

Environmental Microbial Ecology 环境微生物生态

长期连作农田土壤细菌群落结构和共现网络拓扑性质 对土壤理化性质的响应

曾维爱^{1*},杨昭玥²,黄洋³,谷亚冰²,陶界锰⁴,刘勇军⁵,谢鹏飞¹,蔡海林¹,尹华群²

1 湖南省烟草公司长沙市公司,湖南 长沙 410021

- 2 中南大学资源加工与生物工程学院,湖南 长沙 410083
- 3 中国烟草四川中烟工业有限责任公司技术中心,四川 成都 610000
- 4 中国烟草总公司郑州烟草研究院国家烟草基因研究中心, 河南 郑州 450001
- 5 湖南烟草研究院,湖南 长沙 410010

曾维爱,杨昭玥,黄洋,谷亚冰,陶界锰,刘勇军,谢鹏飞,蔡海林,尹华群.长期连作农田土壤细菌群落结构和共现网络 拓扑性质对土壤理化性质的响应.微生物学报,2022,62(6):2403-2416.

Zeng Weiai, Yang Zhaoyue, Huang Yang, Gu Yabing, Tao Jiemeng, Liu Yongjun, Xie Pengfei, Cai Hailin, Yin Huaqun. Response of soil bacterial community structure and co-occurrence network topology properties to soil physicochemical properties in long-term continuous cropping farmland. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(6): 2403–2416.

摘 要:【目的】为探究长期连作土壤细菌群落结构和分子生态网络与土壤环境演化的关联性。 【方法】本研究利用 16S rRNA 基因高通量测序技术,解析了湖南省浏阳市两块连作十二年农田 (表现连作障碍的 GD 和健康的 YA)土壤微生物群落组成结构和分子生态网络拓扑性质与土壤理 化性质的关系。【结果】GD 土壤总氮和有效磷含量显著高于 YA,而土壤硝态氮和速效钾含量显 著低于 YA (P<0.05)。GD 土壤细菌群落多样性高于 YA,两地土壤细菌群落结构存在显著差异 (P<0.01),且与土壤 pH 和有效磷含量相关。进一步分析表明,GD 土壤细菌群落之间比 YA 具有 更复杂的生态网络,主要体现在能量代谢、碳循环和氮循环功能模块。【结论】综上所述,连作 会引起土壤细菌群落多样性、组成结构和生态网络变化,这可能与土壤理化性质恶化、土壤肥力 下降密切相关,进而影响作物生长发育。

关键词:长期连作;土壤微生物;细菌群落结构;分子生态网络;生物地球化学循环

基金项目:中国烟草总公司湖南省公司科技项目(HN2021KJ05);湖南省烟草公司长沙市公司科技项目(20-22A02) Supported by the Science and Technology Project of China National Tobacco Corporation Hunan Provincial Corporation (HN2021KJ05) and by the Science and Technology Project of Hunan Tobacco Company Changsha Branch (20-22A02) ***Corresponding author.** E-mail: 823248332@qq.com

Received: 2 November 2021; Revised: 23 February 2022; Published online: 31 March 2022

Response of soil bacterial community structure and co-occurrence network topology properties to soil physicochemical properties in long-term continuous cropping farmland

ZENG Weiai^{1*}, YANG Zhaoyue², HUANG Yang³, GU Yabing², TAO Jiemeng⁴, LIU Yongjun⁵, XIE Pengfei¹, CAI Hailin¹, YIN Huaqun²

1 Hunan Tobacco Company Changsha Branch, Changsha 410021, Hunan, China

2 School of Minerals Processing and Bioengineering, Central South University, Changsha 410083, Hunan, China

3 China Tobacco Sichuan Industrial Co., Ltd., Chengdu 610000, Sichuan, China

4 China Tobacco Gene Research Center, Zhengzhou Tobacco Research Institute of CNTC, Zhengzhou 450001,

Henan, China 5 Hunan Tobacco Science Institute, Changsha 410010, Hunan, China

Abstract: [Objective] To explore the relationship of soil bacterial community structure and molecular ecological network with soil environment in farmland with long-term continuous cropping. [Methods] In this study, high-throughput sequencing of 16S rRNA gene was performed to reveal the correlation of soil microbial community structure and topological properties of molecular ecological network with soil physicochemical properties of two 12-year continuous cropping fields (GD with continuous cropping obstacle and healthy YA) in Liuyang, Hunan province. [Results] The content of total nitrogen and available phosphorus in GD soil was significantly higher than that in YA soil, while the content of nitrate nitrogen and available potassium was significantly lower than that in YA soil (P<0.05). The bacterial diversity of GD soil was higher than that in YA soil, and the soil bacterial community structure was significantly different between GD and YA (P<0.01), which was related to soil pH and available phosphorus content. Soil bacterial community in GD had a more complex ecological network than that in YA, as manifested in the functional modules of energy metabolism, carbon cycle, and nitrogen cycle. [Conclusion] Continuous cropping can cause changes in soil bacterial community diversity, structure, and ecological network, which may be closely related to the deterioration of soil physicochemical properties and soil fertility, and affects crop growth and development.

