network 网络分析不同密度中 OTU 和物种的共存关系, 进行单因素相关网络和双因素相关网络, 选取总丰度前 50 的特征, 并计算特征之间的相关系数, 以反映特征之间的相关性, 观察到显著的 Spearman 相关性 ($p < 0.05$), 关键分子种是那些表现出高介数中心值的物种。并使用 Cytoscape_3.7.2 软件对共现网络进行可视化。利用半度量 (Bray-Curtis) 进一步通过冗余分析 (Redundancy Analysis, RDA) 解析不同环境对于 AMF 真菌群落结构的影响。R 语言 vegan 包或 QIIME 软件分析和作图。

2 结果与分析

2.1 不同密度杉木人工林根际土壤 AMF 群落组成及结构

由 AMF 群落相对丰度图 1 可知, 在不同密度杉木林根际土壤球囊霉属 (*Glomus_f_Glomeraceae*) 均为相对丰度最高的属, 在 D3 (2250 株/hm²) 密度下, 球囊霉属相对丰度为 99.78%, 而在 D4 (1950 株/hm²) 密度下, 巨孢囊霉属 (*Gigaspora*) 相对丰度增加, 为 7.16%。其中, 无梗囊霉属 (*Acaulospora*) 只存在于 D1 密度杉木林。从分子种 Species 水平的群落组成分析表明, 随着林分密度变小, 球囊霉属的 *Glomus-YAMFato2005-D-VTX00084*、*Glomus-Glo32-VTX00124* 种和巨孢囊霉属 *Gigaspora-decipientis-vtx00039* 种相对丰度增大, 分别是 6.9%、5.89%和 7.16%。

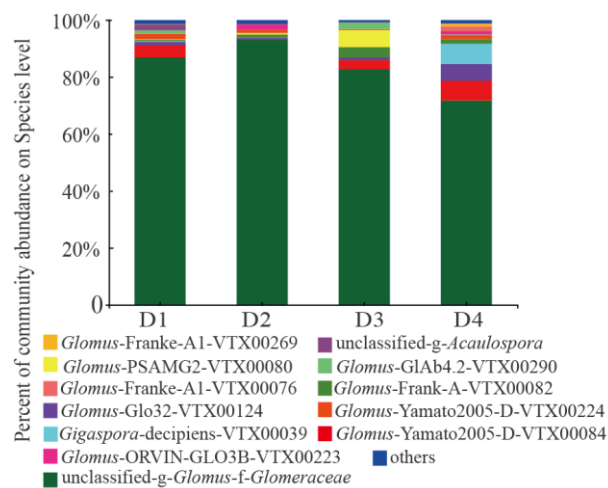


图 1 种水平不同密度杉木根际土壤 AMF 相对丰度

Fig. 1 Percent of AMF community abundance in rhizosphere soils under *C. lanceolata* plantations of different density on species level

比对 NCBI 数据库测序序列, 本研究共得到 163 个 AMF-OTUs, 分属于 1 门 1 纲 5 目 6 科 8 属, 28 个种。8 个属 OTU 数目占总 OTU 数目的比例分别为: 球囊霉属 (*Glomus-f-Glomeraceae*) 占 97.24%, 无梗囊霉属 (*Acaulospora*) 占 2.09%, 巨孢囊霉属 (*Gigaspora*) 占 1.92%, 其它占 0.61%。

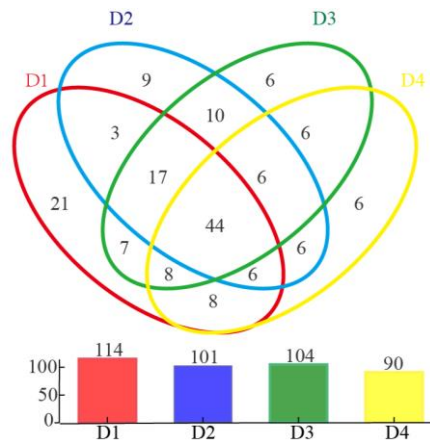


图 2 基于 OTU 水平的不同密度杉木根际土壤 AMF 群落韦恩图

Fig. 2 Venn diagram of AMF OTUs in rhizosphere soil under different density of *C. lanceolata* plantation

为了研究 4 种密度杉木林下根际土壤群落从枝菌根真菌的差异，我们利用韦恩 Venn 图对不同密度杉木人工林下根际土壤的 AMF 专属 OTUs 和共享 OTUs (3%进化距离) 进行了热图分析。不同密度杉木根际土壤 AMF 群落 OTU 差异及共有物种如图 2 所示，D1 密度中特有 OTU 占总 OTU 序列数的 27.87% (114)，D2 密度特有 OTU 占 24.69%，D3 密度中特有 OTU 占 25.42%，D4 密度中特有 OTU 占 22.0%。4 种杉木密度下根际土壤共有 OTU 数量为 44 (10.75%)。

2.2 不同密度杉木人工林根际土壤 AMF 群落结构及多样性

表 2 不同密度杉木根际土壤 AMF 群落 α 多样性指数

Table 2 Alpha diversity index of AMF community in rhizosphere soil under different *C. lanceolata* plantation

处理	群落丰富度				群落多样性				群落稳定性		
Treatment	Community richness				Community diversity				Community uniformity		
	Sobs	Chao1	ACE	Bootstrap	Shannon	Simpson	Coverage	Heip	Shannoneven	Simpson	Simpson
D1	60.40	58.100	55.4193	62.7213	2.1673 ab	0.2197	0.9998	0.1340 c	0.5303 b	0.0824 b	
D2	51.40	52.973	53.1592	53.2656	2.0431 b	0.2401	0.9998	0.1405 c	0.5202 b	0.0953 ab	
D3	58.80	63.430	62.5259	61.3794	2.4999 a	0.1419	0.9997	0.2002 ab	0.6145 a	0.1393 a	
D4	51.75	61.458	56.4552	54.0383	2.3714 ab	0.1691	0.9997	0.1968 a	0.6009 ab	0.1303 ab	

