

露天矿山复绿对土壤微生物群落及其组装过程的影响

杨永均¹, 赵 姣², 马 静², 朱燕峰¹, 肖 栋³, 陈 浮^{1,2}

(1. 矿山生态修复教育部工程研究中心, 江苏 徐州 221116; 2. 中国矿业大学 碳中和研究院, 江苏 徐州 221008; 3. 中国矿业大学 中阿微生物采矿与土壤生态修复联合研究中心, 江苏 徐州 221116)

摘 要: 植被恢复是矿区生态系统健康的重要标志, 厘清植被恢复对土壤微生物群落特征及其组装过程的影响, 对探索矿区生态恢复弹性及自维持机制至关重要。为此, 采用 MiSeq 高通量测序并结合零模型分析技术, 探测黄土高原平朔安太堡露天矿排土场已复垦 18 a 的灌木丛 (BL)、针叶林 (CF)、阔叶林 (BF)、混交林 (MF) 和控制样地 (CK, 已持续生长大于 30 a 未受干扰的周边杨树林) 土壤微生物群落组成、分子生态网络特征、关键菌群及其组装机制。结果表明: ① 不同植被恢复类型对细菌群落 α 多样性具有显著性影响 ($P < 0.05$), 与 CK 相比, MF 和 CF 的 Sobs 和 Shannon 指数分别增加了 35.29%、3.50% 和 25.18%、1.05%, 但不同植被恢复类型间真菌群落 α 多样性差异不显著; ② 放线菌门、绿弯菌门、变形菌门和酸杆菌门是细菌群落优势菌门, 且前 2 者显著高于 CK, 后 2 者则相反 ($P < 0.05$)。子囊菌门和担子菌门是真菌群落优势菌门, 前者显著高于 CK, 后者则相反 ($P < 0.05$); ③ 随机性过程主导了土壤细菌群落构建过程, 除 MF 土壤真菌群落由确定性过程主导外, 其他真菌群落也由随机性过程主导。但无论哪种植被恢复类型, 随机性过程对细菌群落组装的主导作用均远高于真菌群落。此外, 变形菌门和酸杆菌门是细菌网络中的关键类群, 被孢霉目、寡囊盘菌目、刺盾炱目、肉座菌目是真菌网络中的关键类群。植被恢复影响微生物群落多样性, BL、CF 和 MF 增加了细菌网络的稳定性, MF 使真菌网络更复杂; 土壤细菌组装过程由随机性过程主导, 除 MF 外真菌组装过程也由随机性过程主导。

关键词: 植被恢复; 微生物群落; 生态网络; 组装过程; 关键类群

中图分类号: TD88 文献标志码: A 文章编号: 0253-9993(2023)04-1661-12

Impacts of regreening on soil microbial community and its assembly process in open-pit mining area of the Loess Plateau

YANG Yongjun¹, ZHAO Jiao², MA Jing², ZHU Yanfeng¹, XIAO Dong³, CHEN Fu^{1,2}

(1. Engineering Research Center of Ministry of Education for Mine Ecological Restoration, Xuzhou 221116, China; 2. Carbon Neutrality Institute, China University of Mining and Technology, Xuzhou 221008, China; 3. CUMT-UCASAL Joint Research Center for Biomineralization and Soil Ecological Restoration, China University of Mining and Technology, Xuzhou 221116, China)

Abstract: Vegetation restoration is an important indicator of ecosystem health in a mining area. Understanding the impact of vegetation restoration on the characteristics and assembly process of soil microbial community is very important to explore the resilience and self-sustaining mechanism of the restored ecosystem in a mining area. Therefore, this study uses

收稿日期: 2022-03-03 修回日期: 2022-07-22 责任编辑: 韩晋平 DOI: 10.13225/j.cnki.jccs.2022.0268

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (51974313, 41907405)

作者简介: 杨永均 (1990—), 男, 四川仪陇人, 副教授, 硕士生导师。E-mail: y.yang@cumt.edu.cn

通讯作者: 陈 浮 (1974—), 男, 江苏射阳人, 研究员, 博士生导师。E-mail: chenfu@cumt.edu.cn

引用格式: 杨永均, 赵姣, 马静, 等. 露天矿山复绿对土壤微生物群落及其组装过程的影响[J]. 煤炭学报, 2023, 48(4): 1661-1672.

YANG Yongjun, ZHAO Jiao, MA Jing, et al. Impacts of regreening on soil microbial community and its assembly process in open-pit mining area of the Loess Plateau[J]. Journal of China Coal Society, 2023, 48(4): 1661-1672.



移动阅读

MiSeq high-throughput sequencing and zero model to detect the composition of soil microbial communities, the characteristics of molecular ecological network, the key flora and its assembly mechanism in the shrubs (BL), coniferous forests (CF), broad-leaved forests (BF), mixed forests (MF), that have been reclaimed for 18 years in Antaibao open-pit mining dump, and the control plots (CK, undisturbed surrounding poplar forests that have continued to grow for more than 30 years) in Pingshuo, Loess Plateau. The results show that: ① The effects of different vegetation restoration types on the bacterial community α -diversity are significant ($P < 0.05$). Compared with CK, the Sobs and Shannon index of MF and CF have increased by 35.29%, 3.50% and 25.18%, 1.05%, respectively, whereas there is no significant difference in the α -diversity of fungal community among different vegetation restoration types. ② *Actinobacteria*, *Chloroflexi*, *Proteobacteria* and *Acidobacteria* dominate in the bacterial community, and the first two dominant phylum are significantly higher than CK, while the latter two are opposite ($P < 0.05$). *Ascomycota* and *Basidiomycota* are the dominant fungi in the fungal community. The former is significantly higher than CK, while the latter is opposite ($P < 0.05$). ③ The stochastic process dominates the construction process of the soil bacterial community. In addition to the MF soil fungal community dominated by deterministic process, other fungal communities are also dominated by a stochastic process. However, no matter which type of vegetation is restored, the dominant role of the randomness process on the assembly of the bacterial community is much higher than that of the fungal community. Moreover, *Proteobacteria* and *Acidobacteria* are key taxa of the bacterial network, while *Mortierellales*, *Thelebolales*, *Chaetothyriales*, and *Hypocreales* are the key taxa of the fungal network. Vegetation restoration affects microbial community diversity, BL, CF, and MF increase the stability of the bacterial network, and MF makes fungal network more complex. The soil bacterial assembly process is dominated by stochastic processes, except for MF, and the fungal assembly process is also dominated by stochastic processes.

Key words: vegetation restoration; microbial community; ecological network; assembly process; key flora

露天采矿对地表生态系统破坏极为严重,导致土壤和植被普遍受损^[1-3],改变了区域生态环境,从而影响了生物多样性和生态系统功能稳定性^[4-6]。黄土高原生态系统较为脆弱,但集聚了全国 50% 的煤炭生产,采矿加剧了地表崩塌和水土流失,导致土壤贫瘠和植被退化^[7-8]。当前“青山绿水就是金山银山”理念已成为矿区经济社会与生态协同发展的核心,生态修复和治理迫在眉睫。植被恢复是受损矿山生态恢复的重要标志^[9],利用土壤-植物系统的自恢复能力对建立一个相对稳定的生态系统至关重要^[10-11]。但黄土高原降水量少、矿区复垦土体保水保肥能力差,导致植被恢复困难,小老树现象十分普遍,一旦持续干旱甚至大面积树木枯死。主要原因是一些矿区人工修复后忽视土壤生态功能保育和恢复力重建,导致重构土壤的发育满足不了乔木等高等植物的生长需求。因此,如何激发自然恢复力,引导重构土壤自修复成为矿区植物恢复的关键^[1, 11-12]。

近几年,学界已广泛关注微生物在土壤-植被系统恢复中的作用。微生物作为地表生态系统中分布最广且最活跃的组分,驱动着生态系统物质循环和养分转化等重要过程^[13-14],是地下生态过程的调节者和催化剂。因此,识别土壤微生物种间相互作用及微生物-植物之间互馈机制对理解微生物群落功能多样性和作用至关重要^[15-16]。一些学者已关注黄土高原植被恢复后

