

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2020.04.009

刘文静, 张建伟, 邱崇文, 等. 水旱轮作对土壤微生物群落构建过程的影响机制. 土壤, 2020, 52(4): 710–717.

水旱轮作对土壤微生物群落构建过程的影响机制^①

刘文静^{1,2}, 张建伟¹, 邱崇文³, 包远远^{1,2}, 冯有智^{1*}, 林先贵¹

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008; 2 中国科学院大学, 北京 100049; 3 广东海纳农业研究院, 广东惠州 510000)

摘要: 为探究稻田生态系统微生物学机制, 采集水旱轮作稻田土壤, 并以相同土壤母质下长期淹水的藕田土壤以及旱作的果树土壤为对照, 研究了稻田生态系统细菌群落结构以及基于零模型的群落构建机制。结果表明: 旱作和水旱轮作两个生态系统, 由于频繁耕作以及施肥管理等农业措施形成特定的生态位格局, 确定性过程主导群落构建。旱作生态系统下确定性过程占 78.6%, 随机性过程占 10.7%; 相对于旱作, 由于水旱轮作的淹水条件, 土壤肥力积累, 水体连通性较好等特性导致内部环境变化缓和, 其随机性过程(39.3%)影响增加, 确定性过程(50.0%)下降; 同理, 长期淹水的水生生态系统中随机性群落构建(50.0%)成为主导过程。群落构建影响细菌群落结构和功能, 因此随机性生态过程的增强进一步增加了细菌多样性以及物种生态网络的交互度和稳定性, 增强了微生物抵抗外部环境扰动的能力, 该过程有助于维持农田生态系统功能的稳定性和可持续性。

关键词: 水稻土; 微生物生态; 群落构建过程; 生态系统可持续性

中图分类号: S154.1; S154.3 **文献标志码:** A

Study on Community Assembly Processes Under Paddy-upland Rotation

LIU Wenjing^{1,2}, ZHANG Jianwei¹, QIU Chongwen³, BAO Yuanyuan^{1,2}, FENG Youzhi^{1*}, LIN Xiangu¹

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3 Guangdong Haina Institute of Agriculture, Huizhou, Guangdong 510000, China)

Abstract: To understand paddy-upland rotation ecosystem microbial mechanisms, the community composition and assembly processes in a paddy-upland rotation ecosystem were investigated. In addition, the samples collected from long-term flooded lotus field ecosystem and fruit-planted upland ecosystem with the same parent material were also evaluated as the control. Results showed that due to the particular niche pattern driven by frequent farming activities and fertilization management, deterministic processes dominated microbial community assembly in both upland and paddy-upland ecosystems. In upland, the deterministic processes were up to 78.6%, while stochastic processes were 10.7%. With the intermittent flooding, paddy-upland ecosystem undergoes a relatively high soil fertility accumulation and favorable hydrologic connectivity, which formed a gradual-changed inner condition. Compared to upland ecosystem, the stochastic processes (39.3%) increased in paddy-upland ecosystem. In the same way, the stochastic processes (50.0%) dominated community assembly in long-term flooded ecosystem. In total, microbial assembly processes exert great influences on community composition and functions, the increased stochastic processes favor the microbial diversity and the interactions among microbes, enhance community resistance towards disturbance, which in turn benefit the stability and sustainability of agroecosystem functions.

Key words: Paddy soil; Microbial ecology; Community assembly processes; Ecosystem sustainability

土壤微生物在不同土壤类型、不同土壤发生发育时期呈现特征性的群落结构差异, 从而适应生存环境变化并发挥不同的生态功能^[1]。当前研究工作已逐步

从探究不同生境下的微生物群落分布格局深入到其内在群落构建机制。群落构建过程决定微生物群落组成和多样性, 进一步影响其生态功能。明确群落生态

①基金项目: 国家自然科学基金面上项目(41771294; 41671267)资助。

* 通讯作者(yzfeng@issas.ac.cn)

作者简介: 刘文静(1994—), 女, 山东青岛人, 博士研究生, 主要从事土壤微生物群落构建机制研究。E-mail: wjliu@issas.ac.cn

构建过程和微生物群落结构以及功能之间的关系是近年来微生物生态学和群落生态学的研究热点^[2]。Vellend^[3]在微生物群落构建机制理论研究领域做出了先驱性的贡献,其理论进一步被 Stegen 等^[4]发展为群落构建的 4 个生态过程:同质性选择和异质性选择过程(确定性过程)以及扩散限制和同质性扩散过程(随机性过程)。传统的生态位理论认为确定性因素,例如物种特性、种间关系(如竞争、共存和寄生)以及环境因素(如 pH、温度和水分等)控制群落结构的形成。确定性过程在某种特定环境条件下可以直接决定此生物群落结构。相反,随机性(中性)理论认为所有的物种都是等生态位的,群落结构由出生、死亡、扩散以及定殖等随机过程控制,环境过滤作用与群落构建生态过程无直接关联。目前普遍认为随机性和确定性过程共同控制微生物群落构建,都起到不可或缺的作用。此生态过程理论被广泛用于探究时空尺度下的微生物群落演替机制的相关研究^[5-9]。