通过 Shannon 指数评估 AMF 物种多样性 (表 2)，D3 和 D4 密度杉木根际土壤的 AMF 群落多样性最高，其次是 D1 和 D2 林地。这些结果表明密度调控在土壤 AMF 物种多样性方面起到了重要作用。而各处理样本在测序覆盖度 (coverage) 上没有显著差异，所有样本的测序覆盖度高于 0.98，说明测序深度足以覆盖包括物种在内的大部分微生物。Chao1 丰富度和 Shannon 多样性相一致，进一步说明高密度杉木林地具有更低的微生物多样性。群落均匀性 simpson、shannoneven 均匀度指数和 heip 群落均匀度指数也随着密度的减小有增加的趋势。

表 3 不同密度杉木根际土壤 AMF 群落结构 ANONIS、ADONIS 和 PERMANOVA 分析

Table 3 ANONIS, ADONIS and PERMANOVA pairwise differences in AMF communities in rhizosphere soils under *C. lanceolata* plantations of different density

方法	自由度	总方差	均方	F 模型	R ² 值	P 值
Method	df	Sums Of Sqs	MeanSqs	F.Model	R ²	P-value
置换多因素方差分析						
ADONIS	group_factor	3	0.147472066	0.049157355	2.21854	0.2938
	Residuals	16	0.354521104	0.022157569	-	0.7062
	Total	19	0.501993170	-	-	1

非参数多因素方差分析

PERMANOVA	-	0.147470000	0.04916000	2.21854	0.2938	0.005
-----------	---	-------------	------------	---------	--------	-------

利用 ANONIS、ADONIS 和 PERMANOVA 3 种不同的方法，分析了不同密度杉木根际土壤 AMF 群落结构的差异 (表 3)，3 种多因素方差分析结果均表明，4 种不同密度杉木林下土壤 AMF 的群落结构存在显著差异 ($P < 0.05$)。

表 4 基于种水平的不同密度杉木林土壤 AMF 相对丰度组间差异检验

Table 4 Significant difference test of AMF community abundance in soil under different density of *C. lanceolata* plantation

AMF 分子种	D1 均值	D1 标准差	D2 均值	D2 标准差	D3 均值	D3 标准差	D4 均值	D4 标准差	P 值
Species AMF	D1-Mean	D1-Sd	D2-Mean	D2-Sd	D3-Mean	D3-Sd	D4-Mean	D4-Sd	P-value
	/%	/%	/%	/%	/%	/%	/%	/%	
unclassified_g_Glomer_f_Glomeraceae	86.900	4.595	93.180	3.799	82.680	6.738	71.750	17.910	0.035
<i>Glomus</i> -YAMFato2005-D-VTX00084	4.229	3.819	0.000	0.000	3.233	2.081	6.925	10.660	0.049
<i>Glomus</i> -PSAMFG2-VTX00080	0.157	0.104	0.496	0.924	5.937	4.075	0.017	0.030	0.003

通过 Kruskal-Wallis H test 克氏秩和检验对不同密度杉木根际土壤 AMF 真菌群落丰度显著性差异检验分析表明 (表 4)，分子种 unclassified_g_Glomeraceae、*Glomus*-YAMFato2005-D-VTX00084 和 *Glomus*-PSAMFG2-VTX00080 的丰度受林分密度的影响差异明显 ($P < 0.05$)，其它物种丰度受林分密度的影响差异不显著。

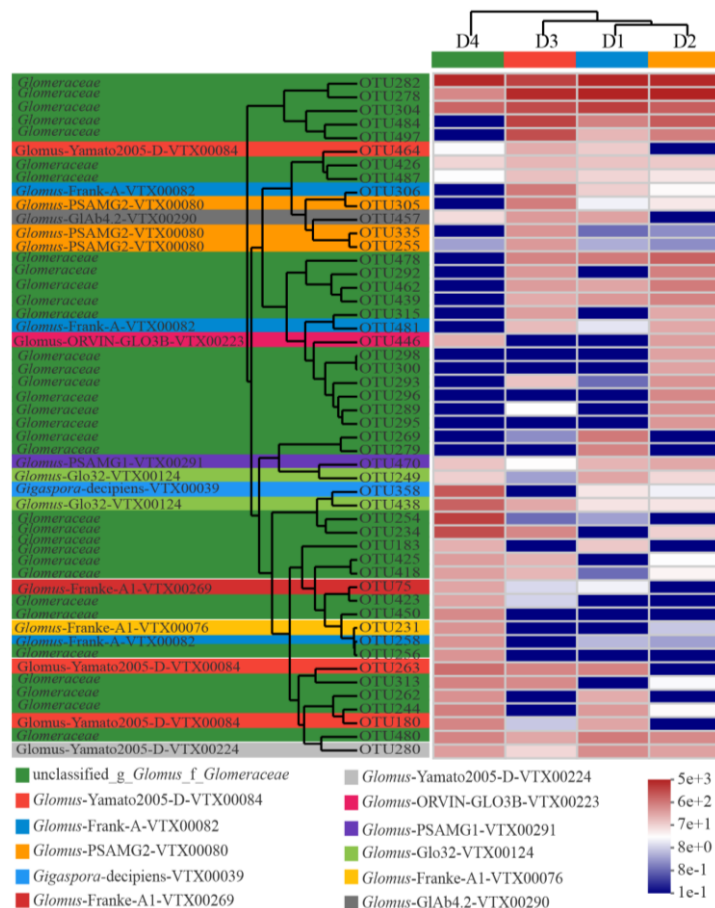


图 3 基于 OTU 分类水平前 50 的物种的不同密度杉木根际土壤 AMF 群落相关性热图

Fig. 3 The heatmap diagram of the dominant 50 OTUs of AMF communities in rhizosphere soil under different density of *C. lanceolata* plantation