Keywords: long-term continuous cropping; soil microorganisms; bacterial community structure; molecular ecological network; biogeochemical cycle

耕作制度与农作物产质量密切相关^[1],连 作是现代集约化农业生产提高作物产量质量常 见制度^[2-3]。然而,长期连作会加速消耗某些营 养元素,形成养分偏失,导致土壤理化性质恶 化、土壤微生物群落变化,进而形成连作障碍。 据报道,长期连作会降低农田 pH 和有机质、 速效钾含量,增加农田总氮和有效磷含量^[4-7], 抑制碳、氮矿化^[8],从而阻碍土壤养分循环。

土壤细菌具有高度多样性^[9],在土壤养分和 有机质转化与循环中扮演着重要生态作用^[10]。 土壤细菌群落组成和功能结构与碳、氮、磷等 元素循环和有机物分解密切相关^[11-13]。由于土 壤细菌对环境变化的快速响应,土壤细菌被认 为是土壤肥力和土壤管理的有效生物指标^[14]。 土壤细菌群落多样性和结构变化被证实与植物物种、土地作用类型和土壤理化性质相关^[15-17]。土壤环境总体上塑造了土壤细菌的群落组成^[18]、多样性^[19]、相互作用模式^[20]及其功能结构^[21-22],而土壤细菌也依靠其代谢活性营造适宜其生存的土壤环境^[23-24],从而改善农田土壤肥力。目前大部分关于土壤细菌的研究主要聚焦于单菌代谢功能上,而对微生物协同作用的研究较少。

细菌在土壤中存在复杂的相互作用,并参 与形成生态网络和维持系统功能^[25]。生态相互 作用网络为解析土壤细菌群落间的相互作用提 供了新见解,可以更全面地了解细菌群落结构 和指导群落组装的生态规则^[20]。据报道,土壤 细菌群落的分子生态网络会随着植物生长逐渐 变得复杂,模块性及模块数量升高^[26],与细菌 氮循环功能团的形成密切相关^[27],表明土壤细 菌可在短期快速参与土壤环境的形成。尽管大 量研究表明了不同土壤理化性质会影响细菌 群落结构,但目前对长期连作土壤理化性质与 细菌群落的生态网络拓扑特征关联性的研究 仍较少。

湖南省浏阳市两块长期定位试验烟田 GD 和 YA,连续 12 年种植烤烟 G80,采用相同栽 培管理技术,但相比 YA,GD 烟田的烟株生长 发育减慢、产量品质下降。本文以这 2 块烟田 土壤系统为研究对象,利用 16S rRNA 基因高 通量测序技术,研究长期连作农田土壤细菌群 落对连作土壤理化性质差异的响应,探究连作 土壤细菌群落的多样性、结构组成及分子生态 网络拓扑性质与土壤理化性质差异的关联性, 对揭示农田土壤细菌群落演替规律及其在土壤 生物地球化学循环中的生态功能具有重要意 义,还可为开发菌剂进行土壤改良、微生物调 控等提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集和处理

样品采集自湖南省浏阳市两块长期定位试 验烟田 GD (28°21′N,113°52′E)和 YA (28°10′N, 113°23′E)。2020 年 4 月 29 日,烟草现蕾期,分 别采集试验烟田 GD 和 YA 25 个土壤样品进行土 壤理化性质测定和高通量测序分析。取样方法和 土壤理化性质测定采用之前研究描述的方法^[28]。