土壤微生物群落特征^[17-19],但主要针对土壤微生物群落组成及其与环境因子间关联^[19-21],几乎从未涉及复杂群落组装机制研究。一个基于 β 多样性指标 (β_{NTI} 和 RC_{bray}) 零模型被开发用于量化各种群落装配过程^[22],它可以量化阐明不同植被恢复模式下土壤微生物共现生态学机制,评估土壤微生物群落组装和演替过程^[23]。土壤微生物群落组装存在着确定性过程和随机性过程 2 个重要且互补的机制,确定性过程由非生物因素(如 pH、温度等)和生物因素(物种间竞争、捕食等关系)决定,主要归结于微生物对不同栖息地的偏好和适应能力。微生物群落随植被恢复类型和土地利用方式的不同而改变^[21, 24-26],不同植被的自然历史和生理差异不同^[27],从而创造出独特的土壤环境和生物群落^[28]。随机性过程则更加强调扩散和生态漂变的作用^[29]。土壤微生物群落可以追踪地上植物群落的变化^[30],特定植物种类对土壤微生物群落组成的影响与土壤类型密切相关^[31]。然而,矿山生态恢复过程中土壤-植被之间的相互作用十分复杂,它既受本土自然环境要素的限制,又受客土、外来植被等影响,2 个过程操控着土壤-植被系统的恢复弹性^[29, 32],充分认识这一过程对矿山生态系统自然恢复和健康意义重大。

微生物网络分析为研究物种间复杂关系提供了有用的工具^[23, 33],并进一步识别微生物菌群间相互作用和关键种群^[34-35],有助于监测和评估微生物关键类

群及相关生态功能变化^[36]。有研究表明大空间尺度上确定性因素影响更大^[37],那么黄土高原矿区重构土壤微生物群落组装过程受确定性过程控制,还是由随机性过程主导?厘清该过程对调控受损矿山生态系统恢复力、重建生态系统自维持机制十分有益。为此,笔者选择黄土高原平朔矿区安太堡露天矿南排土场复垦区为研究对象,采集4种植被类型和1个对照共40个样品,检测不同植被恢复模式下土壤微生物群落结构和功能的变化,探索不同植被恢复模式下微生物分子生态网络结构和关键类群及相互作用的差异,揭示植被恢复对矿区土壤微生物群落组装过程的影响及机制,为受损矿山生态系统自然恢复提供新见解。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

平朔矿区安太堡露天矿南排土场位于山西省朔

州市(112.17°~113.50°E, 39.38°~30.62°N),研究区位置如图1所示,属典型的温带半干旱大陆性季风气候,年均降水量为426.7 mm,年均气温5.6℃,但降水多集中于6—9月,年均蒸发量高达2 160 mm。土壤类型为栗钙土,砂、壤和黏分别占2.3%、65.9%和31.8%,土壤密度介于1.27~1.74 g/cm³,有机质含量低。该排土场占地面积180.5 hm²,海拔1 465 m。1992年开始复垦,按高差分多层机械推平、压实、再客土回填50~60 cm,被设计为平台—边坡相间的阶梯式地形,相对高度140 m^[2, 38]。初始植被恢复类型有油松(*Pinus tabulaeformis*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、榆树(*Elm*)、柳树(*Willow*)、油松+榆树(*Pinus tabulaeformis* + *Elm*)、柠条(*Caragana*)和沙棘(*Seabuckthorn*),并飞播了针茅(*Stipa sareptana*)和披碱草(*Elymus dahuricus*)。林下植被主要分布为针茅、披碱草、苜蓿、狗尾巴花、黑麦草等。

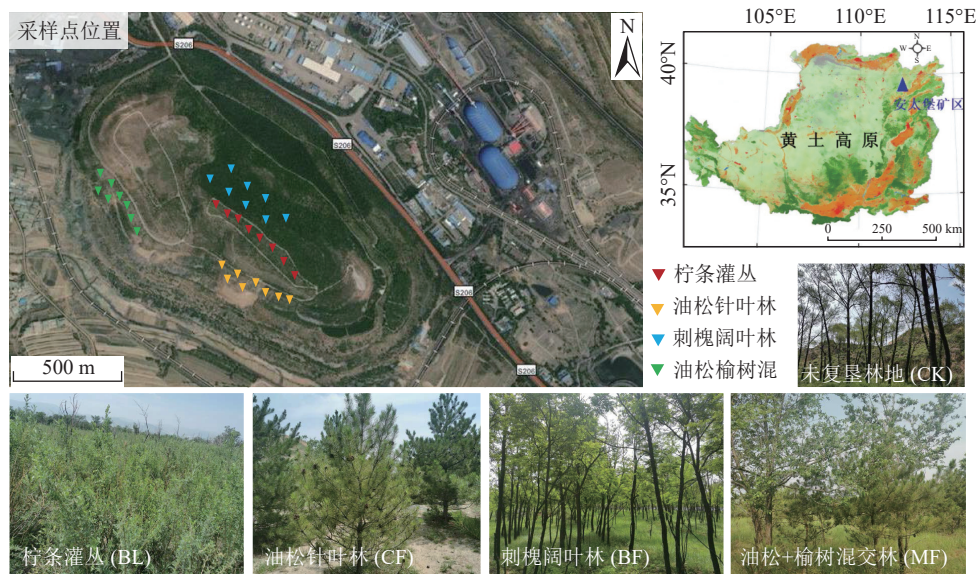


图1 研究区和采样点的位置

Fig.1 Location of the study area and sampling sites

1.2 样品采集与分析

2020-07-29—30,采集了柠条为主灌丛(BL)、单一油松针叶林(CF)、单一刺槐阔叶林(BF)、油松+榆树针阔混交林(MF)及周边未复垦杨树林地(CK)土样,复垦年限为18 a,按每个样随机5点采集0~10 cm表土约200 g,混合成1 000 g复合样,每种植被类型设8个重复,共采集40个样品。现场剔除植物根系、砾石等,并将土样充分混合均匀,无菌密封保存于-20℃车载冰箱,一部分新鲜土样直接泡沫箱冷藏密封邮寄美吉生物(Majorbio Bio-pharm Technology, 上海)测序。

1.3 生物信息分析

根据E.Z.N.A.® soil试剂盒(Omega Bio-tek, Norcross, GA, U.S.)说明书进行土壤总DNA提取,DNA浓度和纯度利用NanoDrop2000进行检测,利用1%琼脂糖凝胶电泳检测DNA提取质量;土壤细菌利用引物对338F(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')^[39]和806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')^[40]进行16S rDNA的V3-V4区PCR扩增,真菌用引物对ITS1F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和ITS2R(5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')对rRNA基因的ITS1-ITS2区域进行PCR扩增。扩增

程序为: 95 °C 预变性 3 min, 27 个循环 (95 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 45 s), 最后 72 °C 延伸 10 min (PCR 仪: ABI GeneAmp® 9700 型)。扩增体系为 20 μ L, 4 μ L *5FastPfu 缓冲液, 2 μ L 2.5 mmol/L dNTPs, 0.8 μ L 引物 (5 μ mmol/L), 0.4 μ L FastPfu 聚合酶; 10 ng DNA 模板。使用 2% 琼脂糖凝胶回收 PCR 产物, 利用 AxyPrep DNA Gel Extraction Kit (Axygen Biosciences, Union City, CA, USA) 进行纯化, Tris-HCl 洗脱, 2% 琼脂糖电泳检测。利用 QuantiFluor™-ST (Promega, USA) 进行检测定量。根据 Illumina MiSeq 平台 (Illumina, San Diego, USA) 标准操作规程将纯化后的扩增片段构建 PE 2*300 的文库。利用 Illumina 公司的 Miseq PE300 平台进行测序 (美吉生物, 上海)。

原始测序序列使用 Trimmomatic 软件质控, 使用 FLASH 软件进行拼接, 数据质控拼接获得的优化序列中可能还会存在一些 PCR 扩增错误和测序错误, 通过序列降噪方法 DADA2 对优化数据进行进一步处理, 尽可能去除优化数据中存在的 PCR 扩增错误或测序错误, 以获得样本中扩增子序列变体 (ASV), 基于 ASV 代表序列信息和丰度信息, 进行后续的物种分类学分析、群落多样性分析和物种组成分析。利用 RDP classifier (<http://rdp.cme.msu.edu/>) 对每条序列进行物种分类注释, 比对 Silva 数据库 (SSU123), 设置比对阈值为 70%。细菌和真菌 16S rRNA 原始序列数据已保存于 NCBI 数据库中, 登记号分别为 PRJNA725677 和 PRJNA725679。

1.4 网络分析

采用 MENA 共享平台 (<http://ieg4.rccc.ou.edu/mena>) 构建分子生态网络。将所得 ASVs 数据进行 log₁₀ 转换, 计算相关矩阵, 并基于斯皮尔曼相关系数 (相关系数的筛选阈值为 0.6), 转化为相似性矩阵^[41]。根据随机矩阵理论, 选择最优相似阈值从相似矩阵倒数邻接矩阵, 用邻接矩阵编码每对节点之间的连接强度, 通过分析相关矩阵特征值的最近邻间距分布预测生态群落^[42]。通过计算平均聚类系数 (average clustering coefficient, CC_{avg})、平均路径距离 (average path distance, D_{AP})、网络密度 (Network density, D_N) 和模块度 (Modularity, M) 来描述网络拓扑性质, 根据模块内连通性 (Z_i) 和模块间连通性 (P_i) 2 个属性来确定每个节点在拓扑中的作用^[43]。根据共享平台建议的 Z_i 和 P_i 等级阈值^[42, 44], 所有物种都分为 4 个子类: 外围节点 ($Z_i < 2.5, P_i < 0.62$)、模块枢纽 ($Z_i > 2.5, P_i < 0.62$)、连接节点 ($Z_i < 2.5, P_i > 0.62$) 和网络枢纽 ($Z_i > 2.5, P_i > 0.62$)。使用 Gephi 软件对网络进行可视化。