生态过程理论现已初步应用到评价农田生态系统可持续性的研究中。可持续性表征生态系统在较长时期内维持某种功能稳定的能力^[10-11]。对于农田生态系统,土壤肥力是评价农业可持续性的重要指标之一,高肥力土壤通常能够维持稳定的粮食产量以及较少的肥料施用量^[12-14]。相对于旱作生态系统,水旱轮作的稻田生态系统因其较高的粮食生产能力以及土壤涵养能力被认为是典型的可持续农田生态系统^[15-16]。除气候、土壤母质、水文灌溉条件等非生物因素外,土壤生物尤其微生物是维系农业土壤可持续性的关键因素。微生物对土壤结构改善、有机物质降解和养分循环等发挥至关重要的作用^[17-18]。经典微生物生态功能理论认为,数量越多的微生物将提供更多功能特性,丰富的生态功能有助于可持续生态系统的形成与稳定^[19-20]。稻田生态系统被认为是一类可持续农田生态系统,其微生物多样性被广泛研究,但群落构建机制鲜有报道。本研究旨在通过探究同一土壤母质的旱作生态系统、稻田水旱轮作生态系统以及长期淹水植藕的水生生态系统微生物群落构建过程的差异,以明确稻田可持续性生态系统的微生物学机制。

在极端且剧烈变化的生境中,某个特定环境因子将成为影响微生物群落演替的限制性因素,在此条件下,确定性过程主导微生物群落构建过程;随机性过程则在相对温和且扰动较小的环境中发挥主导作用,微生物群落变化更多来自于群落内部的基因漂变等随机因素^[4,6]。农业土壤由于受到不断的扰动(例如翻

耕、施肥等),只有特定的微生物能够耐受^[21],所以相对于水生生态系统,旱地和稻田的微生物群落构建以确定性为主,这是本研究的第一个科学假设。稻田以及水生生态系统微生物由于淹水环境的保护受外部扰动以及环境气候变化的扰动较小,加之水的流动性会促进微生物随机性扩散,所以本研究第二个科学假设是相对于旱作生态系统,水旱轮作稻田微生物群落构建过程中随机性过程的影响将会增大,而由于长期淹水状态,水生生态系统中随机性过程可能占主导性作用。通过比较水旱生态系统的群落构建差异将有助于明确可持续性农田生态系统的形成和维系机制,以便更好地利用和调控微生物以应对未来环境干扰并服务于农业生产。

1 材料与方法

1.1 样品采集

试验样品于 2018 年 8 月在广东省惠州市惠城区水口街道下源村采集。其中,水生生态系统用于莲藕种植(长期淹水);水旱轮作生态系统开展双季稻种植,冬闲时为旱地(长期水旱轮作);旱作生态系统用于果树种植(长期旱作)。每个生态系统采集 8 个样品,共计 24 个样品用于研究。样品带回实验室后,于阴凉通风处风干以除去过多的水分。当样品表面未见明显水分后,用冻存管取样分装并保存于 -20°C 冰箱中用于提取土壤细菌基因组 DNA,剩余样品完全风干并过筛用于测定土壤理化性质。

1.2 土壤理化性质测定

土壤有机碳(TOC)采用重铬酸钾氧化法测定;土壤全氮(TN)采用凯氏定氮法测定;土壤全磷(TP)和全钾(TK)采用氢氟酸-次氯酸消煮,分别由钼蓝比色法和火焰光度计法测定;土壤有效氮(AN)采用 2 mol/L KCl 提取,流动分析仪测定;土壤有效磷(AP)采用 0.5 mol/L NaHCO_3 提取,钼蓝比色法测定;土壤有效钾(AK)采用 $10\% \text{ HNO}_3 + 1\% \text{ HF}$ 消煮,电感耦合等离子体发射光谱法测定^[22];土壤 pH 采用土水质量比 $1:2.5$ 浸提 pH 计(Thermo, USA)测定^[23]。

1.3 土壤 DNA 提取

土壤样品 DNA 依照土壤基因组 DNA 提取试剂盒(MP Biochemicals, Solon, OH, USA)使用步骤提取。提取的基因组 DNA 溶解于 $50\ \mu\text{l}$ TE(tris-EDTA)缓冲液中,并用 1% 琼脂糖凝胶检测是否降解。之后,采用核酸定量仪 NanoDrop ND-1000(Thermo Scientific, Wilmington, DE, USA)对 DNA 进行定量检测。