为了明确不同密度杉木林下土壤根际 AMF 群落的差异，使用热图分析相对丰度前 50 的 OTU。从群落热图（图 3）可以看出，这 50 个主要 OTU 的丰度在 4 个不同密度杉木林有所不同。各密度杉木林根际土壤 AMF 的优势 OTUs 也有所不同。其中，各密度的优势 OTU 也不同，D1 密度杉木林根际 AMF 微生物占比优势为 OTU423、OTU231，D2 密度杉木 OTU231 和 OTU423 为主，D3 密度杉木 OTU296 和 OTU497 占为主，D3 密度杉木 OTU298、OTU289 占优势。4 种杉木林分根际土壤 AMF 群落优势分子种不同。D1 中的丰度较高分子种 *unclassified-f-Acaulospora*，D2 中 *Glomus-ORVIN-G10313* 和 *Glomus-VTX00223*，D3 中优势分子种分别是 *Glomus-PSAMG2-VTX00080*、*Glomus-Frank-A-VTX00082*、*Glomus-GLAb4.2-VTX00290*，D4 中 *Gigaspora-decipiens-VTX00039*、*Glomus-Glo32-VTX00124*、*Glomus-Yamato2005-D-VTX00084*。

2.3 植被和土壤环境对 AMF 群落结构多样性的影响

表 5 不同密度杉木林下植被多样性

Table5 Diversity index of understory vegetation under different density of *C. lanceolata* plantation

在调查的 60 个灌木和草本小样方中共统计 16 种灌木和 2 种草本植物（表 5），密度相对较低的 D3 样

冠层 Layers of understory	处理 Treatment	物种数 Number of species	辛普森指数 Simpson index	Shannon 指数 Shannon index	Pielou 指数 Pielou index	Briliouin 指数 Briliouin index	McIntosh 指数 McIntosh index
灌木层 Shrub layer	D1	13 ab	0.9123 a	3.5458 ab	0.9477 a	3.2267 a	0.7671 ac
	D2	12 b	0.8906 b	3.3338 b	0.9299 b	3.0648 b	0.7290 b
	D3	15 ab	0.9163 a	3.6596 ab	0.9343 c	3.3400 a	0.7728 ac
	D4	16 a	0.9195 a	3.7126 a	0.9423 d	3.3755 a	0.7785 a
草 本 层 Herbaceous layer	D1	2 a	0.2275 a	0.5556 a	0.5556 a	0.5249 a	0.1331 a
	D2	2 a	0.2436 a	0.5850 a	0.5850 a	0.5537 a	0.1432 a
	D3	2 a	0.4878 a	0.9752 a	0.9752 a	0.9405 a	0.3121 a
	D4	2 a	0.4455 a	0.9131 a	0.9131 a	0.8783 a	0.2804 a

地林下植物物种相对较多，有 16 种，不同密度杉木林地上部分植被多样性方差分析表明，杉木林分密度对草本植被多样性影响差异不显著。其主要原因是杉木林下草本物种数量仅有 2 种。灌木层中，随着林分密度的降低，Shannon 指数呈增加趋势。

表 6 不同密度杉木林下植被多样性与根际土壤 AMF 群落多样性指数相关性分析

Table 6 Correlation analysis of diversity index of understory vegetation and AMF Community in rhizosphere soil under different *C. lanceolata* plantation

多样性指数 Diversity index	Chao1 指数 Chao1 index	ACE 指数 ACE index	辛普森指数 Shannon index	Shannoneven 指数 Shannoneven index
Chao1 指数 Chao1 index	1	0.925**	0.553*	0.333
ACE 指数 ACE index	0.925**	1	0.578**	0.31
辛普森指数 Shannon index	0.553*	0.578**	1	0.952**
Shannoneven 指数 Shannoneven index	0.333	0.31	0.952**	1
植被辛普森指数 Vegetation Shannon index	0.363	0.21	0.494†	0.538†
Vegetation Pielou index 植被 Pielou 指数	0.326	0.24	0.049	-0.003

Note:*. Significant correlation at the level of 0.05 (bilateral). **. Significantly correlated at 0.01 level.

丛植菌根真菌只有与寄主形成共生体才能生活。不同寄主植物的根系，影响 AMF 群落组成和多样性

[19]。林下植被辛普森指数 Shannon 与根际土壤 AMF 群落多样性 Shannon 指数呈显著正相关 ($r=0.494$)。地表植被种类少的杉木林根际土壤中 AMF 群落多样性也较低,说明 AMF 群落多样性受寄主植物多样性的影响,地上植被丰富,根际土壤 AMF 群落多样性也较高(表 6)。

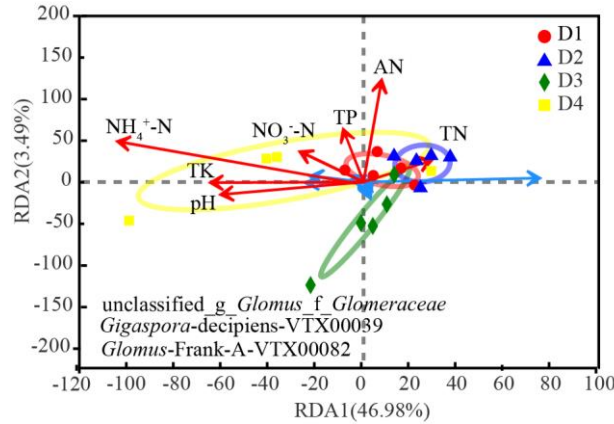


图 4 种水平 AMF 群落组成与土壤理化性质的 RDA 分析

Fig. 4 Redundancy analysis to show correlation between the AMF communities and soil physicochemical properties