1.5 数据处理与统计分析

采用 R 语言中单因素方差分析 (ANOVA) 和最小显著差异 (LSD) 多重比较分析不同植被复垦模式对土壤微生物多样性的显著性影响。在美吉云免费在线平台 (www.majorbio.com) 上进行微生物 alpha 多样性、主坐标分析 (Principal co-ordinates analysis, PCoA) 和微生物物种差异分析, 基于 Bray-Curtis 距离, 采用 PCoA 评估土壤微生物群落结构的总体差异; 采用 Kruskal-Wallis H 检验评价微生物目水平的相对丰度在各组间的差异显著性。在 Galaxy/DengLab 平台上 (<http://mem.rcees.ac.cn:8080/>) 采用零模型解析微生物群落生态过程及探究微生物群落组装方式^[45], 先计算获得 β -nearest taxon index (β_{NTI}) 和 Raup-Crick 矩阵 (RC_{bray}) 等参数, 当 $|\beta_{NTI}| > 2$ 时, 表示群落组装过程为确定性过程; $|\beta_{NTI}| < 2$ 时, 表示群落组装以随机性过程为主。同时, 当 $RC_{bray} > +0.95$ 、 $RC_{bray} < -0.95$ 及 $|RC_{bray}| < 0.95$ 时, 说明该随机性过程分别为扩散限制、同质扩散和不明确过程^[29]。

2 结果与分析

2.1 不同植被恢复类型土壤微生物群落结构特征

从表 1 可知, 不同植被恢复类型间细菌群落 α 多样性具有显著性差异 ($P < 0.05$)。与 CK 相比, MF 细菌群落可观物种数 (Sobs, the observed richness)、香农指数 (Shannon, Shannon diversity index) 和系统发育多样性 (PD, Phylogenetic diversity) 分别提高 35.29%、3.50% 和 25.29%。但不同植被恢复类型对真菌群落 Sobs 和 Shannon 指数影响无明显差异。与 CK 相比, BF 真菌群落 PD 下降了 29.5%。

从图 2 可知, 不同处理对微生物群落结构影响显著。轴 1 和轴 2 解释了细菌群落 OTU 水平上 22.2% 和 12.9% 的 β 多样性变异, CK 与 BF 和 MF 样点沿轴 1 分离, BF 和 MF 样点彼此接近 (图 2(a)); 前 2 个主坐标解释了真菌群落 OTU 水平上 20.9% 的 β 多样性变异, CF 与 BF、MF 样点沿轴 1 明显分离, CK 沿轴 2 与 BL 样点明显分离 (图 2(b)), 充分解释了不同组样间微生物群落多样性的差异和相似度。

2.2 不同植被恢复类型土壤微生物群落组成和功能变化

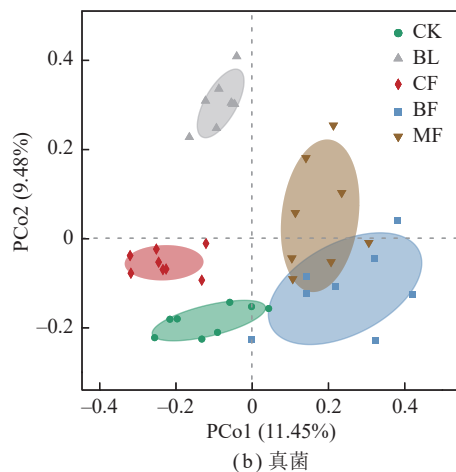
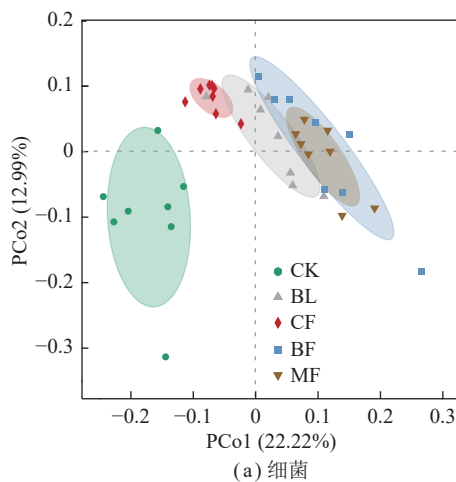
土壤细菌中放线菌门 (*Actinobacteria*) 占 33%~40%, 变形菌门 (*Proteobacteria*) 占 21%~24%, 酸杆菌门 (*Acidobacteria*) 占 16%~21%, 绿弯菌门 (*Chloroflexi*) 占 10%~13%, 为优势菌门 (图 3(a))。真菌中子囊菌门 (*Ascomycota*) 占 28%~72%, 担子菌门 (*Basidiomycota*) 占 3%~29%, 为群落优势菌门

表 1 不同植被恢复类型土壤细菌和真菌群落 α 多样性

Table 1 Alpha diversity indices of bacterial and fungal community under different vegetation restoration types

植被类型	细菌群落			真菌群落		
	Sobs	Shannon index	PD	Sobs	Shannon index	PD
CK	1 130.38±104.05 ^b	6.56±0.08 ^c	122.51±8.12 ^c	265.25±38.78 ^a	3.13±0.46 ^a	79.01±9.83 ^a
BL	1 221.75±53.78 ^b	6.53±0.06 ^c	130.68±3.96 ^{bc}	240.75±18.23 ^a	3.44±0.22 ^a	71.56±6.54 ^{ab}
CF	1 415.00±38.00 ^a	6.72±0.03 ^{ab}	143.96±3.36 ^{ab}	227.38±16.34 ^a	3.57±0.15 ^a	67.41±4.79 ^{ab}
BF	1 423.50±59.45 ^a	6.64±0.04 ^{bc}	150.98±5.10 ^a	205.25±21.62 ^a	3.17±0.22 ^a	55.70±5.64 ^b
MF	1 529.25±50.33 ^a	6.79±0.03 ^a	153.49±2.39 ^a	256.13±16.88 ^a	3.33±0.27 ^a	65.44±3.23 ^{ab}

注: 不同的字母表示不同处理间单因素方差分析和LSD检验在5%水平上显著性差异($P < 0.05$), 观察值为平均值±标准误差($n=8$), 下同。



注: 横纵轴上所标注的百分比即主成分对 ASVs 差异的贡献度, 置信椭圆设置为 95%。

图 2 不同植被恢复类型下细菌和真菌的 β 多样性 PCoA 分析
Fig.2 β diversity PCoA analysis of bacterial and fungal community under different vegetation restoration types

(图 3(b))。与 CK 相比, 植被恢复组中子囊菌门相对丰度均显著上升 ($P < 0.05$), 担子菌门相对丰度在 BF 中最低。细菌中, 不同处理组的根瘤菌目 (*Rhizobiales*, 丰度占比为 9%~13%)、芽单胞菌目 (*Gemmatimonadales*) 和微丝藻菌目 (*Microtrichales*) 存在差异

(图 4(a), $P < 0.05$)。丙酸杆菌目 (*Propionibacteriales*) 占 4%~7%, 微球菌目 (*Micrococcales*) 占 2%~6%, 鞘脂单胞菌目 (*Sphingomonadales*) 和弗兰克氏菌目 (*Frankiales*) 在不同处理间存在极显著差异 (图 4(a), $P < 0.001$)。真菌中毛壳菌目 (*Chaetothyriales*) 占 7%~31%, 肉座菌目 (*Hypocreales*) 占 9%~26%, 以及柔膜菌目 (*Helotiales*) 在不同处理间呈现出显著性差异 (图 4(b), $P < 0.01$)。不同处理间的散子囊菌目 (*Eurotiales*)、革菌目 (*Thelephorales*) 和盘菌目 (*Pezizales*) 存在极显著性差异 (图 4(b), $P < 0.001$)。被孢霉目 (*Mortierellales*) 占 7%~17%, 伞菌目 (*Agaricales*) 和鸡油菌目 (*Cantharellales*) 在不同处理间呈现出显著性差异 (图 4(b), $P < 0.05$)。