1.2 核酸提取和扩增子测序

利用强力土壤 DNA 提取试剂盒(MoBio)按 说明书从 1.0 g 土壤样品中提取 DNA。利用引 物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3')和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')扩 增细菌 16S rRNA 基因的 V3-V4 区。PCR 扩增 反应体系含有 1.0 µL DNA 模板(约 25 ng DNA)、 12.5 µL Tag Master Mix (Vazyme)、0.5 µL 引物, DNase-free 去离子水调节体系体积至 25 µL。 PCR 扩增程序设置如下: 98 °C 30 s; 98 °C 10 s, 54 °C 30 s, 72 °C 45 s, 32 次循环; 72 °C 10 min, 4°C 保存。利用 gel extraction kit (OMEGA Bio-Tek Inc.)纯化 PCR 产物。利用 Qubit 2.0 Fluorometer (Invitrogen)对其定量,等摩尔浓度混库后,在 Illumina NovaSeq PE250 平台上进行高通量测序 (LC-Bio Technology Co., Ltd), 得到已去接头 FASTO 格式原始数据。

1.3 测序数据处理和统计分析

利用 QIIME 2 处理原始测序数据。按 barcode 拆分样品序列,低质量序列(QC<20;读 长<200 bp)和嵌合体被去除后,以 97%的相似 水平将序列聚类生成可操作分类单元(OTU), 并构建特征表;利用 OTU 代表性序列构建系统 进化树,并进行物种注释^[29]。通过 R 语言中的 microeco 0.5.1 包进行细菌群落生态数据统计和 可视化^[30]。利用 Venn 图分析组间共有和特有 OTUs;利用 ggplot 2 包绘制物种丰度图;利用 Kruskal-Wallis 秩和检验、多重比较方差分析检 验组间细菌群落 alpha 多样性差异;利用主坐 标分析(PCoA)、基于 Bray-Curtis 进行 beta 多样 性分析;利用线性判别分析(LEfSe)确定组间各 分类水平上具有统计学差异的生物标识^[31];基 于 Spearman 相关性构建分子生态网络(MENs), 利用随机矩阵理论(RMT)找到优化相关阈 值^[32],利用 Gephi 绘制网络图;通过计算节点 模块内连通度(Zi)和模块间连通度(Pi),可将网 络节点划分为模块中心点(moudule hubs;Zi>2.5 且 Pi<0.62),连接节点(connectors; Zi<2.5 且 Pi>0.62)和网络中心点(network hubs; Zi>2.5 且 Pi>0.62)等 3 种类型的关键节点,以及外围节点 (peripherals; Zi<2.5 且 Pi<0.62)^[30]。利用冗余分 析(RDA)反映样本和环境因子的关系,利用 Mantel test 检验环境变量和距离矩阵的相关性 程度,进一步解析环境变量与细菌群落相关性; 将分类信息与 FAPROTAX 数据库比对,预测网 络模块的功能。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

如图 1 所示, GD 土壤总氮(TN)和有效磷含 量(AP)分别为 1 500.64 mg/kg 和 407.50 mg/kg, 显著高于 YA 的 1 267.03 mg/kg 和 43.90 mg/kg





Figure 1 Soil physicochemical properties of GD and YA. *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001.

(P<0.05)。GD 土壤硝态氮(NO₃⁻-N)和速效钾含 量(AK)分别为 68.13 mg/kg 和 763.80 mg/kg, 显著低于 YA 的 90.48 mg/kg 和 953.04 mg/kg (P<0.05)。

2.2 土壤细菌群落组成和结构

利用 16S rRNA 基因高通量测序技术对 GD 和 YA 土壤细菌群落进行检测,将高质量测序序 列基于 97%的相似性进行聚类,共得到 38 942 个 可操作分类单元(OTUs)。GD 和 YA 之间共有

OTUs 有 4 210 个, 仅占总 OTUs 的 12.2%。 GD 特有 OTUs 有 16 267 个, 高于 YA (14 140) (图 2A)。所有 OTUs 可归类为 61 个门, 165 个 纲和 985 个属。GD 和 YA 共有 OTUs 主要属于 *Latescibacterota*、*Pedosphaeraceae* 和 subgroup_7, GD 特有 OTUs 主要属于 *Latescibacterota*、 *Haliangium* 和 ADurb.Bin063-1, YA 特有 OTUs 主要属于 *Latescibacterota*, *Haliangium* 和 *Pedosphaeraceae* (图 2B)。在门水平上, GD 和



图 2 GD 和 YA 土壤细菌群落组成

Figure 2 Composition of soil bacterial community in GD and YA. A: shared and unique OTUs between groups; B: shared and unique genus between groups; C: bacterial community composition at phyla level; D: bacterial community composition at class level.