冗余分析 (Redundancy analysis, RDA) 被用来提取各解释变量在土壤微生物群落多样性中的变化。RDA 分析揭示了 AMF 群落与土壤养分之间的关系。以土壤微生物群落组成作为原始变量, RDA 结果显示(图 4), 不同密度杉木林根际土壤 AMF 真菌群落组成信息中的 61.99% 能够被所列的 7 个环境因子所解释。其中, 第 1,2,3,4 轴的特征值分别是 0.2545、0.1143、0.0443、0.0189, 第一轴 PC1 解释了大部分的 AMF 真菌群落数据的变异, RDA1 解释了 46.98% 的变异信息, RDA2 解释了 3.49% 的变异信息。4 种杉木密度类型大致分成 4 堆, 不同密度杉木林由于局地环境因素影响, 林下植被类型存在差异。

表 7 物种与土壤理化性质 RDA 相关数据

Table 7 RDA data related to species and soil physicochemical properties

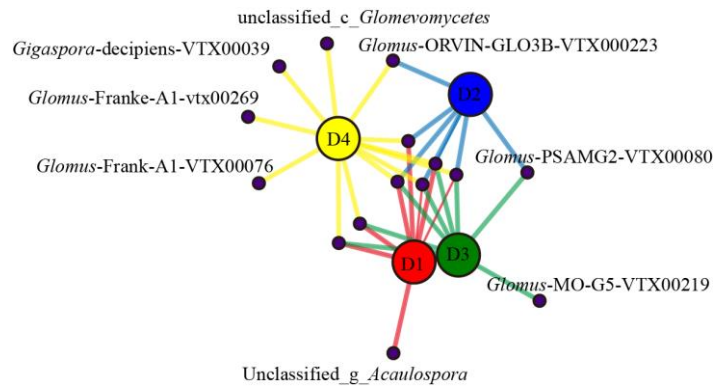
环境因子	主成分 1	主成分 2	r ² 值	P 值
Soil factors	RDA1	RDA2	r ² values	p_values
全氮 TN	-0.9406	0.3394	0.0353	0.736
碱解氮 AN	0.2775	0.9607	0.3711	0.014
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N	0.7961	0.6051	0.0816	0.499
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N	0.9046	0.4262	0.6391	0.001
全磷 TP	0.5009	0.8655	0.1096	0.348
全钾 TK	0.9769	0.2137	0.1863	0.166
pH	0.9963	0.0861	0.1471	0.250

已有研究发现, 土壤微生物群落结构受土壤环境与地上植被的影响。植被类型不同土壤微生物群落组成和分布存在差异^[6]。AMF 真菌群落组成显著受 NH₄⁺-N、NO₃⁻-N、pH、TK 的影响, 这与以往研究中, 土壤微生物群落组成受地上植被、土壤 N 与 pH 值等因素的影响的结构类似^[20]。碱解氮 AN ($r^2=0.3711$, $P=0.014$), 铵态氮 NH₄⁺-N ($r^2=0.6391$, $P=0.001$) 与 AMF 群落结构具有显著相正相关性(表 7)。综上所述, 特定林分环境因素调控 AMF 群落组成。

2.4 不同密度杉木人工林根际土壤 AMF 群落共线性网络分析

共线性网络图可视化展示物种在不同样本中的共现关系。不同密度杉木土壤 AMF 共线性网络分析表明(图 5), 共有分子种 4 种, 分别是 *Glomus-Glo32-VTX00124*、*Glomus-Yamato2005-D-VTX00224*、*unclassified_g_Glomus_f_Glomeraceae*、*Glomus-Frank-A-VTX00082*。随着间伐强度的增大, D4 密度杉木林

根际土壤 AMF 群落独有分子物种分别是 *Glomus*-Frank-A1-VTX00269、*Glomus*-Frank-A1-VTX00076、*Gigaspora*-decipiens-VTX00039、*unclassified_c_Glomeromycetes*。



Note: Nodes in the network represent sample nodes or species nodes, and the line connecting sample nodes and species nodes means that the species is included in the sample.

图 5 基于种水平的不同密度杉木根际土壤 AMF 群落共线性网络

Fig. 5 Co-occurring network of AMF communities in rhizosphere soil under different density of *C. lanceolata* plantation on species level

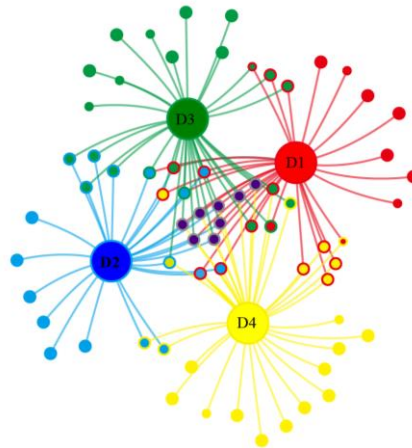


图 6 基于 OTU 水平的不同密度杉木根际土壤 AMF 群落共线性网络

Fig. 6 Co-occurring network of AMF communities in rhizosphere soil under different density of *C. lanceolata* plantation on OTU level

基于这些 OTU 中(图 6), 46%的 OTU 与一个系统有关, 证实四个系统中群落组成的显著的重要 OTUs 与所有的密度相关。约 14%重要的 OTUs 与 D1 密度显著相关; 约 16%的 OTU 与 D2 密度系统相关; 22%的 OTU 与 D3 密度系统相关。16%的重要 OTUs 与所有的密度相关。