利用 PICRUST2 进行 COG 功能预测分析, 不同植被恢复类型土壤细菌群落表现为相似的功能特征 (图 5(a))。主要包括与能量产生与转化, 氨基酸转运与代谢, 核苷酸转运与代谢, 碳水化合物转运与代谢, 辅酶转运与代谢等 22 大类功能。但 FUNGuild 功能预测分析表明, 不同植被恢复类型土壤真菌群落功能存在着显著性差异 (图 5(b)), 共生营养型的外生菌根主要分布于 CK、CF 和 MF 样本; 病理营养型的植物病原菌主要分布于 BF 样本; 未定义腐生真菌普遍存在, 但丰度不均。

2.3 不同植被恢复类型土壤微生物群落分子生态网络特征

为厘清不同植被恢复类型土壤微生物共现模式, 分别构建土壤细菌和真菌共现网络 (图 6)。所有细菌网络中可识别的优势 ASV 主要为放线菌门、变形菌门和酸杆菌门 (图 6(a))。与 CK 相比, 不同恢复类型土壤细菌网络更复杂, 具有更多的节点和边, 网络平均路径长度和模块性小, 平均连通度和聚类系数高, 且每个网络中多数节点为外围节点 (图 7(a)), 说明物种间关系更紧密; 所有真菌网络中可识别的优势 ASV 为子囊菌门 (图 6(b)), 与 CK 相比, MF 真菌网络

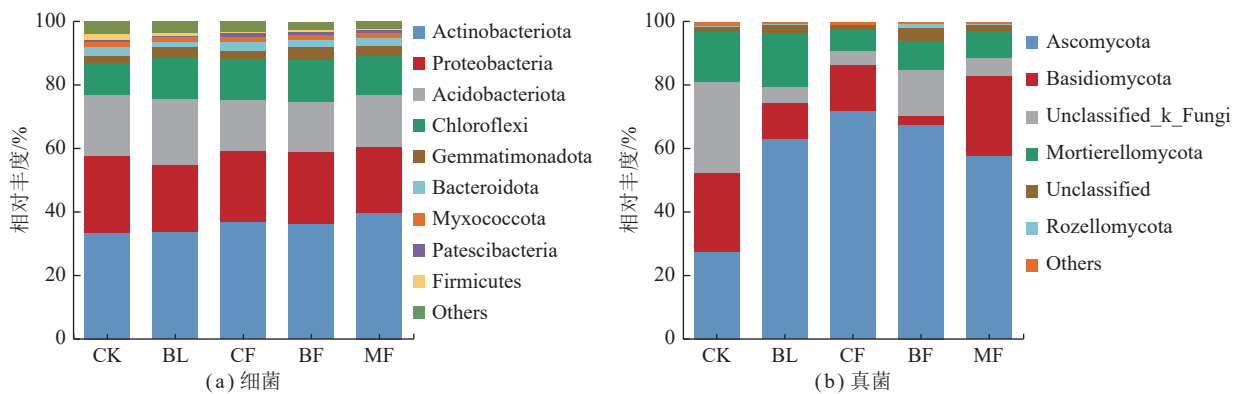
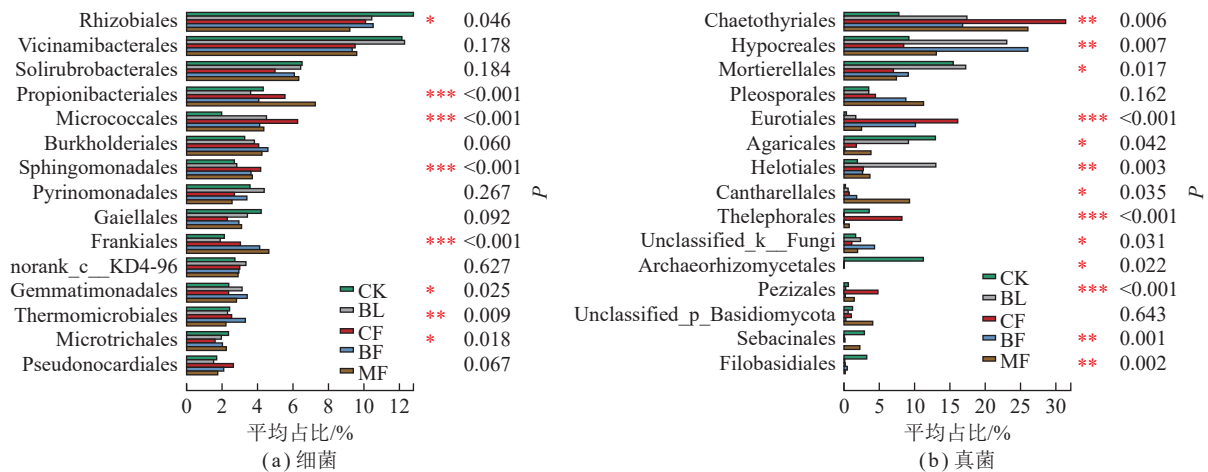


图 3 细菌和真菌群落在门水平上相对丰度

Fig.3 Relative abundance of soil bacterial and fungal communities at the phylum level



注: Kruskal-Wallis H 检验评估不同处理组间差异的显著性; *表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$, ***表示 $P < 0.001$ 。

图 4 土壤细菌和真菌群落前 15 个目相对丰度

Fig.4 Relative abundances of top 15 bacterial and fungal order

具有更多的节点和边。真菌群落物种间关系倾向于共排除(负相关, 红线), 负向关系在不同恢复类型中占 61.2%~81.3%。

植被恢复对土壤细菌网络中模块枢纽的影响差异明显, 绿弯菌门仅现于 BL 和 CF 细菌网络, 放线菌门和变形菌门现于 CK、BL 和 CF 细菌网络, *Methylo-**mirabilota* 和 *Armatimonadota* 现于 CK 和 CF 细菌网络, 变形菌门只缺少 BF 细菌网络, 而酸杆菌门是所有网络的模块枢纽。此外, 变形菌门中 *Burkholderiales*、*Sphingomonadales* 和 *Rhizobiales* 及酸杆菌门中 *Vicin-**amibacteriales* 等也是模块枢纽。BL、CF 和 MF 细菌网络存在连接节点, 但 CK 和 BF 无连接节点(图 7(a))。相比 CK 真菌网络, MF 真菌网络具有更多的节点和边。子囊菌门 ASV204 是 BF 真菌网络的模块枢纽, 被孢霉门 ASV83 是 MF 真菌网络的模块枢纽。CF、BF 和 MF 真菌网络存在连接节点(图 7(b)), 均属于子囊菌门。但分属 *Thelebolales*、*Chaetothyriales* 和 *Hyp-*

pocreales 及 *Hypocreales* 等不同的目。CK 和 BL 真菌网络无连接节点(图 7(b))。

植被恢复对土壤细菌网络中模块枢纽的影响差异明显, 绿弯菌门仅现于 BL 和 CF 细菌网络, 放线菌门和变形菌门现于 CK、BL 和 CF 细菌网络, *Methylo-**mirabilota* 和 *Armatimonadota* 现于 CK 和 CF 细菌网络, 变形菌门只缺少 BF 细菌网络, 而酸杆菌门是所有网络的模块枢纽。此外, 变形菌门中 *Burkholderiales*、*Sphingomonadales* 和 *Rhizobiales* 及酸杆菌门中 *Vicin-**amibacteriales* 等也是模块枢纽。BL、CF 和 MF 细菌网络存在连接节点, 但 CK 和 BF 无连接节点(图 7(a))。相比 CK 真菌网络, MF 真菌网络具有更多的节点和边。子囊菌门 ASV204 是 BF 真菌网络的模块枢纽, 被孢霉门 ASV83 是 MF 真菌网络的模块枢纽。CF、BF 和 MF 真菌网络存在连接节点(图 7(b)), 均属于子囊菌门。但分属 *Thelebolales*、*Chaetothyriales* 和 *Hyp-*