1.4 16S rRNA 基因 PCR 扩增及高通量测序

本研究使用引物 519F(3'-CAGCMGCCGCGGT AATWC-5')和 907R(3'-CCGTCAATTCMTTTRAGTT T-5')对细菌 16S rRNA 基因 V4 ~ V5 可变区进行扩增。正向引物 3'端加入 5 bp 已知碱基序列的分类标签(Barcode)以区分不同样品。50 μ l PCR 体系包括: 1.25 μ mol/L 的 dNTP, 2 μ l(15 μ mol/L)正向和反向引物, 2 μ mol/L TaqDNA 聚合酶(TaKaRa, Japan)和 1 μ l (50 ng)的 DNA 模板。所有样品扩增 3 份后混合检测以消除 PCR 过程中的偏好性和随机性误差, 阴性对照以无菌水代替 DNA 模板。PCR 扩增条件如下: 94 $^{\circ}$ C 5 min, 30 个循环(94 $^{\circ}$ C 30 s, 55 $^{\circ}$ C 30 s, 72 $^{\circ}$ C 45 s), 最后 72 $^{\circ}$ C 延长 10 min。所有 PCR 产物均通过 1% 琼脂糖凝胶进行条带特异性检测。使用 QIAquick PCR Purification Kit(Qiagen)纯化试剂盒纯化 PCR 扩增产物, 并用 NanoDrop ND-2000(Thermo Scientific, USA)测定产物浓度。将不同样品的 PCR 产物按照等摩尔原则进行混合, 使用 IlluminaMiSeq 测序平台进行高通量测序。

16S rRNA 测序基因序列使用 Quantitative Insights Into Microbial Ecology(QIIME)平台进行分析。质量低于 20、长度小于 200 bp 的序列被去除, 并根据 Barcode 序列与样品进行匹配。使用 cutadapt 和 trimmomatic 分别去除扩增引物和接头序列, 使用 Usearch 算法按照 97% 的相似性对序列进行聚类并进行嵌合体去除, 将样品划分为不同的 OTU, 其中每个 OTU 中丰度最高的序列被选作代表序列。物种注释选择 SILVA 119 database(<http://www.arb-silva.de/download/archive/qiime/>)数据库。使用 FastTree 建立系统发育树用以计算系统发育水平多样性。

测序共得到 601 514 条高质量 16S rRNA 基因序列, 样品序列在 8 742 ~ 46 254 条。为了进行样品间多样性比较, 将所有样品的序列统一抽平到 8 742 条计算多样性和物种组成。

1.5 生态过程计算

由于系统发育保守性, 本研究通过平均最近物种距离 (between-community mean nearest taxon distance, β MNTD) 和最近物种指数 (between-community nearest taxon index, β NTI) 计算样品间的系统发育组成变化(系统发育多样性)。 β NTI 表示 β MNTD 的观测值和基于零模型(系统发育树结构不变, 物种位置随机置换)计算的随机值之间的差异。该分析使用 R 软件“picante”工具包的“comdistnt”

功能来完成。 β NTI 在 $-2 \sim 2$ 表示随机构建过程, 而 < -2 或 > 2 表示确定性选择过程。

此外, 本研究利用表征 Bray-Curtis 距离观测值和基于零模型的随机值之间差异的 Bray-Curtis-based Raup-Crick(RC_{bray}) 来计算基于扩散影响的微生物群落构建过程^[4,24]。试验观测到的 Bray-Curtis 值和零模型的偏差被标准化为 $-1 \sim 1$ 。 RC_{bray} 值 < -0.95 或 > 0.95 表示观测值与零模型预期存在显著差异。

确定性构建过程由同质性选择(β NTI < -2)和异质性选择(β NTI > 2)组成。随机性过程包括扩散限制 ($|\beta$ NTI| < 2 , $RC_{bray} > 0.95$) 和同质性扩散 ($|\beta$ NTI| < 2 , $RC_{bray} < -0.95$)。如果 $|\beta$ NTI| < 2 , $|RC_{bray}| < 0.95$, 则群落构建过程由未知因素控制。

1.6 数据分析

基于物种水平的 Observed OTUs 以及基于系统发育水平的 phylogenetic diversity (PD 多样性指数)^[25] 用于表征群落 alpha 多样性。基于 Bray-Curtis 距离 (OTUs 水平) 和 β MNTD 距离(系统发育水平)的非度量多维尺度分析(NMDS)用以展示群落结构差异。置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)用以检验群落结构差异的显著性。以上分析使用 R 软件“vegan”包。方差分析(ANOVA)用以多样性指数的组间差异分析, 使用 SPSS16.0 计算。冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 用以进行群落结构与环境因子的相关性分析, 揭示驱动群落结构变化的主要环境因子。本文所有统计分析, 显著和极显著水平分别为 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 。使用 MENA 在线平台(<http://ieg4.rccc.ou.edu/mena>)进行共发生网络分析。