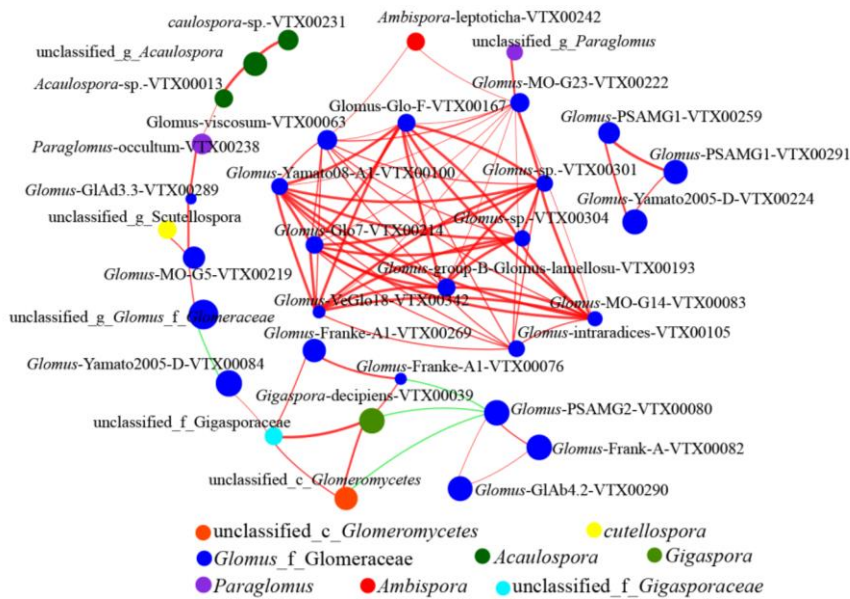


图 7 不同密度杉木根际土壤 AMF 群落的单因素相关性网络分析

Fig. 7 Univariate correlation network analysis of AMF communities in rhizosphere soil under different density of *C. lanceolata* plantation

相关性 Network 分析发现(图 7),在 4 种密度杉木林的 20 个样本中,10 个种存在正相关关系(Spearman, $R^2 \geq 0.6, P < 0.05$); 在所有节点中, *Glomus* 球囊霉属占比最多, 占了所有节点的 66.67%; 将节点分布模块化, 所有的节点可以分为 2 个主要的模块 (≥ 10 个节点); 基于介数中心性, 该值最高的 5 个种分别是 *Glomus*-MO-G23-VTX00222、*Glomus*-viscosum-VTX00063、*Glomus*-Glo7-VTX00214、*Glomus*-Yamato08-A1-VTX00100、*Glomus*-sp.-VTX00304 表明这些 AMF 在共存在网络中属于核心物种。

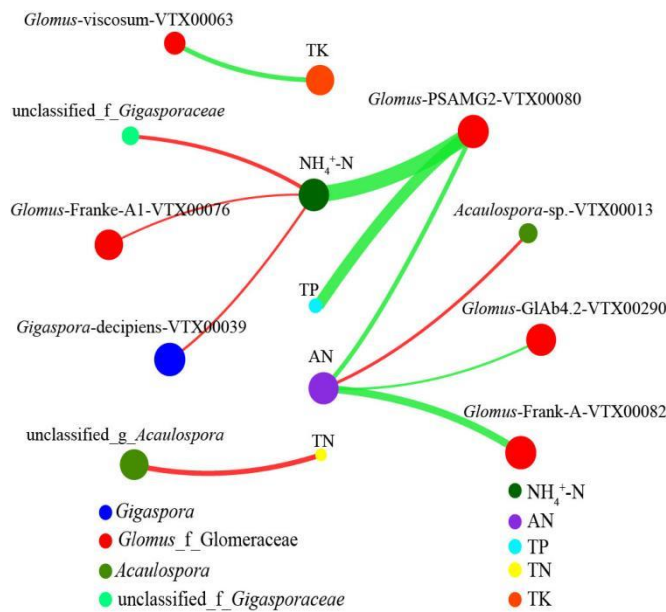


图 8 不同密度杉木根际土壤 AMF 群落的双因素网络分析

Fig. 8 Two factors correlation network analysis of AMF communities in rhizosphere soil under different density of *C. lanceolata* plantation

环境因子与物种双因素共线性网络分析表明(图 8), 模块的环境关联不同, 只有一个模块与环境因素密切相关。这表明来自同一模块的分类群在生态上相似。在共线性网络中铵态氮 NH_4^+-N 和碱解氮 AN 网络中心系数为 0.9434, 表明这个模块主要由喜 N (*unclassified_f_Gigasporaceae*、*Glomus*-Franke-A1-

VTX00076、*Gigaspora-deciciens*-VTX00039、*Acaulospora*-sp.-VTX00013) 和寡营养 (*Glomus*-PSAMG2-VTX00080、*Glomus*-Glab4.2-VTX00290、*Glomus*-Frank-A-VTX00082、*Glomus*-viscosum-VTX00063) 的分类群组成。

3 讨论

3.1 杉木人工林根际土壤 AMF 群落结构对林分密度的响应

本文对不同密度杉木林下根际土壤 AMF 群落多样性研究结果表明, 不同密度下的根际土壤 AMF 群落 ACE 指数、CHAO1 指数和 Shannon 指数整体表现为 D3、D4 中低杉木林分密度下 AMF 群落丰富度和多样性明显提高。各密度杉木林根际土壤 AMF 的优势 OTUs 也有所不同。其原因可能是不同林分密度改变了林下小气候、土壤水气热和理化性质以及林下植被, 同时林下植被影响凋落物和根系分泌物组成。这些改变都会影响土壤微生物群落。丁凯^[7]等对不同密度杉木林对林下植被和土壤微生物群落结构的影响发现杉木林分密度降低, 促进林下增多, 有利于良好菌群结构保持。这与本研究低密度杉木林分根际土壤 AMF 群落多样性相一致, 说明合理的杉木林分密度促进微生物群落多样性提高, 有利于林地土壤肥力保持。