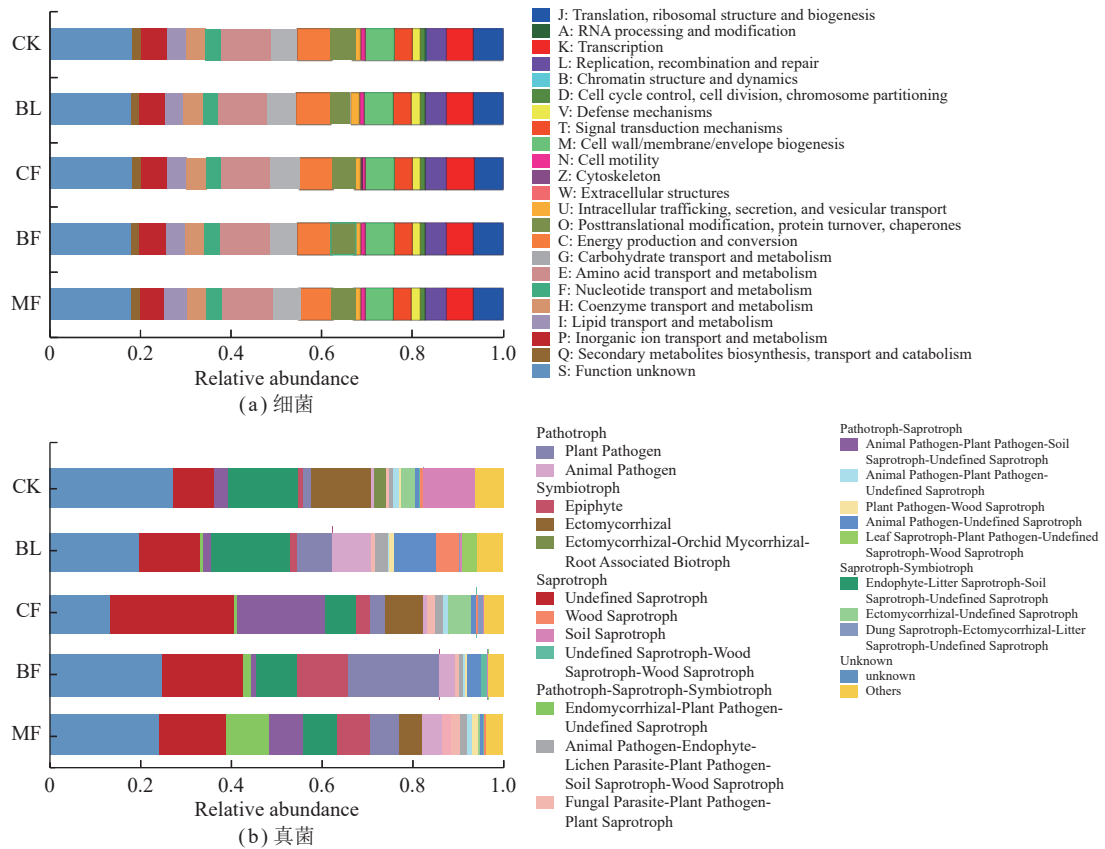
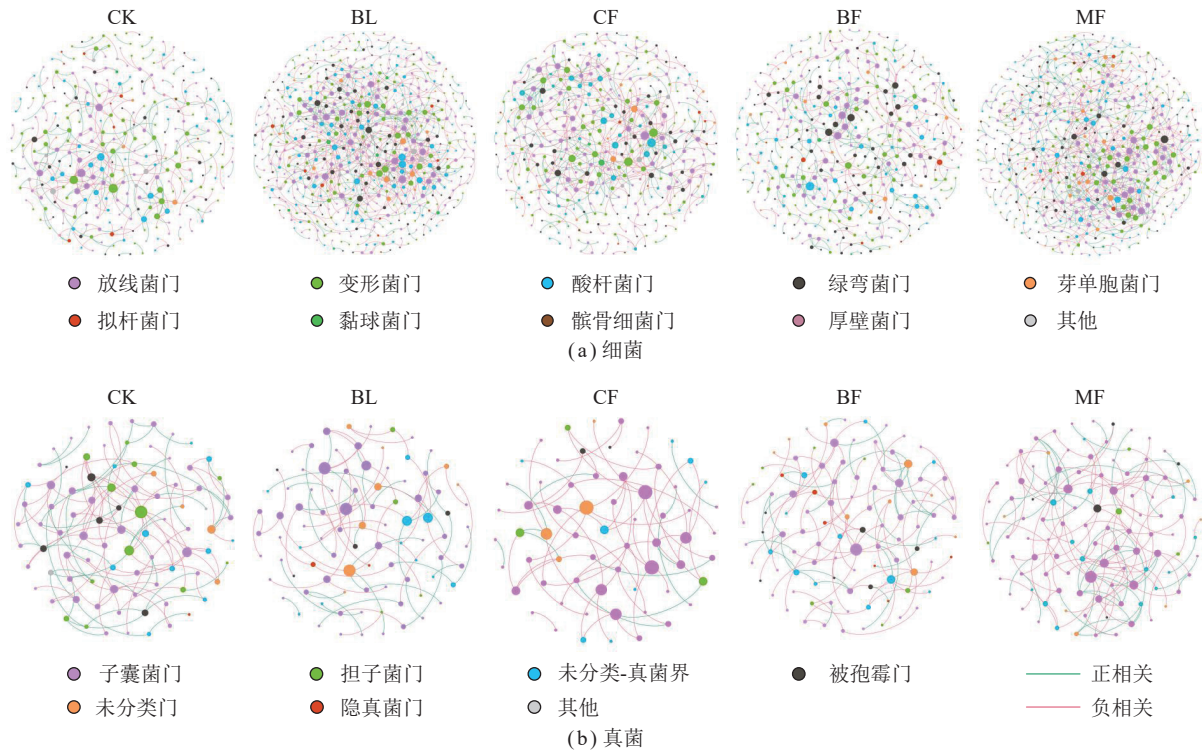


图 5 利用 PICRUSt2 和 FUNGuild 预测的细菌和真菌功能组变化

Fig.5 Variations of functional groups of bacterial and fungal composition inferred by the PICRUSt2 and FUNGuild



注: 节点大小与连接数成正比。节点按菌门着色, 连接线表示 Spearman 检测相关系数>0.6, 绿色表示正向作用, 红色连接线表示负向作用。

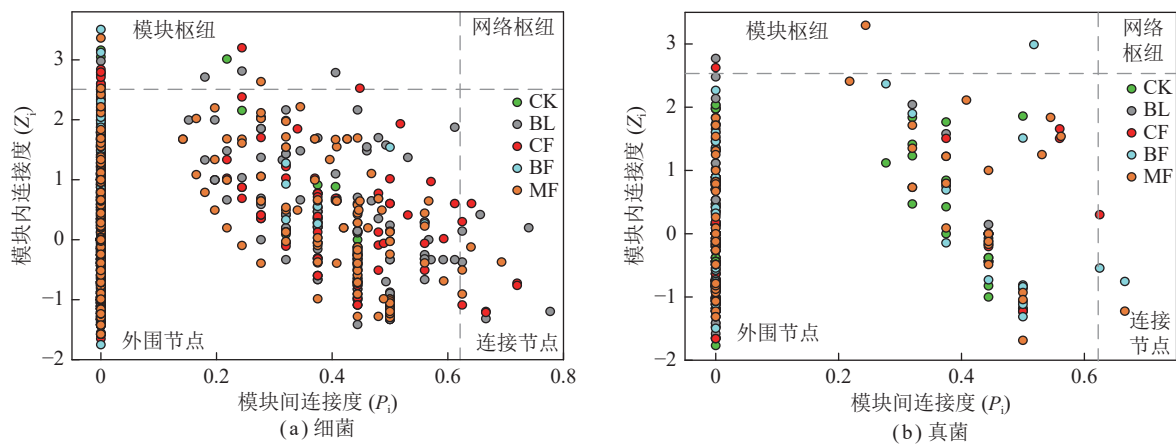
图 6 不同植被恢复类型土壤细菌和真菌群落共现网络

Fig.6 Co-occurrence network of bacteria and fungi under different vegetation restoration types

表 2 不同植被恢复类型土壤细菌和真菌群落网络参数

Table 2 Soil bacterial and fungal community network parameters in different vegetation restoration types

植被恢复类型	CK	BL	CF	BF	MF	
细菌	平均聚类系数(CC_{avg})	0.153	0.178	0.225	0.179	0.209
	平均路径距离(D_{AP})	11.570	6.987	6.841	6.979	7.508
	网络密度(D_N)	0.007	0.005	0.007	0.005	0.007
	模块度(M)	0.905	0.804	0.812	0.934	0.777
真菌	平均聚类系数(CC_{avg})	0.238	0.067	0.121	0.134	0.153
	平均路径距离(D_{AP})	6.068	3.820	3.920	6.085	5.447
	网络密度(D_N)	0.030	0.020	0.031	0.022	0.025
	模块度(M)	0.747	0.856	0.755	0.768	0.742

图 7 不同处理土壤细菌和真菌分子生态网络 $Z-P$ Fig.7 Plots of molecular ecological networks $Z-P$ in soil bacterial and fungal community under different vegetation restoration types