YA 优势菌群为 Proteobacteria、Acidobacteriota、 Chloroflexi、 Bacteroidota、 Actinobacteria。 Proteobacteria 和 Acidobacteriota 相对丰度在 GD 较高,而 Chloroflexi 和 Actinobacteriota 相 对丰度在 YA 较高, Bacteroidota 相对丰度在 GD 和 YA 较为相似(图 2C);在纲水平上, Proteobacteria 的 Gammaproteobacteria 和 Alphaproteobacteria、Acidobacteriota的 Acidobacteriae 相对丰度在 GD 较高,而 Chloroflexi的 Anaerolineae、 Actinobacteria 的 Actinobacteria 相对丰度在 YA 较高(图 2D)。

α 多样性分析表明(图 3),GD 和 YA 细菌群 落 物 种 丰 富 度 和 多 样 性 并 无 显 著 性 差 异 (P>0.05)。PCA 结果显示(图 4A),GD 和 YA 样 本间明显分开并且差异性显著(P=0.001),但主 成分轴 PCA1 和 PCA2 分别解释了 24.9%和 13.3%细菌群落结构差异,解释度较低,需要前
7 个主成分轴才可使其对群落的解释量达到
60%,表明土壤细菌群落结构是高维复杂的。
图 4B 进一步表明 GD β 多样性高于 YA。

通过 LEfSe 分析,确定了 1 250 个在 GD 和 YA 之间丰度具有显著差异的物种(P<0.01),图 5 展示了丰度最高的 200 个差异物种,其中 GD 的 Acidobacteriota、Proteobacteria、Verrucomicrobiota、 Patescibacteria、Chitinophagaceae、Ktedonobacterales 等丰度显著高于 YA,而 Actinobacteriota、 Myxococcota、Firmicutes 和 Anaerolineae 等丰 度则显著低于 YA。

2.3 土壤细菌群落分子生态网络结构和关键微生物

为解析土壤菌群物种间共存模式,基于随 机矩阵理论构建了 GD 和 YA 的分子生态网络



图 3 GD 和 YAα多样性分析

Figure 3 Alpha analysis of GD and YA. A: observed species index; B: Chao1 index; C: Shannon index; D: Simpson index.

🖂 actamicro@im.ac.cn, 🕾 010-64807516



图 4 GD 和 YA 菌群相似性分析

Figure 4 Community similarity analysis of GD and YA. A: PCA; B: Bray-Curtis distance analysis.



图 5 GD 和 YA 差异物种进化分支图



(图 6)。相比 YA, GD 分子生态网络节点数和边数较多,平均度较高,平均路径长度和网络直径较短(表 1),这表明 GD 分子生态网络更加复杂、物种联系更紧密。GD 和 YA 分子生态网络正相关连接占比分别为 92.29%和 98.31%,表明长期连作土壤细菌间趋于合作关系而不是竞争关系。

网络节点拓扑性质分析结果表明(图 7), GD 分子生态网络具有 20 个模块中心,主要为 Acidobacteriota、Bacteroidota、Chloroflexi、 Gemmatimonadota 和 Proteobacteria, 21 个连接 节点,主要为 Acidobacteriae、Alphaproteobacteria、



图 6 分子生态网络

Figure 6 Molecular ecological network of GD (A) and YA (B). Different colors represent different modules.

表 1 GD 和 YA 土壤细菌群落分子生态网络拓扑 性质

Table 1Topological properties of molecular ecologicalnetwork of GD and YA soil bacterial communities

Property	GD	YA	
Vertex	1 368	1 125	
Edge	10 023	3 497	
Modularity	67	80	
Average degree	14.65	6.22	
Average path length	5.13	7.26	
Network diameter	13.00	17.00	
Clustering coefficient	0.43	0.45	
Density	0.01	0.01	
Heterogeneity	1.23	1.10	
Centralization	0.07	0.03	
Positive links/%	93.22	97.75	



图 7 分子生态网络 Zi-Pi 图

Figure 7 Zi-Pi diagram of molecular ecological network. A: GD; B: YA.