通过对不同密度下 AMF 群落结构之间的相似性和差异性的分析, 发现不同密度杉木林根际土壤 AMF 群落结构存在显著差异; 随着林分密度变小, 根际土壤球囊霉属的分子种 *Glomus*-Yato2005-D-VTX00084、*Glomus*-Glo32-VTX00124 种和巨孢囊霉属 *Gigaspora-deciciens*-vtx00039 种相对丰度增大; 分子种 unclassified_g_Glomus_f_Glomeraceae、*Glomus*-YAMFato2005-D-VTX00084 和 *Glomus*-PSAMFG2-VTX00080 的丰度受林分密度的影响差异明显。马克平团队对亚热带森林长期定位监测研究发现^[21], 土壤真菌对树木密度存在依赖性, 丛枝菌根更容易受到同种邻居密度的限制。合理调整林分密度, 可改变林下微环境, 增加生物多样性。总而言之, AMF 群落多样性的差异性响应林分密度变化。

3.2 不同密度杉木林根际土壤 AMF 群落的共生模式

球囊菌属是球囊菌门中最常见和最大的属, 与植物根形成共生关系^[22]。在本共生网络中研究的最丰富的属是球囊霉属, 这表明这些多面手适应多种环境。在中心性测量(例如度, 介数中心性和紧密中心性)的基础上, 在一个共现网络中本质上比其他群体更紧密相连的微生物组^[23]。不同密度杉木林根际 AMF 群落共生网络的网络中心系数 CC 值为 0.63, 表明该生态网络的相关性强。高于其他生态系统的 CC 值。丛枝菌根真菌 AMF 可以通过从土壤中吸收养分来提高植物生产力^[24]。AMF 群落促进地上植物维持极端生态系统的生物多样性和生产力的重要性^[25]。*Glomus*-MO-G23-VTX00222、*Glomus*-viscosum-VTX00063、*Glomus*-Glo7-VTX00214 具有前三个介数中心值, 这表明这些节点在共生网络中的重要性。*Glomus*-MO-G23-VTX00222 在以前的研究中也确定关键物种, 需要进一步的工作来更好解释这种真菌在共生网络中的作用^[26]。因此, 所有 2 个关键分类群可能在生态过程中发挥关键作用。

微生物间相互作用对宿主-微生物稳态至关重要^[27, 28]。近年来, 基于相关性的网络分析已成功用于探索微生物群落的共生模式^[29, 30], 微生物网络分析已被用作探索一系列环境中相互作用的工具, 提供有关微生物合作和竞争的重要细节^[31, 32]。此外, 微生物网络已被强调为了解微生物群落组装动态和成员相互作用对变化环境的反应至关重要^[33]。微生物生态网络可以表征群落之间的相互关系。生态网络的特性能够响应微生物群落对环境的变化^[34]。已有研究证明, 网络中模块化增强网络的稳定性, 负相关性网络抗干扰能力强, 弱相关性构成的网络更稳定^[35]。本研究中, 网络分析显示 AMF 群落中存在非随机共现模式, 10 个最强的正相关都在不同的属之间, 这表明代谢合作可能在形成物种共生中发挥重要作用^[36]。优势类群驱动网络结构(连通性和介数以及丰度之间呈正相关), 这与前人的研究结果一致^[21], 此外, 模块间的种丰度和土壤特征之间的不同相关性表明这些组件具有特定的生态特征。这些 AMF 真菌群落的非随机组合模式表明, 物种间的相互作用和环境筛选在形成群落结构方面占主导地位。

3.3 不同密度杉木林根际土壤 AMF 群落结构和多样性的影响因素

植物、土壤和微生物三方复杂的相互作用操纵植物向有利的方向发展,促进植物实现可持续的收益^[37]。目前尚不清楚根际/叶际和内生植物区室(即寄主内)中的这些相互作用在多大程度上影响了微生物组合,以及微生物对植物生境的适应是否驱动了影响植物适应性的生境特定微生物-微生物相互作用策略(M. Amine Hassani)。已有研究表明,影响根际微生物组成的主要因素是土壤类型。土壤 pH、有效磷和有机碳等对 AMF 群落结构有重要影响^[38]。本研究表明,不同密度杉木林根际土壤 AMF 群落组成与土壤 N、pH 存在正相关关系。pH 能够影响 AMF 的产孢率、菌丝生长和形成,进而改变群落组成。

植物-土壤之间的相互作用是植物群落动态和养分循环的驱动力^[39]。植物向地下输入碳源的第一级消费者是真菌^[40]。已有研究表明,地上部植被群落变化改变了土壤含水量从而影响土壤微生物群落的重组^[21]。张贾宇等^[41]研究杨树人工林幼树阶段林下植被管理对土壤微生物量研究表明,林下植物物种数量的增加能提高土壤微生物生物量,同时物种数量增加提高了微生物对碳源的利用。密度调控改善了林分结构,林下植被多样化,提高了生物多样性,从而促进森林养分的利用效率^[26]。林分林内小气候、有机质分解、微生物活性和碳流出等方面响应林分结构的改变发生实质性的变化。相关不同密度杉木的研究发现,适度的密度有利于林下植被生长、林地肥力保持和良好的微生物群落结构^[42]。本研究表明,林下植被多样性 Shannon 指数与根际土壤 AMF 群落 Shannon 指数间呈现显著的正相关关系。根际微生物群落的结构是复杂的根-土壤-微生物相互作用的结果。因此,在营林过程中,合理的密度促进养分利用效率,提高林分生产力。本研究在杉木根际 AMF 群落影响因素不够全面,缺乏土壤酶活性、土壤呼吸、微生物生物量等相关指标的综合评价。今后确定土壤微生物的多样性及其影响指标,从不同时间、空间尺度探索 AMF 时空演变的驱动机制,研究 AMF 生态功能,特别是促进土壤 N、P 养分循环与高效利用,并寻求 AMF 功能基因。这对于杉木人工林生态系统抚育经营具有重要意义。