菌网络无连接节点 (图 7(b))。

2.4 不同植被恢复类型土壤微生物群落组装过程

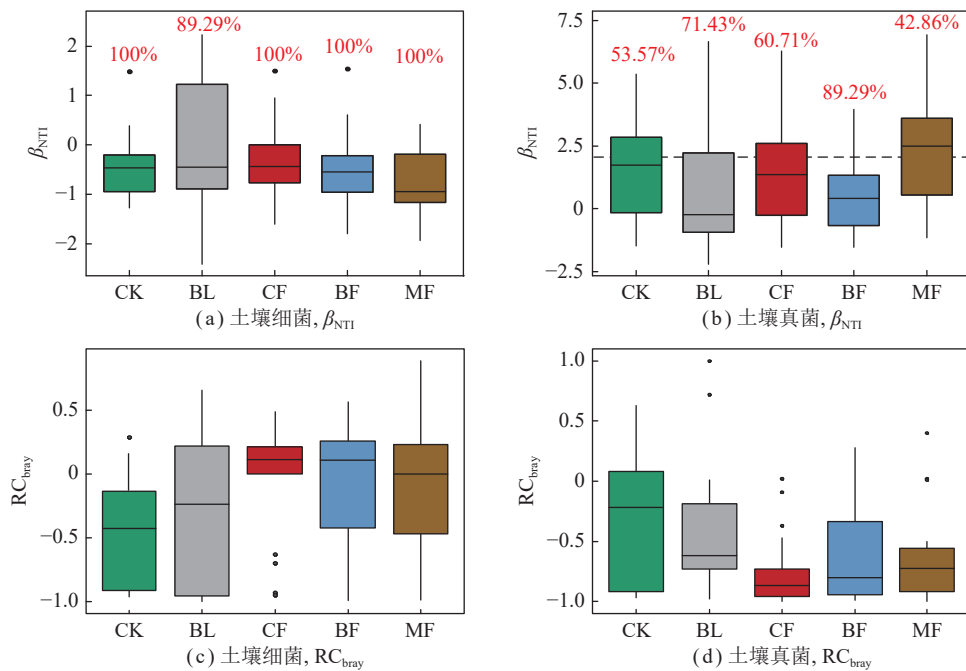
对比 β_{NTI} 和 RC_{bray} 发现,土壤细菌 $\beta_{NTI} < 2$ (图 8(a)), 表明系统发育差异受随机性过程控制,对 CK、CF、BF 及 MF 细菌群落构建的贡献率为 100%。所有细菌群落 $|RC_{bray}| < 0.95$, 表明群落构建时未被主导,由弱选择、弱扩散、多样化和漂移形成 (图 8(c))。CK、BL、CF 和 BF 土壤真菌群落 $\beta_{NTI} < 2$, 表明它们的真菌群落构建由随机性过程主导 (图 8(b)), 同时,真菌群落 $|RC_{bray}| < 0.95$, 同样由弱选择、弱扩散、多样化和漂移形成,未被主导 (图 8(d))。但 MF 真菌群落 $\beta_{NTI} > 2$, 表明确定性过程主导了 MF 土壤真菌群落构建过程,与此同时随机性过程也贡献了 42.86% (图 8(b))。从图 8 可知,无论何种恢复类型,随机性过程对细菌群落构建过程的主导作用远高于真菌群落。

3 讨 论

3.1 植被恢复对微生物群落多样性和功能的影响

微生物对生态过程和生态功能具有不可替代的

作用^[5], 矿区植被恢复减轻了土壤环境胁迫, 促进微生物区系发育^[46]。笔者发现 CF 和 MF 细菌群落丰富度和多样性显著高于 CK, 说明 CF 和 MF 更利于细菌群落多样性, 与先前研究的结果一致^[17]。不同植被恢复类型土壤细菌群落优势菌门为放线菌门、变形菌门、酸杆菌门和绿弯菌门, 也与黄土高原其他矿区相一致^[47-49], 但不同恢复类型间优势菌群在门水平上无显著性差异, 在目水平上有显著性差异 (图 3、4)。本区一个优势菌门为寡营养型酸杆菌门, 也反映黄土矿区土壤营养贫瘠^[25]。另一个优势菌门为富营养型变形菌门, 说明黄土矿区土壤中含碳有机污染物多, 它可充分利用该不稳定碳底物^[50]。PICRUST2 功能预测分析表明, 植被恢复类型对细菌群落功能无显著影响, 与黄土高原其他矿区结果相似^[28, 47]。本区土壤真菌优势菌门为子囊菌门和担子菌门, 子囊菌门相对丰度高, 多属腐生菌, 对环境胁迫不敏感^[51]。MF 中担子菌门相对丰度显著高, BF 偏低。担子菌门是重要的分解者, 属普遍存在的外生菌根真菌^[52], 有助于促进矿区土壤养分循环。因此, 在 BF 可适当接种担子菌门

图 8 不同植被恢复类型土壤微生物群落 β_{NTI} 和 RC_{bray} Fig.8 β_{NTI} and RC_{bray} values of microbial communities under different vegetation restoration types

菌种。此外, FUNGuild 功能预测分析揭示, 不同植被恢复类型间的真菌功能存在显著差异, 植被恢复对真菌功能类群丰度的影响显著大于细菌, 先前也有类似的报道^[30, 53], 主要原因是植物病原真菌和外生菌根真菌等类群可与根系共生, 从而比细菌与植被联系更密切^[49]。

3.2 植被恢复对土壤微生物分子生态网络的影响

与 CK 相比, BL、CF 和 MF 细菌网络有更多的节点和边, 网络更复杂 (图 6)。BF 细菌网络的模块度明显高, 但平均聚类系数和平均路径距离则相反, 说明 BF 细菌网络有自成一体“小世界”模块。模块内菌群间联系十分紧密, 具有相似特征^[54-55]。一般在拓扑结构中成为模块枢纽和连接节点的菌群是关键类群^[44], 对系统稳定性具有重要作用。不同植被恢复类型土壤细菌网络的模块枢纽均属变形菌门和酸杆菌门, 这与富营养型变形菌门适应矿区复杂的碳环境有关^[50], 酸杆菌门尤其适应矿山环境^[36, 56]。本研究发现变形菌门伯克霍尔德氏菌目 (*Burkholderiales*)、光合细菌鞘脂单胞菌目 (*Sphingomonadales*) 和根瘤菌目 (*Rhizobiales*) 及酸杆菌门葡萄球菌目 (*Vicinamibacterales*) 均为细菌网络模块枢纽 (图 7), 未来可以尝试分离纯化关键菌种, 并扩增接种助力矿区土壤-植被系统恢复。

不同植被恢复土壤真菌网络中子囊菌门为模块枢纽, 起关键作用。真菌网络分类群倾向于共排除负相关系, 占潜在交互作用的 61%~81%。负相关系归

结于竞争和同质化^[33], 增加了采矿扰动下生态网络的稳定性^[57]。表 2 显示, 与 CK 相比, 植被恢复降低了真菌网络的平均聚类系数, 外界干扰不会在短时间内迅速影响整个真菌群落, 说明抗性增加。被孢霉目 (*Mortierellales*)、Thelebolales、Chaetothyriales 和子囊菌目 (*Hypocreales*) 为真菌网络关键类群, 已被分离纯化, 将扩增接种于恢复植被根系。未来将进一步探索相关功能微生物, 增强对矿区生态恢复机制的认识。

3.3 植被恢复对土壤微生物群落组装过程的影响

确定性过程和随机性过程共同调控群落组装^[29, 32], 但不同环境下其相对重要性有所不同^[58]。本研究中所有土壤细菌群落 $|\beta_{NTI}| < 2$, 说明随机性过程主导了细菌群落构建, 同时细菌群落 $RC_{bray} < 0.95$, 进一步表明构建过程未被主导^[29]。矿区植被恢复属于局部扰动, 不同于温度、降水等大尺度空间过程的影响, 也进一步证实了随机性过程往往发生于环境变化的小尺度空间^[37]。随机性过程往往难以预测^[59], 但影响群落装配的随机性因素或多或少地可以预测。因此, 可以探测随机性因素何时起作用及何时不起作用^[60], 从而预测群落装配的可能性过程。除了 MF 外, 本研究中 CK、BL、BF 和 CF 真菌群落 $|\beta_{NTI}| < 2$, 说明随机性过程主导了真菌群落构建 (图 8)。同时真菌群落 $RC_{bray} < 0.95$, 表明弱选择、弱扩散、多样化和漂移共同控制着群落组装 (图 8)。除选择的影响小外, 还可能存在相互抵消或对比选择, 从而导致矿区土壤微生物区系随机发育模式^[29]。MF 真菌群落 $\beta_{NTI} > 2$