2 结果

2.1 细菌群落结构

如图 1 所示, 水生、旱作和水旱轮作生态系统样品的细菌群落结构均呈现显著分异, 且水旱轮作系统样品细菌群落处于水生和旱作生态系统样品之间。PERMANOVA 分析结果表明, 3 种样地两两之间细菌群落结构差异均极显著(表 1)。

2.2 细菌群落物种组成

根据 OTU 物种注释的结果, 本研究在门水平上挑选出相对丰度最高的优势细菌用于展示不用样点间的细菌物种组成差异。如图 2 所示, 在门分类水平上, 3 种生态系统中占比最高的物种分别为: 变形菌门(Proteobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteria)、绿弯菌门(Chloroflexi)、厚壁菌门(Firmicutes)、拟杆菌门

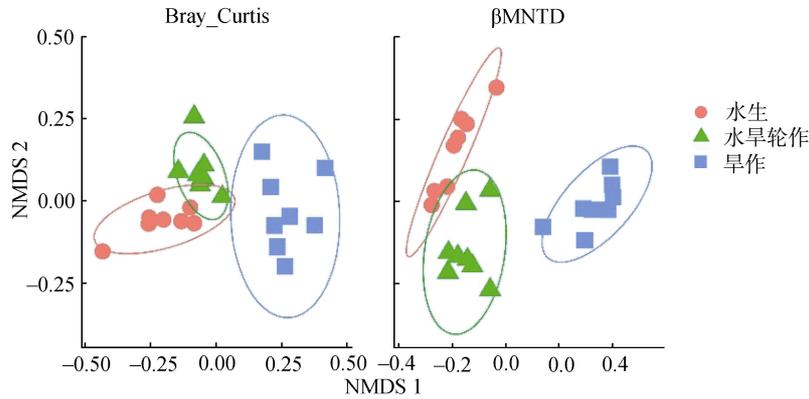


图 1 基于 Bray-Curtis 和 β MNTD 距离的 NMS 分析

Fig. 1 Nonmetric multidimensional scaling (NMS) analysis based on Bray-Curtis and β MNTD distances

表 1 不同生态系统细菌群落结构差异

Table 1 Dissimilarity tests of bacterial communities among different ecosystems using permutational multivariate analysis

PERMANOVA 检验	Bray-Curtis		β MNTD	
	R^2	P	R^2	P
水生 vs 旱作	0.42	0.002	0.794	0.001
旱作 vs 水旱轮作	0.366	0.001	0.624	0.001
水生 vs 水旱轮作	0.285	0.002	0.513	0.001

(Bacteroidetes)、放线菌门(Actinobacteria)、硝化螺旋菌门(Nitrospirae)。其中，变形菌门相对丰度在水生生态系统中所占比例最大(39.75%)，水旱轮作(29.5%)、旱作生态系统中较低(27.13%)。同样，拟杆菌门的相对丰度呈现相同的规律，在水生、水旱轮作、旱作生态系统中的占比分别为 6.35%，5.35%和 4.65%。而酸杆菌门相对丰度呈现相反的规律，在水生(15.05%)、水旱轮作(29.5%)、旱作(35.6%)生态系统呈增加趋势。

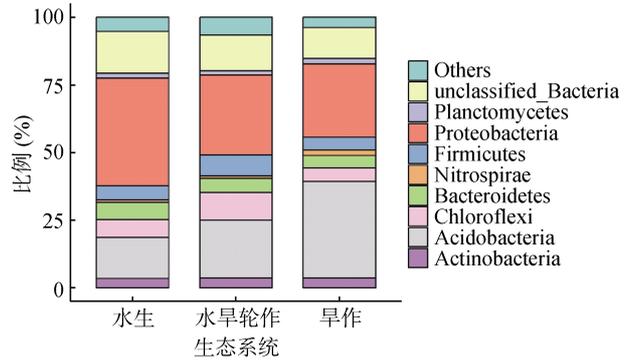
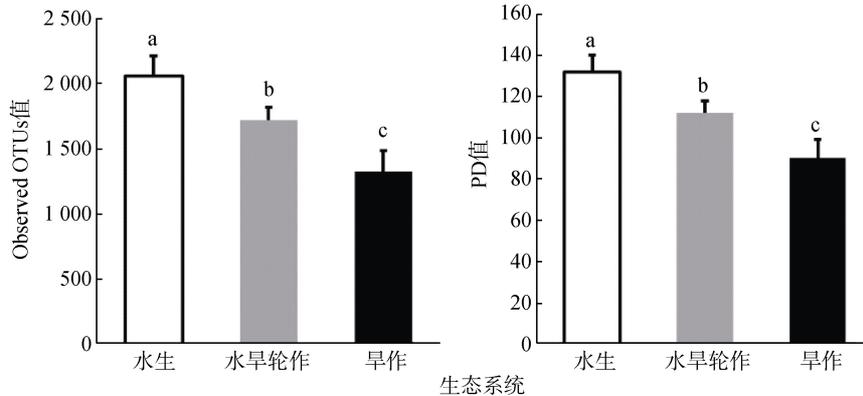