Bacteroidia 和 Gammaproteobacteria, 和 1 个网络中心点,为 Blastocatellia。而 YA 分子生态网络具有 20 个模块中心点,主要为 Chloroflexi 和 Proteobacteria,和 2 个连接节点,主要为 Gemmatimonadota 和 Proteobacteria。

2.4 土壤理化性质与细菌群落结构相关性 分析

RDA 结果(图 8)表明,土壤细菌群落结构 与土壤 pH、有效磷和氨态氮含量相关性较强, 土壤 pH和有效磷含量与 GD 细菌群落变化相关 性较强,土壤硝态氮含量与 YA 细菌群落变化 相关性较强。

土壤理化性质与相对丰度最高的 30 个属 Pearson 相关性分析结果(图 9)表明, Azoarcus 等属与土壤 pH显著正相关(P<0.01); Taibaiclla、 Dyella 和 Pandoraea 等属与土壤有效磷含量 显著正相关(P<0.001), 而 Gaiella 等属与土壤 有效磷含量显著负相关(P<0.01); Dyella 等属 与土壤氨态氮含量显著正相关(P<0.001), 而 Anaerolinea 等属与土壤氨态氮含量显著负相关



图 8 GD 和 YA 土壤理化性质与细菌群落结构相 关性分析

Figure 8 Correlation analysis of soil physicochemical properties and bacterial community structure of GD and YA.

(P<0.01);此外, Parafilimonas 等属与土壤总氮 和有机质含量显著负相关(P<0.05); Nitrospira 属与土壤速效钾含量显著负相关(P<0.001)。

土壤理化性质与网络模块 Pearson 相关性 分析结果表明,GD 网络模块 4 与土壤有效磷和 铵态氮含量显著正相关,模块 9 与土壤总氮含 量显著负相关,模块 10 与土壤硝态氮含量显著 正相关(P<0.001);YA 网络模块 9 与土壤硝态氮 含量显著正相关,模块 4 与土壤 pH 显著正相 关(P<0.01)。

土壤理化性质与细菌群落 α 多样性指数的 Pearson 相关性分析结果表明,土壤 pH 与细菌 群落 α 多样显著正相关(P<0.05),土壤速效钾和 铵态氮含量与细菌群落 α 多样性显著负相关 (P<0.05)。

2.5 FAPROTAX 预测土壤细菌群落生物 地球化学作用

网络模块与细菌群落功能关联分析结果显示(图 10), GD 网络模块主要与好氧化能异养功能相关,其模块成员主要为 Proteobacteria 和 Acidobacteriota; YA 网络模块主要与能量流动、碳和氮循环等功能相关,其模块成员主要为 Patescibacteria 和 Firmicutes。

3 讨论

土壤细菌群落在土壤生物地球化学循环中 扮演着关键的生态角色,其群落结构差异与土 壤理化性质及系统功能变化具有密切联系。本 研究结果表明,长期连作会改变烟田细菌群落 多样性和组成结构,降低土壤硝态氮和速效钾 含量,增加总氮和速效磷含量。之前烟草连作 障碍案例研究结果表明,微生物群落结构差异 影响了土壤总氮和硝态氮含量^[28];相似的,草 地和混合针叶林土壤微生物群落结构差异与土 壤总氮和硝态氮含量密切相关^[33]。此外,本研



图 9 土壤理化性质与关键菌属丰度的 Pearson 相关性分析

Figure 9 Pearson correlation analysis between soil physicochemical properties and the abundance of key genera. *: P < 0.05; **: P < 0.01; ***: P < 0.001.

究结果表明,烟草连作土壤细菌群落结构特征 与土壤 pH、有效磷和铵态氮含量相关性较强, 这与西瓜、马铃薯连作土壤研究结果一致^[34-35]。 不同的是,西瓜和马铃薯连作土壤的微生物群 落结构特征还与土壤有机质含量相关性较强。 这表明,长期耕作土壤理化性质可能受到微生 物与作物种类的交互作用。 微生物的相互作用网络性质及其模块与耕 作土壤系统功能密切相关。本研究发现,相比 YA,土壤总氮和有效磷含量高的 GD 地区,其 分子生态网络节点和连接较多,平均路径长度 较短,这表明微生物相互作用网络的差异可能 是引起土壤肥力变化的一个重要因素。对比健 康土壤和青枯病易感土壤微生物的土壤理化性



图 10 FAPROTAX 预测土壤细菌群落生物地球化学作用

Figure 10 FAPROTAX predicts the biogeochemical roles of soil bacterial communities. A: GD; B: YA.