(图 8(b)), 说明确定性过程主导了 MF 真菌群落组装过程, 表明真菌群落结构与功能受当地特定环境选择操控。这样的异质选择组装过程可能与榆树和油松混合种植管理模式形成的特定土壤环境有关^[29]。同时也说明了油松和榆树混交种植条件下土壤真菌群落组装机制仍取决于立地环境条件的自然选择。此外, STARNAWSKI 等报道深海极端寡营养环境下, 微生物群落组装以异质性确定性过程, 亦说明微生物群落所处立地条件决定了组装过程^[61]。探索微生物群落对随机性过程更为敏感的时间和条件因子, 组装过程将变得更加可预测^[60]。这有助于我们适当操控群落装配, 实现特定的生态系统功能, 从而协助矿山生态恢复、生物多样性保护和管理^[62]。

4 结 论

(1) 植被恢复对土壤微生物群落多样性影响存在显著差异。与 CK 相比, BF 和 MF 显著改变了细菌群落结构, 但未改变细菌群落组成, 放线菌门、绿弯菌门、变形菌门和酸杆菌门仍是细菌群落的优势菌门。BL、CF 和 MF 显著改变了真菌群落结构, 提高子囊菌门丰度, 并降低担子菌门丰度。子囊菌门和担子菌门是真菌群落优势菌门。

(2) 不同的植被恢复类型塑造了真菌功能类群差异, 但对细菌功能的影响不显著。植被恢复改善了土壤微生物群落网络稳定性与复杂性。与 CK 相比, BL、CF 和 MF 细菌网络更大且复杂, MF 真菌网络更复杂和稳定。酸杆菌门和变形菌门是细菌网络模块枢纽和关键类群, 子囊菌门和被孢霉门分别在 BF 和 MF 真菌群落网络中起关键作用。

(3) 土壤细菌组装过程由随机性过程主导, 几乎不受植被恢复类型影响。但 MF 真菌群落组装由确定性过程主导, 随机性过程对细菌群落组装过程的控制远大于真菌群落。

(4) 本研究表明, 厘清微生物群落对随机性过程更为敏感的时间和条件, 有助于操控群落装配, 实现所需生态功能, 从而科学引导矿区生态恢复、生物多样性保护和管理。

参考文献(References):

- [1] 胡振琪, 龙精华, 王新静. 论煤矿区生态环境的自修复、自然修复和人工修复[J]. 煤炭学报, 2014, 39(8): 1751-1757.
HU Zhenqi, LONG Jinghua, WANG Xinjing. Self-healing, natural restoration and artificial restoration of ecological environment of coal mining[J]. Journal of China Coal Society, 2014, 39(8): 1751-1757.
- [2] WANG J, WANG H, CAO Y, et al. Effects of soil and topographic factors on vegetation restoration in opencast coal mine dumps located in a loess area[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 22058.
- [3] 肖武, 李素琴, 王铮, 等. 高潜水位煤矿区生态风险识别与评价[J]. 生态学报, 2016, 36(17): 5611-5619.
XIAO Wu, LI Sucui, WANG Zheng, et al. Ecological risk identification and assessment for a coal mine with a high groundwater table[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(17): 5611-5619.
- [4] LI Y, WEN H, CHEN L, et al. Succession of bacterial community structure and diversity in soil along a chronosequence of reclamation and Re-Vegetation on coal mine spoils in China[J]. *PLOS one*, 2014, 9(12): e115024.
- [5] 毕银丽, 申慧慧. 西部采煤沉陷地微生物复垦植被种群自我演变规律[J]. 煤炭学报, 2019, 44(1): 307-315.
BI Yingli, SHEN Huihui. Effect of micro-reclamation on different planted forest on the vegetation self-succession in the western mining subsidence area[J]. *Journal of China Coal Society*, 2019, 44(1): 307-315.
- [6] 毕银丽, 彭苏萍, 杜善周. 西部干旱半干旱露天煤矿生态重构技术难点及发展方向[J]. 煤炭学报, 2021, 46(5): 1355-1364.
BI Yinli, PENG Suping, DU Shanzhou. Technological difficulties and future directions of ecological reconstruction in open pit coal mine of the arid and semi-arid areas of Western China[J]. *Journal of China Coal Society*, 2021, 46(5): 1355-1364.
- [7] 雷少刚, 张周爱, 陈航, 等. 草原煤电基地景观生态恢复技术策略[J]. 煤炭学报, 2019, 44(12): 3662-3669.
LEI Shaogang, ZHANG Zhouai, CHEN Hang, et al. Landscape ecology restoration strategies for the coal-electricity base in steppe of China[J]. *Journal of China Coal Society*, 2019, 44(12): 3662-3669.
- [8] 胡振琪, 肖武, 赵艳玲. 再论煤矿区生态环境“边采边复”[J]. 煤炭学报, 2020, 45(1): 351-359.
HU Zhenqi, XIAO Wu, ZHAO Yanling. Re-discussion on coal mine eco-environment concurrent mining and reclamation[J]. *Journal of China Coal Society*, 2020, 45(1): 351-359.
- [9] 刘英, 雷少刚, 陈孝杨, 等. 神东矿区植被覆盖度时序变化与驱动因素分析及引导恢复策略[J]. 煤炭学报, 2021, 46(10): 3319-3331.
LIU Yin, LEI Shaogang, CHEN Xiaoyang, et al. Temporal variation and driving factors of vegetation coverage in Shendong central mining area based on the perspective of guided restoration[J]. *Journal of China Coal Society*, 2021, 46(10): 3319-3331.
- [10] 吴秦豫, 张绍良, 杨永均, 等. 基于恢复力的半干旱矿区生态系统退化风险空间评估[J]. 煤炭学报, 2021, 46(5): 1587-1598.
WU Qingyu, ZHANG Shaoliang, YANG Yongjun, et al. Spatial assessment of ecosystem degradation risk in semi-arid mining area based on resilience indicators[J]. *Journal of China Coal Society*, 2021, 46(5): 1587-1598.
- [11] 白中科, 周伟, 王金满, 等. 再论矿区生态系统恢复重建[J]. 中国土地科学, 2018, 32(11): 1-9.
BAI Zhongke, ZHOU Wei, WANG Jinman, et al. Rethink on ecosystem restoration and rehabilitation of mining areas[J]. *China Land Science*, 2018, 32(11): 1-9.
- [12] 雷少刚, 卞正富, 杨永均. 论引导型矿山生态修复[J]. 煤炭学报, 2022, 47(2): 915-921.