图 2 不同生态系统下土壤细菌门水平的物种组成

Fig. 2 Relative abundances of bacterial community composition at phylum level under different ecosystems

2.3 细菌 alpha 多样性指数

本文分别计算了不同生态系统的 Observed OTUs 值和 PD 值，分别用来表征物种水平和系统发育水平的 alpha 多样性。结果表明，两种水平下细菌 alpha 多样性均呈现水生>水旱轮作>旱作生态系统的趋势($P<0.05$)(图 3)。



(柱图上方不同小写字母表示不同生态系统间差异显著($P<0.05$))

图 3 不同生态系统细菌群落 alpha 多样性指数

Fig. 3 Alpha diversity indexes under different ecosystems

2.4 土壤化学性质对细菌群落结构的影响

本文将表征细菌群落结构的各指标分别与土壤化学性质进行相关性分析,以探究土壤化学性质对细菌群落结构的影响。土壤化学性质包括 TOC、TN、TP、TK、AN、AP、AK 和 pH,其中 Observed OTUs 和 PD 值分别与理化因子进行 Pearson 相关性分析,

Bray-Curtis 和 β MNTD 距离矩阵分别与各理化因子进行 Mantel 相关性分析。结果显示, Observed OTUs 和 PD 值均与 AN 极显著相关($P<0.01$)。同样, Bray-Curtis 和 β MNTD 距离矩阵与土壤肥力(TOC、TN、TP 和 AN)以及 pH 呈显著正相关($P<0.05$),其中与 AN 的相关性最强(表 2)。

表 2 表征细菌群落结构的各指标与土壤化学属性间的相关性分析
Table 2 Correlations between bacterial community structure indices and soil chemical properties

	TOC	TN	TP	TK	AN	AP	AK	pH
Observed OTUs	0.238	0.393	-0.08	-0.05	0.695**	-0.113	-0.254	0.188
PD	0.239	0.413*	-0.068	-0.041	0.699**	-0.124	-0.254	0.184
Bray_distance	0.249**	0.306**	0.293**	0.109	0.426**	0.08	0.051	0.404**
β MNTD	0.131*	0.264**	0.216**	-0.03	0.451**	-0.009	-0.04	0.345**

土壤化学性质与水生、水旱轮作、旱作生态系统细菌群落的 RDA 结果如图 4 所示。不同生态系统的细菌群落各自聚集在一起。主坐标 1(RDA1)解释了总变异的 56.21%,主坐标 2(RDA2)解释了总变异的 28.5%,二者总共解释了总变异的 84.71%。不同生态系统间细菌群落结构变异与土壤肥力(TOC、AN、TN 和 AK)的相关性最强: TOC、AN、TN 与水生和水旱轮作生态系统细菌群落呈现较好的正相关关系, AK 与旱作生态系统群落结构呈现较好的正相关关系。与 Mantel 相关性结果一致, AN 对群落结构变异影响最大。土壤化学性质指标在水生和水旱轮作生态系统下均高于旱作生态系统(表 3)。

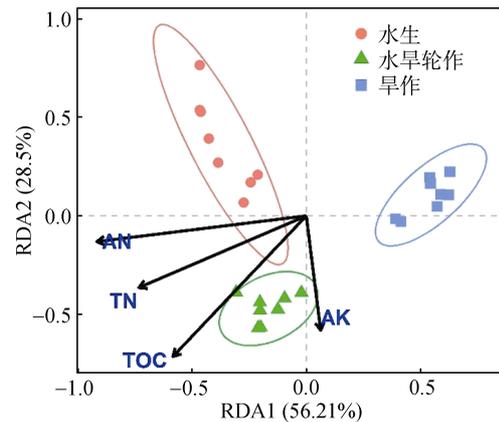


图 4 不同生态系统细菌群落与土壤化学性质的 RDA 排序图

Fig. 4 Redundancy analysis (RDA) of bacterial community and soil chemical properties

表 3 不同生态系统土壤化学性质差异
Table 3 Variations of soil chemical properties among different ecosystems

化学因子	水生	水旱轮作	旱作
TOC (g/kg)	9.29 ± 2.22 b	16.85 ± 0.599 a	6.88 ± 0.632 c
TN (mg/kg)	960.62 ± 217.81 b	1167.84 ± 52.83 a	759.59 ± 68.31 c
AN (mg/kg)	128.75 ± 18.85 a	129.05 ± 10.47 a	92.61 ± 6.44 b
AK (mg/kg)	119.95 ± 37.03 b	196.66 ± 14.13 a	160.27 ± 48.80 b