质和网络结构,结果表明土壤 pH、氮和磷含量 高的土壤网络节点和连接均较高^[36],而这些网 络拓扑性质被证实与氮循环基因丰度呈正相关 关系^[37]。

此外, 微生物相互作用网络模块被认为是 相似生态角色组成的功能团。本研究发现微生 物相互作用网络中各模块具有相应的功能,土 壤硝态氮含量较高的 YA 地区, 其氮循环相关 网络模块数量明显高于 GD, YA 模块中心成员 Chloroflex 是氮元素的生物地球化学循环的主 要参与成员^[38]。土壤有效磷含量较高的 GD 模块 中心成员 Proteobacteria 在生物磷循环中发挥着 关键作用^[39]。相似地,玉米地土壤网络关键类群 Proteobacteria, Acidobacteria, Actinobacteria, Ascomycota 和 Basidiomycota 主要参与土壤碳循 环和氮循环,植被恢复过程中土壤有机碳、总 氮含量显著增加(P<0.05)^[33]。这些结果表明,土 壤微生物可能通过相互作用形成功能团进而影 响土壤环境演化和改善肥力, 深入剖析模块成 员的组成及其相互作用将更有利于认识微生物 群落在生物地球化学循环中的作用。

4 总结

本研究解析了 GD 和 YA 两块长期连作农 田土壤理化性质差异与土壤细菌群落结构及分 子生态网络拓扑性质的关联性。研究结果发现, 土壤细菌群落中的关键物种及其分子生态网络 特性与土壤理化性质密切相关。例如, *Azoarcus*、*Pandoraea*、4-29-1、*Dyella*和 *Anaerolinea*等丰度与土壤 pH 和有效磷、铵态 氮含量变化显著相关(P<0.01)。连作土壤的分子 生态网络模块可能主要执行系统能量代谢和碳 氮循环功能,但总氮和有效磷含量较高的土壤 以*Proteobacteria*和*Acidobacteriota*为功能模块 的主要成员,而硝态氮和速效钾含量较高的土 壤则以 Patescibacteria 和 Firmicutes 为主要成员。本研究结果为长期连作土壤理化性质变化与微生物群落差异联系的理解提供了新视角,同时为开发菌剂进行土壤改良,进而缓解连作障碍提供理论依据。

参考文献

- [1] Liu WX, Wang QL, Wang BZ, Wang XB, Franks AE, Teng Y, Li ZG, Luo YM. Changes in the abundance and structure of bacterial communities under long-term fertilization treatments in a peanut monocropping system. *Plant and Soil*, 2015, 395(1/2): 415–427.
- [2] Godfray HCJ, Beddington JR, Crute IR, Haddad L, Lawrence D, Muir JF, Pretty J, Robinson S, Thomas SM, Toulmin C. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science*, 2010, 327(5967): 812–818.
- [3] Smith P. Delivering food security without increasing pressure on land. *Global Food Security*, 2013, 2(1): 18–23.
- [4] Bai YX, Wang G, Cheng YD, Shi PY, Yang CC, Yang HW, Xu ZL. Soil acidification in continuously cropped tobacco alters bacterial community structure and diversity via the accumulation of phenolic acids. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 12499.
- [5] Yan L, Zhang WY, Duan WJ, Zhang YZ, Zheng W, Lai XJ. Temporal bacterial community diversity in the *Nicotiana tabacum* rhizosphere over years of continuous monocropping. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 641643.
- [6] Chen P, Wang YZ, Liu QZ, Zhang YT, Li XY, Li HQ, Li WH. Phase changes of continuous cropping obstacles in strawberry (*Fragaria×ananassa* Duch.) production. *Applied Soil Ecology*, 2020, 155: 103626.
- [7] Xiong W, Li ZG, Liu HJ, Xue C, Zhang RF, Wu HS, Li R, Shen QR. The effect of long-term continuous cropping of black pepper on soil bacterial communities as determined by 454 pyrosequencing. *PLoS One*, 2015, 10(8): e0136946.
- [8] Mahal NK, Osterholz WR, Miguez FE, Poffenbarger HJ, Sawyer JE, Olk DC, Archontoulis SV, Castellano MJ. Nitrogen fertilizer suppresses mineralization of soil organic matter in maize agroecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, 7: 59.
- [9] Torsvik V, Øvreås L. Microbial diversity and function

in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, 2002, 5(3): 240–245.