- LEI Shaogang, BIAN Zhenfu, YANG Yongjun. Discussion on the guiding restoration for mine ecosystem[J]. *Journal of China Coal Society*, 2022, 47(2): 915–921.
- [13] BALDRIAN P. Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2017, 41(2): 109–30.
- [14] TEDERSOO L, BAHRAM M, POLME S, et al. Global diversity and geography of soil fungi[J]. *Science*, 2014, 346: 1078.
- [15] SHI S, NUCCIO E E, SHI Z J, et al. The interconnected rhizosphere: High network complexity dominates rhizosphere assemblages[J]. *Ecology Letters*, 2016, 19(8): 926–36.
- [16] 陈兆进, 林立安, 李英军, 等. 镉胁迫对芒草根际细菌群落结构、共生网络和功能的影响[J]. *环境科学*, 2021, 42(8): 3997–4004.
- CHEN Zhaojin, LI Li'an, LI Yingjun, et al. Shifts in rRhizosphere bacterial community structure, co-occurrence network, and function of miscanthus following cadmium exposure[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(8): 3997–4004.
- [17] YANG Y, CHENG H, LIU L, et al. Comparison of soil microbial community between planted woodland and natural grass vegetation on the Loess Plateau[J]. *Forest Ecology and Management*, 2020, 460: 117817.
- [18] LIU Y, CHEN X, LIU J, et al. Temporal and spatial succession and dynamics of soil fungal communities in restored grassland on the Loess Plateau in China[J]. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(11): 1273–1287.
- [19] 马静, 卢永强, 张琦, 等. 黄土高原采煤沉陷对土壤微生物群落的影响[J]. *土壤学报*, 2021, 58(5): 1278–1288.
- MA Jing, LU Yongqiang, ZHANG Qi, et al. Effects of coal mining subsidence on soil microbial community in the Loess Plateau[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58(5): 1278–1288.
- [20] 陈浮, 于昊辰, 卞正富, 等. 碳中和愿景下煤炭行业发展的危机与应对[J]. *煤炭学报*, 2021, 46(6): 1809–1820.
- CHEN Fu, YU Haochen, BIAN Zheng, et al. How to handle the crisis of coal industry in China under the vision of carbon neutrality[J]. *Journal of China Coal Society*, 2021, 46(6): 1809–1820.
- [21] 胡婵娟, 郭雷, 刘国华. 黄土丘陵沟壑区不同植被恢复格局下土壤微生物群落结构[J]. *生态学报*, 2014, 34(11): 2986–2995.
- HU Chanjuan, GUO Lei, LIU Guohua. Soil microbial community structure under different vegetation restoration patterns in the loess hilly area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(11): 2986–2995.
- [22] GRAHAM E B, CRUMP A R, RESCH C T, et al. Deterministic influences exceed dispersal effects on hydrologically-connected microbiomes[J]. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(4): 1552–1567.
- [23] BARBERAN A, BATES S T, CASAMAYOR E O, et al. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(2): 343–351.
- [24] ZHANG C, XUE S, LIU G B, et al. A comparison of soil qualities of different revegetation types in the Loess Plateau, China[J]. *Plant and Soil*, 2011, 347(1-2): 163–178.
- [25] ZHANG C, LIU G, XUE S, et al. Soil bacterial community dynamics reflect changes in plant community and soil properties during the secondary succession of abandoned farmland in the Loess Plateau[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 97: 40–49.
- [26] THOMSON B C, TISSERANT E, PLASSART P, et al. Soil conditions and land use intensification effects on soil microbial communities across a range of European field sites[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 403–413.
- [27] EVINER V T. Plant traits that influence ecosystem processes vary independently among species[J]. *Ecology*, 2004, 85(8): 2215–2229.
- [28] ZHAO J, MA J, YANG Y, et al. Response of soil microbial community to vegetation reconstruction modes in mining areas of the Loess Plateau, China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 714967.
- [29] ZHOU J Z, NING D L. Stochastic community assembly: Does it matter in microbial ecology?[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2017, 81(4): e00002–17.
- [30] PEAY K G, BARALOTO C, FINE P V. Strong coupling of plant and fungal community structure across western Amazonian rainforests[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(9): 1852–1861.
- [31] BULGARELLI D, ROTT M, SCHLAEPPI K, et al. Revealing structure and assembly cues for Arabidopsis root-inhabiting bacterial microbiota[J]. *Nature*, 2012, 488(7409): 91–95.
- [32] MORI A S, ISBELL F, SEIDL R. β -diversity, community assembly, and ecosystem functioning[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2018, 33(7): 549–64.
- [33] FAUST K, RAES J. Microbial interactions: from networks to models[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(8): 538–550.
- [34] MA J, GONZALEZ-OLLAURI A, ZHANG Q, et al. Ecological network analysis assesses the restoration success of disturbed mine soil in Zoucheng, China[J]. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(18): 5393–5411.
- [35] 李冰, 李玉双, 魏建兵, 等. 不同土地利用方式对土壤细菌分子生态网络的影响[J]. *环境科学*, 2020, 41(3): 1456–1465.
- LI Bing, LI Yushuang, WEI Jianbing, et al. Effects of different land use types on the molecular ecological network of soil bacteria[J]. *Environmental Science*, 2020, 41(3): 1456–1465.
- [36] BANERJEE S, KIRKBY C A, SCHMUTTER D, et al. Network analysis reveals functional redundancy and keystone taxa amongst bacterial and fungal communities during organic matter decomposition in an arable soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 97: 188–198.
- [37] SHI Y, LI Y, XIANG X, et al. Spatial scale affects the relative role of stochasticity versus determinism in soil bacterial communities in wheat fields across the North China Plain[J]. *Microbiome*, 2018, 6(1): 27.
- [38] 王金满, 郭凌俐, 白中科, 等. 黄土区露天煤矿排土场复垦后土壤与植被的演变规律[J]. *农业工程学报*, 2013, 29(21): 223–232.
- WANG Jinman, GUO Lingli, BAI Zhongke, et al. Succession law of reclaimed soil and vegetation on opencast coal mine dump of loess area[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2013, 29(21): 223–232.
- [39] XU N, TAN G C, WANG H Y, et al. Effect of biochar additions to soil on nitrogen leaching, microbial biomass and bacterial com-

- munity structure [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2016, 74: 1–8.
- [40] ADAMS R I, MILETTO M, TAYLOR J W, et al. Dispersal in microbes: fungi in indoor air are dominated by outdoor air and show dispersal limitation at short distances[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7: 1460.
- [41] DENG Y, ZHANG P, QIN Y, et al. Network succession reveals the importance of competition in response to emulsified vegetable oil amendment for uranium bioremediation[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(1): 205–218.
- [42] ZHOU J Z, DENG Y, LUO F, et al. Functional molecular ecological networks[J]. *mBio*, 2010, 1(4): 1–10.
- [43] GUIMERA R, AMARAL L A N. Functional cartography of complex metabolic networks[J]. *Nature*, 2005, 433(7028): 895–900.
- [44] DENG Y, JIANG Y H, YANG Y F, et al. Molecular ecological network analyses[J]. *BMC Bioinformatics*, 2012, 13: 113.
- [45] STEGEN J C, LIN X J, FREDRICKSON J K, et al. Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(11): 2069–79.
- [46] DELGADO-BAQUERIZO M, OLIVERIO A M, BREWER T E, et al. A global atlas of the dominant bacteria found in soil[J]. *Science*, 2018, 359(6373): 320–324.
- [47] JIA T, GUO T, YAO Y, et al. Seasonal microbial community characteristic and its driving factors in a copper Tailings Dam in the Chinese Loess Plateau[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1574.
- [48] SHI Y, DELGADO-BAQUERIZO M, LI Y, et al. Abundance of kinless hubs within soil microbial networks are associated with high functional potential in agricultural ecosystems[J]. *Environment International*, 2020, 142: 105869.
- [49] GUO Y, LIU X, TSOLMON B, et al. The influence of transplanted trees on soil microbial diversity in coal mine subsidence areas in the Loess Plateau of China[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 21: e00877.
- [50] KURM V, VAN DER PUTTEN W H, DE BOER W, et al. Low abundant soil bacteria can be metabolically versatile and fast growing[J]. *Ecology*, 2017, 98(2): 555–564.
- [51] 马静, 董文雪, 朱燕峰, 等. 东部平原矿区复垦对土壤微生物固碳潜力的影响[J]. *煤炭学报*, 2022, 47(3): 1306–1317.
MA Jing, DONG Wenxue, ZHU Yanfeng, et al. Impact of land reclamation on the carbon sequestration potential of soil microorganisms in the disturbed mining area of eastern plain[J]. *Journal of China Coal Society*, 2022, 47(3): 1306–1317.
- [52] ZHONG Z, LI W, LU X, et al. Adaptive pathways of soil microorganisms to stoichiometric imbalances regulate microbial respiration following afforestation in the Loess Plateau, China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: 108048.
- [53] BAHRAM M, NETHERWAY T, HILDEBRAND F, et al. Plant nutrient-acquisition strategies drive topsoil microbiome structure and function[J]. *New Phytologist*, 2020, 227(4): 1189–1199.
- [54] LING N, ZHU C, XUE C, et al. Insight into how organic amendments can shape the soil microbiome in long-term field experiments as revealed by network analysis[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 99: 137–49.
- [55] 黄兰婷, 倪浩为, 李新宇, 等. 典型红壤水稻土剖面细菌和真菌分子生态网络特征研究[J]. *土壤学报*, 2021, 58(4): 1018–1027.
HUANG Lanting, NI Haowei, LI Xinyu, et al. Molecular ecological network of bacteria and fungi in paddy soil profile of typical red soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58(4): 1018–1027.
- [56] 马静, 董文雪, 朱燕峰, 等. 东部平原矿区复垦土壤微生物群落特征及其组装过程[J]. *环境科学*, 2022, 43(7): 3844–3853.
MA Jing, DONG Wenxue, ZHU Yanfeng, et al. Characteristics and assembly process of reclaimed soil microbial communities in eastern plain mining areas[J]. *Environmental Science*, 2022, 43(7): 3844–3853.
- [57] DE VRIES F T, GRIFFITHS R I, BAILEY M, et al. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3033.
- [58] TIAN J, QIAO Y, WU B, et al. Ecological succession pattern of fungal community in soil along a retreating glacier[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1028.
- [59] O'MALLEY M A. Everything is everywhere, but the environment selects: ubiquitous distribution and ecological determinism in microbial biogeography[J]. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 2008, 39(3): 314–325.
- [60] CHASE J M. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments[J]. *Science*, 2010, 328(5984): 1388–1391.
- [61] STARNAWSKI P, BATAILLON T, ETTEMA T J G, et al. Microbial community assembly and evolution in subseafloor sediment[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(11): 2940–2945.
- [62] 毕银丽, 彭苏萍, 王淑惠. 西部煤矿区深色有隔内生真菌修复机理与生态应用模式[J]. *煤炭学报*, 2022, 47(1): 460–469.
BI Yinli, PENG Suping, WANG Shuhui. Restoration mechanism and ecological application model of dark septate endophytic fungi in western mining area[J]. *Journal of China Coal Society*, 2022, 47(1): 460–469.