注:表中同行不同小写字母表示不同生态系统间差异显著($P<0.05$)。

2.5 分子生态网络分析

本文分析了水生、水旱轮作、旱作生态系统下共发生网络的各拓扑结构参数,包括节点数(OTU 数)(total nodes)、连接数(total links)、平均路径长度(the average path)、平均聚类系数(average clustering coefficient)、传递系数(transitivity)、连接度(connectedness)以及模块化指数(modularity),各参数具体数值见表 4。其中,模块化指数均大于 0.4,表

明群落具有模块结构;节点数在水生生态系统中最高,水旱轮作生态系统中次之,旱作生态系统中最低;连接度指数与节点数呈现相同的趋势;而传递系数在旱作生态系统中最高,说明旱作生态系统中网络稳定性最低。这些结果说明,细菌在淹水条件的水生和水旱轮作生态系统中的种间交互性要高于旱作生态系统,这可能是由于厌氧环境下电子受体的多样化导致了细菌彼此间交互性增强和稳定性提高。

表 4 不同生态系统细菌群落共生网络拓扑参数
Table 4 Topological parameters of bacterial network of each ecosystem

拓扑参数	水生	水旱轮作	旱作
节点数	1 333	955	794
连接数	3 611	1 635	1 672
平均路径长度	8.855	9.213	8.286
平均聚类系数	0.134	0.143	0.117
传递系数	0.141	0.135	0.203
连接度指数	0.755	0.608	0.416
模块化指数	0.91	0.878	0.897

2.6 驱动群落结构变化的群落构建过程

为了探寻驱动不同生态系统下细菌群落结构差异的原因，本研究耦合 β NTI 和 RC_{bray} 数据分析群落构建的生态过程，结果如图 5 所示，驱动水生生态系统微生物群落构建的生态过程主要由扩散限制过程

(32.1%)控制，同质性选择和同质性扩散过程各占 17.9%；水旱轮作下，同质性选择过程占 50%，同质性扩散过程占 25%，扩散限制过程占 14.3%；旱作生态系统的群落构建主要由同质性选择过程(78.6%)驱动，扩散限制过程占 10.7%。此外本研究中 3 个生态系统均未发现异质性选择过程。从水生到旱作生态系统，同质性选择过程明显增加(从 17.9% 增加到 78.6%)，扩散性限制过程则降低(从 32.1% 降低到 10.7%)。进一步分析群落构建的确定性过程(同质性选择 + 异质性选择)、随机性过程(同质性扩散 + 扩散限制)、同质性过程(同质性选择 + 同质性扩散)和异质性过程(异质性选择 + 扩散限制)(表 5)，结果显示旱作和水旱轮作生态系统由确定性过程主导，而水生生态系统由随机性过程主导；确定性过程(从 17.9% 到 78.6%)和同质性过程(从 35.7% 到 78.6%)由水生至旱作生态系统增加，随机性过程(从 50% 到 10.7%)和异质性过程(从 32.1% 到 10.7%)则降低。

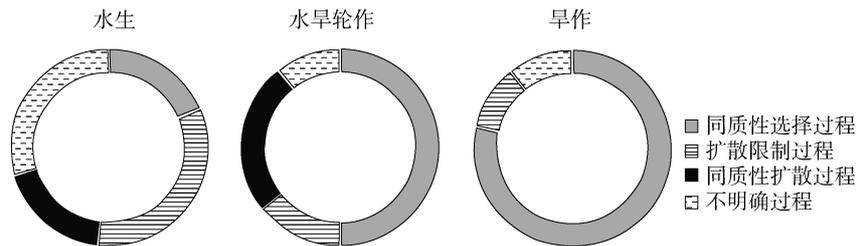


图 5 不同生态系统下微生物群落构建生态过程
Fig. 5 Relative contributions of ecological processes under different ecosystems

表 5 不同生态系统下微生物群落构建的确定性、随机性、同质性以及异质性过程
Table 5 Deterministic, stochastic, homogenizing and differentiating processes influencing community assembly under different ecosystems

生态系统	确定性过程	随机性过程	同质性过程	异质性过程
水生	0.179	0.5	0.357	0.321
水旱轮作	0.500	0.393	0.750	0.143
旱作	0.786	0.107	0.786	0.107

3 讨论

与本研究的第一个科学假设一致，确定性过程主导旱作与水旱轮作稻田生态系统下的微生物群落构建。其中旱作生态系统的确定性过程比例(78.6%)最高，而稻田生态系统中的确定性过程比例(50.0%)降低，而随机性过程比例(39.3%)升高；在长期淹水的水生生态系统下随机性比例持续升高，并占据主导(50.0%)。在旱作及水旱轮作生态系统下，频繁的农