- [10] Brussaard L, de Ruiter PC, Brown GG. Soil biodiversity for agricultural sustainability. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2007, 121(3): 233–244.
- [11] De Graaff MA, Classen AT, Castro HF, Schadt CW. Labile soil carbon inputs mediate the soil microbial community composition and plant residue decomposition rates. *New Phytologist*, 2010, 188(4): 1055–1064.
- [12] Mangan SA, Schnitzer SA, Herre EA, Mack KML, Valencia MC, Sanchez EI, Bever JD. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 2010, 466(7307): 752–755.
- [13] Urbanová M, Šnajdr J, Baldrian P. Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 84: 53–64.
- [14] Avidano L, Gamalero E, Cossa GP, Carraro E. Characterization of soil health in an Italian polluted site by using microorganisms as bioindicators. *Applied Soil Ecology*, 2005, 30(1): 21–33.
- [15] Lauber CL, Strickland MS, Bradford MA, Fierer N. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(9): 2407–2415.
- [16] Mitchell RJ, Campbell CD, Chapman SJ, Cameron CM. The ecological engineering impact of a single tree species on the soil microbial community. *Journal of Ecology*, 2010, 98(1): 50–61.
- [17] Bell TH, Yergeau E, Maynard C, Juck D, Whyte LG, Greer CW. Predictable bacterial composition and hydrocarbon degradation in Arctic soils following diesel and nutrient disturbance. *The ISME Journal*, 2013, 7(6): 1200–1210.
- [18] Castro HF, Classen AT, Austin EE, Norby RJ, Schadt CW. Soil microbial community responses to multiple experimental climate change drivers. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(4): 999–1007.
- [19] Maestre FT, Delgado-Baquerizo M, Jeffries TC, Eldridge DJ, Ochoa V, Gozalo B, Quero JL, García-Gómez M, Gallardo A, Ulrich W, Bowker MA, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Florentino A, Gaitán J, Gutiérrez JR, Huber-Sannwald E, Jankju M, Mau RL, Miriti M, Naseri K, Ospina A, Stavi I, Wang DL, Woods NN, Yuan X, Zaady E, Singh BK.

Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *PNAS*, 2015, 112(51): 15684–15689.

- [20] Barberán A, Bates ST, Casamayor EO, Fierer N. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. *The ISME Journal*, 2012, 6(2): 343–351.
- [21] Banerjee S, Schlaeppi K, Van Der Heijden MGA. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(9): 567–576.
- [22] Nunan N, Leloup J, Ruamps LS, Pouteau V, Chenu C. Effects of habitat constraints on soil microbial community function. *Scientific Reports*, 2017, 7: 4280.
- [23] Si P, Shao W, Yu HL, Yang XJ, Gao DT, Qiao XS, Wang ZQ, Wu GL. Rhizosphere microenvironments of eight common deciduous fruit trees were shaped by microbes in Northern China. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 3147.
- [24] Wu YC, Cai P, Jing XX, Niu XK, Ji DD, Ashry NM, Gao CH, Huang QY. Soil biofilm formation enhances microbial community diversity and metabolic activity. *Environment International*, 2019, 132: 105116.
- [25] Freilich S, Kreimer A, Meilijson I, Gophna U, Sharan R, Ruppin E. The large-scale organization of the bacterial network of ecological co-occurrence interactions. *Nucleic Acids Research*, 2010, 38(12): 3857–3868.
- [26] Shi SJ, Nuccio EE, Shi ZJ, He ZL, Zhou JZ, Firestone MK. The interconnected rhizosphere: high network complexity dominates rhizosphere assemblages. *Ecology Letters*, 2016, 19(8): 926–936.
- [27] De Angelis KM, Lindow SE, Firestone MK. Bacterial quorum sensing and nitrogen cycling in rhizosphere soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 66(2): 197–207.
- [28] Tan G, Liu YJ, Peng SG, Yin HQ, Meng DL, Tao JM, Gu YB, Li J, Yang S, Xiao NW, Liu DM, Xiang XW, Zhou ZC. Soil potentials to resist continuous cropping obstacle: three field cases. *Environmental Research*, 2021, 200: 111319.
- [29] Bolyen E, Rideout JR, Dillon MR, Bokulich NA, Abnet CC, Al-Ghalith GA, Alexander H, Alm EJ, Arumugam M, Asnicar F, Bai Y, Bisanz JE, Bittinger K, Brejnrod A, Brislawn CJ, Brown CT, Callahan BJ, Caraballo-Rodríguez AM, Chase J, Cope EK, Da Silva R, Diener C, Dorrestein PC, Douglas GM, Durall DM, Duvallet C, Edwardson CF, Ernst M, Estaki M, Fouquier J, Gauglitz JM, Gibbons SM, Gibson DL,