4 结论

杉木林分密度显著影响根际土壤 AMF 群落结构。影响 AMF 特性的主要土壤环境因子是碱解氮和铵态氮。在林分密度变化过程中,不同土壤理化性质和分类群之间潜在的相互作用可能共同影响杉木林地 AMF 群落结构。林分密度影响土壤微生物群落,变化后的土壤微生物群落又会影响到地上植被,最终土壤群落与地上植被协同响应密度变化。这一结果为地上地下协同作用构建生态网络的研究提供新的见解。

参考文献

- [1] 李裕元, 郑纪勇, 邵明安. 子午岭天然林与人工林群落特征比较研究[J]. 西北植物学报, 2005,25(1):2447-2456.
LI Y Y, ZHENG J Y, SHAO M A. Comparison of the Attributes of Natural Forests and Plantations in Ziwuling Mountain[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(1):2447-2456.
- [2] 李智超, 张勇强, 厚凌宇, 等. 杉木人工林土壤微生物对林分密度的响应[J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(1):76-84.
LI Z C, ZHANG YQ, HOU LY, et al. Response of soil microorganism to stand density in Cunninghamia lanceolata plantation[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2020, 37(1):76-84.
- [3] 张燕林, 黄彩凤, 包明琢, 等. 生物炭及其老化对杉木林土壤养分含量和微生物群落组成影响的室内模拟[J]. 林业科学, 2021, 57(06):169-179.
ZHANG Y L, HUANG C F, BAO M Z, et al. Effects of Biochar and Its Aging Biochar on Soils Nutrients and Microbial Community Composition in Cunninghamia lanceolata Plantations:a Laboratory Simulation Experiment[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2021, 57(06):169-179.
- [4] 王涛, 万晓华, 程蕾, 等. 杉木采伐迹地营造阔叶树种对土壤微生物生态化学计量特征的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31(11):3851-3858.
WANG T, WAN X H, CHENG L, et al. Effects of broadleaved tree species on soil microbial stoichiometry in clear-cut patches of Cunninghamia lanceolata plantation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(11):3851-3858.
- [5] 李雪, 王静, 张静, 等. 林龄和林分密度对华北落叶松人工林土壤养分和细菌群落的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42(10):83-92.
LI X, WANG J, ZHANG J, et al. Effects of stand age and stand density on the soil nutrient and bacterial community of Larix principis-rupprechtii plantation[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2022, 42(10):83-92.
- [6] 刘丽, 徐明恺, 汪思龙, 等. 杉木人工林土壤质量演变过程中土壤微生物群落结构变化[J]. 生态学报, 2013, 33(15):4692-4706.
LIU L, XU M K, WANG S L, et al. Effect of different Cunninghamia lanceolata plantation soil qualities on soil microbial community