业耕作活动，例如翻耕、施肥等管理措施，使得土壤物理和化学因素变化显著，剧烈的外部环境干扰形成一定的生态位格局，环境过滤作用选择某些微生物生存下来，因此群落构建由确定性过程主导，而该确定性过程因为灌溉而降低。水稻土由于近半年的灌溉，淹水厌氧环境限制了有机质分解消耗，使土壤肥力得以积累^[26]，增加的可利用微生物能量以及养分将大量微生物从限制性的生存压力下释放出来，因此随机性过程增加^[8,21]。有研究表明，随机性过程在环境压力较小的生境下起主导作用，较低的有机物质分解率、水体连通性等特性导致其内部物质周转缓和，进而缓解了微生物对外部环境扰动的影响^[4]。该推论在长期淹水的水生生态系统也得到了印证：其微生物群落构建由随机性过程主导(表 5)。因此，本研究的第二个科学问题也得到了证实。具体到 4 个生态过程，水生和水旱轮作生态系统由于淹水耕作而形成独特的氧化还原电位梯度，使得微生物只能局限在特定的生态位中定殖，而旱作生态系统不存在该氧化还原

电位梯度,所以扩散性限制在旱作生态系统中比例最小,水旱轮作生态系统次之,水生生态系统中最高。旱作生态系统中,频繁的翻耕活动以及特定施肥方式导致了特定微生物才能在此环境过滤作用下存活,因此具有最高的同质性选择作用,而受外界环境扰动相对较小的水生生态系统中,则同质性选择比例最低(图 5)。同理,异质性过程由旱作到水生生态系统呈现了增加趋势(表 5)。水生、水旱轮作生态系统中较高的异质性过程有助于微生物群落形成更多生态功能。

无论在水生、水旱轮作生态系统还是在旱作生态系统,随机性过程和确定性过程都共同驱动群落结构的形成(图 5 和表 5)。确定性过程可以强化特定生境下的微生物功能,而随机性过程能够产生更多样的生态功能以维持生态系统功能的稳定性和持续性^[2]。同时,随机性微生物群落构建过程可以对于剧烈环境变化所带来扰动起到一定的缓冲作用。因此,随机性过程对于可持续生态系统功能有正向反馈机制^[27-30]。水生及水旱轮作生态系统中增加的随机性过程可提供更丰富的物种多样性以及生态系统功能。这一结论同样从微生物群落多样性的结果得以证实:无论在物种水平还是系统发育水平,细菌群落 alpha 多样性均呈现由旱作到水生生态系统显著增加(图 3)。可见,有水分参与形成的生态系统利于形成物种更加丰富的微生物群落结构。同理,从网络分析的拓扑参数中也能明显发现,水生和水旱轮作生态系统下的平均路径长度、平均聚类系数以及连接度指数参数均显著高于旱作生态系统(表 4)。该结果说明在厌氧环境由于氧化还原电位的梯度,产生了更多的生态位^[31],可以容纳多种微生物共存^[32]。同时,水生和水旱轮作生态系统中较低的传递系数表明了更稳定的群落物种间交互关系^[33]。微生物间较高和较稳定的交互性有利于可持续的生态系统构建。

土壤微生物是土壤养分的储存库以及植物生长可利用养分的重要驱动者。土壤微生物群落是反映土壤健康与土壤生产力的一个重要指标,并快速响应于土壤理化性质的演变^[34-35]。在较高的随机性过程影响下,微生物多样性高、群落互作网络紧密、生态功能丰富等均有利于养分物质的循环和积累,因此水生和水旱轮作生态系统下的土壤肥力状况显著优于旱作生态系统(表 3)。因此,与前人研究结论相吻合^[36],土壤肥力(TOC、TN、TP、AN)与群落结构呈现较强的相关性(表 2 和图 4)。但是本研究从群落构建的层面更好地揭示了微生物群落和土壤肥力的耦合性。同

时,也应该看到,可能正是这些群落构建机制,稻田生态系统成为了可持续性生态系统,而水生生态系统更是对全球物种贮存、气候调节、保护生态环境具有不可替代的重要作用^[37]。下一步工作,应探究驱动群落构建过程的环境因子,明确可持续农田生态系统微生物群落结构、功能和构建机制之间的相互关系,为可持续农田生态系统的构建提供理论支撑。

4 结论

本研究利用生态零模型计算 3 种生态系统下的土壤微生物群落构建机制,发现水旱轮作形成的缓和内部环境及土壤肥力积累,使稻田相比于旱作生态系统,随机性过程增加,确定性过程下降。随机性过程维持微生物物种多样性以及物种生态网络的交互度和稳定性,增强了微生物抵抗外部环境扰动能力,该过程有助于维持稻田生态系统功能的稳定性和可持续性。