Gonzalez A, Gorlick K, Guo J, Hillmann B, Holmes S, Holste H, Huttenhower C, Huttley GA, Janssen S, Jarmusch AK, Jiang L, Kaehler BD, Kang KB, Keefe CR, Keim P, Kelley ST, Knights D, Koester I, Kosciolek T, Kreps J, Langille MGI, Lee J, Ley R, Liu YX, Loftfield E, Lozupone C, Maher M, Marotz C, Martin BD, McDonald D, McIver LJ, Melnik AV, Metcalf JL, Morgan SC, Morton JT, Naimey AT, Navas-Molina JA. Nothias LF. Orchanian SB. Pearson T, Peoples SL, Petras D, Preuss ML, Pruesse E, Rasmussen LB, Rivers A, Robeson MS, Rosenthal P, Segata N, Shaffer M, Shiffer A, Sinha R, Song SJ, Spear JR, Swafford AD, Thompson LR, Torres PJ, Trinh P, Tripathi A, Turnbaugh PJ, Ul-Hasan S, van der Hooft JJJ, Vargas F, Vázquez-Baeza Y, Vogtmann E, Von Hippel M, Walters W, Wan Y, Wang M, Warren J, Weber KC, Williamson CHD, Willis AD, Xu ZZ, Zaneveld JR, Zhang Y, Zhu Q, Knight R, Caporaso JG. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using OIIME 2. Nature Biotechnology, 2019, 37(8): 852-857.

- [30] Liu C, Cui YM, Li XZ, Yao MJ. Microeco: an R package for data mining in microbial community ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 2020, 97(2): fiaa255.
- [31] Segata N, Izard J, Waldron L, Gevers D, Miropolsky L, Garrett WS, Huttenhower C. Metagenomic biomarker discovery and explanation. *Genome Biology*, 2011, 12(6): R60.
- [32] Deng Y, Jiang YH, Yang YF, He ZL, Luo F, Zhou JZ. Molecular ecological network analyses. BMC Bioinformatics, 2012, 13: 113.
- [33] Hu LN, Li Q, Yan JH, Liu C, Zhong JX. Vegetation

restoration facilitates belowground microbial network complexity and recalcitrant soil organic carbon storage in southwest China karst region. *Science of the Total Environment*, 2022, 820: 153137.

- [34] Wei XM, Hu YJ, Razavi BS, Zhou J, Shen JL, Nannipieri P, Wu JS, Ge TD. Rare taxa of alkaline phosphomonoesterase-harboring microorganisms mediate soil phosphorus mineralization. *Soil Biology* and Biochemistry, 2019, 131: 62–70.
- [35] Ding S, Zhou DP, Wei HW, Wu SH, Xie B. Alleviating soil degradation caused by watermelon continuous cropping obstacle: application of urban waste compost. *Chemosphere*, 2021, 262: 128387.
- [36] Qi GF, Ma GQ, Chen S, Lin CC, Zhao XY. Microbial network and soil properties are changed in bacterial wilt-susceptible soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, 85(13): e00162–e00119.
- [37] Wang F, Liang Y, Jiang Y, Yang Y, Xue K, Xiong J, Zhou J, Sun B. Planting increases the abundance and structure complexity of soil core functional genes relevant to carbon and nitrogen cycling. *Scientific Reports*, 2015, 5: 14345.
- [38] 鲜文东,张潇橦,李文均. 绿弯菌的研究现状及展望. 微生物学报,2020,60(9):1801-1820.
 Xian WD, Zhang XT, Li WJ. Research status and prospect on bacterial phylum *Chloroflexi*. Acta Microbiologica Sinica, 2020, 60(9): 1801-1820. (in Chinese)
- [39] Yu H, Wang FH, Shao MM, Huang L, Xie YY, Xu YX, Kong LR. Effects of rotations with legume on soil functional microbial communities involved in phosphorus transformation. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 661100.

(本文责编 李磊)



曾维爱,农学博士,高级农艺师,湖南省烟草公司中评委农业系列专家,中国烟 草中南农业试验站学术委员会委员,国家烟草专卖局绿色防控技术首席专家工作 团队成员。现工作于长沙市烟草专卖局(公司),主要从事烟草科研与技术推广 工作。烟草工作期间,本人构建了"两蜂两虫"天敌昆虫立体防控烟草害虫技术 体系;建立了长沙烟草烟叶质量安全管控技术体系;承担国家烟草局、湖南省 科技厅、湖南省烟草局科技项目 30 余项;获得省部级科技进步奖 6 项,地厅级 科技进步奖 20 项、知识产权奖 8 项;授权国家发明专利 15 件,实用新型专利 12 件;发布烟草行业标准 1 项、湖南省地方标准 5 项;主编、副主编书籍各 1 部、参编 3 部;发表学术论文 80 余篇(其中 SCI、EI 收录 15 篇)。