- structure, *Acta Ecologica Sinica*, 2013,33(15):4692-4706.
- [7] GUO J H, FENG H L, PIERCE McNIE, et al. The Effect of the Conversion from Natural Broadleaved Forests into Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) Plantations on Soil Microbial Communities and Nitrogen Functional Genes[J]. *Forests*, 2022, 13(2):120297
- [8] WANG Y Z, JIAO P Y, GUO W, et al. Changes in Bulk and Rhizosphere Soil Microbial Diversity and Composition Along an Age Gradient of Chinese Fir (*Cunninghamia lanceolata*) Plantations in Subtropical China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 12:777862.
- [9] GAO G N, HUANG X M, XU H C, et al. Conversion of pure Chinese fir plantation to multi-layered mixed plantation enhances the soil aggregate stability by regulating microbial communities in subtropical China[J]. *Forest Ecosystems*, 2022, 9:100078
- [10] WANG X, GAO S H, CHEN J Q, et al. Response of Functional Diversity of Soil Microbial Community to Forest Cutting and Regeneration Methodology in a Chinese Fir Plantation[J]. *Forests*, 2022, 13(2):360.
- [11] Seemann C, Heck C, Voß S, et al. Root cortex development is fine-tuned by the interplay of MIGs, SCL3 and DELLAs during arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *New Phytologist*, 2022, 233(2):948-965.
- [12] SPAEPEN S, BOSSUYT S, ENGELEN K, et al. Phenotypical and molecular responses of *Arabidopsis thaliana* roots as a result of inoculation with the auxin-producing bacterium *Azospirillum brasilense*[J]. *New Phytologist*, 2014, 201:850-861.
- [13] 方圆, 王妮, 姚晓东, 等. 我国北方温带草地土壤微生物群落组成及其环境影响因素[J]. *北京大学学报(自然科学版)*, 2017, 53(1):142-150.
- FANG Y, WANG W, YAO X D, et al. Soil Microbial Community Composition and Environmental Controls in Northern Temperate Steppe of China[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2017, 53(1):142-150.
- [14] LU N N, ZHANG P, WANG P, et al. Environmental factors affect the arbuscular mycorrhizal fungal community through the status of host plants in three patterns of Chinese fir in southern China[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2022, 36: e02121.
- [15] 丁凯, 张毓婷, 张俊红, 等. 不同密度杉木林对林下植被和土壤微生物群落结构的影响[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(1):62-73.
- DING K, ZHANG Y T, ZHANG J H, et al. Effects of Chinese fir plantations with different densities on understory vegetation and soil microbial community structure[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(1):62-73.
- [16] 王丽艳, 周晨, 刘光正, 等. 基于高通量测序的闽楠幼林根际土壤丛枝菌根真菌群落变化[J]. *微生物学通报*, 2021, 48(5):1461-1472.
- WANG L Y, ZHOU C, LIU G Z, et al. Variation of arbuscular mycorrhiza fungal communities in the rhizosphere soil of *Phoebe bournei* (Hemsl.) Yang plantations based on high-throughput sequencing analysis[J]. *Microbiology China*, 2021, 48(5):1461-1472.
- [17] 李佳雨, 林家怡, 裴晨羽, 等. 桉树种植对林地土壤丛枝菌根真菌群落结构及多样性的研究[J]. *生态学报*, 2019, 39(8):2723-2731.
- LI J Y, LIN J Y, PEI C Y, et al. Diversity and structure of the soil arbuscular mycorrhizal fungal community are altered by Eucalyptus plantations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(8):2723-2731.
- [18] 张立雯, 宿树兰, 戴新新, 等. 桑叶有效组分对 db/db 小鼠肠道菌群的调节作用[J]. *药学学报*, 2019, 54(5):867-876.
- ZHANG L W, SU S L, DAI X X, et al. Regulatory effect of mulberry leaf components on intestinal microflora in db/db mice[J]. *Acta Pharmaceutica Sinica*, 2019, 54(5): 867-876. (in Chinese)
- [19] JOHNSON D, VANDENKORNHUYSE P J, LEAKE J R, et al. Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms[J]. *New Phytologist*, 2004, 161(2):503-515.
- [20] CHU H Y, FIERER N, LAUBER, et al. Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes[J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(11): 2998-3006.
- [21] CHEN L, SWENSON NG, JI N N, et al. Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest[J]. *Science*, 2019, 366(6461):124-128.
- [22] AMARESAN N, SENTHIL KUMAR MS, ANNAPURNA, et al. Beneficial Microbes in Agro-Ecology 'Bacteria and Fungi' [J]. Academic Press, 2020, 861-912.
- [23] TRIVEDI P, LEACH J E, TRINGE S G, et al. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health[J]. *Nature*, 2020, 18(11):607-621.
- [24] LUO X, SHI S M, LIU Y M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal communities of topsoil and subsoil of an annual maize-wheat rotation after 15-years of differential mineral and organic fertilization[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 315, 107442
- [25] TORRECILLAS E, ALGUACIL M M, ROLDÁN A. Host Preferences of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Colonizing Annual Herbaceous Plant Species in Semiarid Mediterranean Prairies[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(17):6180-6186.
- [26] SONG F, BAI F X, WANG J J, et al. Influence of Citrus Scion/Rootstock Genotypes on Arbuscular Mycorrhizal Community Composition under Controlled Environment Condition[J]. *Plants*, 2020, 9(9):1-16.
- [27] HASSANI MA, DURÁN P, HACQUARD S. Microbial interactions within the plant holobiont[J]. *Microbiome*, 2018, 58(6):2-17.
- [28] LEBEIS S L, PAREDES S H, LUNDBERG D S, et al. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa[J]. *Science*, 2015, 349(6250):860-864.
- [29] DE VRIES FRANCISKA T, GRIFFITHS ROBERT I, BAILEY MARK, et al. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks[J]. *Nature communications*, 2018, 3033(9):1-12.
- [30] XUE L, REN H D, SHENG, LENG X H, et al. Soil Bacterial Community Structure and Co-occurrence Pattern during Vegetation Restoration in Karst Rocky Desertification Area[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8:2377.
- [31] CHEN L L, SHI J J, BAO Z H, et al. Soil fungal networks are more sensitive to grazing exclusion than bacterial networks[J]. *Peer J*, 2020, 18(8):e9986.
- [32] MORRIËN, HANNULA SE, SNOEK LB, et al. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses[J]. *Nature communications*, 2017, 8:14349.
- [33] ZHOU, J Z, DENG, Y, LUO F, et al. Phylogenetic molecular ecological network of soil microbial communities in response to

- elevated CO₂[J]. *mBio*, 2011, 2, (4): e00122-11.
- [34] THOMPSON PL, GONZALEZ A. Dispersal governs the reorganization of ecological networks under environmental change[J]. *Nature Ecology & Evolution*. 2017, 1(6):0162.
- [35] COYTE KZ, SCHLUTER J, FOSTER KR. The ecology of the microbiome: networks, competition, and stability[J]. *Science*, 2015, 350(6261), 663-666.
- [36] ZELEZNIAK A, ANDREJEV S, PONOMAROVA O, et al. Metabolic dependencies drive species co-occurrence in diverse microbial communities[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2015, 112(20):6449-6454.
- [37] ZHANG R F, VIVANCO J M, SHEN Q. The unseen rhizosphere root-soil-microbe interactions for crop production[J]. *Current Opinion in Microbiology*. 2017, 37(7):8-14.
- [38] 李雪静,徐天乐,陈保冬,徐丽娇. 荒漠和草原生态系统丛植菌根多样性和群落结构[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(10): 2734-2743.
LI X J, XU T L, CHEN B D, et al. Diversity and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in desert and steppe ecosystems[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(10):2734-2743.
- [39] KULMATISKI A, BEARD KH, STEVENS JR, et al. Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review[J]. *Ecology Letters*. 2008, 11(9): 980-992.
- [40] FUCHSLUEGER L, BAHN M, FRITZ, et al. Experimental drought reduces the transfer of recently fixed plant carbon to soil microbes and alters the bacterial community composition in a mountain meadow[J]. *New Phytologist Foundation*. 2014, 201(3):916-927.
- [41] 张贾宇,余婷,鄂晓伟,等. 杨树人工林幼林阶段林下植被管理对土壤微生物生物量碳、氮及酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2021, 41(24):1-12.
ZHANG J Y, SHE T, E X W, et al. Effects of understory vegetation management on soil microbial biomass carbon and nitrogen and extracellular enzyme activities in the early stages of poplar plantation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(24):1-12.
- [42] 张勇强,李智超,厚凌宇,等. 林分密度对杉木人工林下物种多样性和土壤养分的影响. 林分密度对杉木人工林下物种多样性和土壤养分的影响[J]. *土壤学报*, 2020, 57(1): 239-250.
ZHANG Y Q, LI Z C, HOU L G, et al. Effects of Stand Density on Understory Species Diversity and Soil Nutrients in Chinese Fir Plantation[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, 57(1):239-250.