参考文献:

- [1] MacIntosh K A, Doody D G, Withers P J A, et al. Transforming soil phosphorus fertility management strategies to support the delivery of multiple ecosystem services from agricultural systems[J]. *Science of The Total Environment*, 2019, 649: 90-98.
- [2] Knelman J E, Nemergut D R. Changes in community assembly may shift the relationship between biodiversity and ecosystem function[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 424.
- [3] Vellend M. Conceptual synthesis in community ecology[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 2010, 85(2): 183-206.
- [4] Stegen J C, Lin X J, Konopka A E, et al. Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(9): 1653-1664.
- [5] Graham E B, Crump A R, Resch C T, et al. Deterministic influences exceed dispersal effects on hydrologically-connected microbiomes[J]. *bioRxiv*, 2017, 19(4): 1552-1567.
- [6] Tripathi B M, Stegen J C, Kim M, et al. Soil pH mediates the balance between stochastic and deterministic assembly of bacteria[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(4): 1072-1083.
- [7] Dini-Andreote F, Stegen J C, van Elsas J D, et al. Disentangling mechanisms that mediate the balance between stochastic and deterministic processes in microbial succession[J]. *PNAS*, 2015, 112(11): E1326-E1332.
- [8] Feng Y Z, Chen R R, Stegen J C, et al. Two key features influencing community assembly processes at regional scale: Initial state and degree of change in environmental conditions[J]. *Molecular Ecology*, 2018, 27(24): 5238-5251.

- [9] Yan Q Y, Stegen J C, Yu Y H, et al. Nearly a decade-long repeatable seasonal diversity patterns of bacterioplankton communities in the eutrophic Lake Donghu (Wuhan, China)[J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26(14): 3839–3850.
- [10] Tilman D, Balzer C, Hill J, et al. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(50): 20260–20264.
- [11] Hicks C C, Levine A, Agrawal A, et al. SOCIAL SCIENCE AND SUSTAINABILITY. Engage key social concepts for sustainability[J]. *Science*, 2016, 352(6281): 38–40.
- [12] 王锐, 林先贵, 陈瑞蕊, 等. 长期不同施肥对潮土芽孢杆菌数量的影响及其优势度的季节变化[J]. *土壤学报*, 2013, 50(4): 778–785.
- [13] 王萍萍, 段英华, 徐明岗, 等. 不同肥力潮土硝化潜势及其影响因素[J]. *土壤学报*, 2019, 56(1): 124–134.
- [14] Wall D H, Nielsen U N, Six J. Soil biodiversity and human health[J]. *Nature*, 2015, 528(7580): 69–76.
- [15] Zhang G L, Gong Z T. Pedogenic evolution of paddy soils in different soil landscapes[J]. *Geoderma*, 2003, 115(1): 15–29.
- [16] Zhu Y G, Su J Q, Cao Z H, et al. A buried Neolithic paddy soil reveals loss of microbial functional diversity after modern rice cultivation[J]. *Science Bulletin*, 2016, 61(13): 1052–1060.
- [17] 周赛, 梁玉婷, 孙波. 红壤微生物群落结构及其演变影响因素的研究进展[J]. *土壤*, 2015, 47(2): 272–277.
- [18] 张瑞福, 崔中利, 李顺鹏. 土壤微生物群落结构研究方法进展[J]. *土壤*, 2004, 36(5): 476–480, 515.
- [19] Cardinale B J, Srivastava D S, Duffy J E, et al. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems[J]. *Nature*, 2006, 443(7114): 989–992.
- [20] Pennekamp F, Pontarp M, Tabi A, et al. Biodiversity increases and decreases ecosystem stability[J]. *Nature*, 2018, 563(7729): 109–112.
- [21] Feng Y Z, Guo Z Y, Zhong L H, et al. Balanced fertilization decreases environmental filtering on soil bacterial community assemblage in North China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2376.
- [22] 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1999, 308–316.
- [23] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1981, 62–142.
- [24] 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): 2069–2079.
- [25] Faith D P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity[J]. *Biological Conservation*, 1992, 61(1): 1–10.
- [26] Chen L M, Zhang G L, Effland W R. Soil characteristic response times and pedogenic thresholds during the 1000-year evolution of a paddy soil chronosequence[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2011, 75(5): 1807–1820.
- [27] Graham E, Stegen J. Dispersal-based microbial community assembly decreases biogeochemical function[J]. *Processes*, 2017, 5(4): 65.
- [28] Chase J M. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments[J]. *Science*, 2010, 328(5984): 1388–1391.
- [29] Soliveres S, van der Plas F, Manning P, et al. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality[J]. *Nature*, 2016, 536(7617): 456–459.
- [30] Deng Y, He Z L, Xiong J B, et al. Elevated carbon dioxide accelerates the spatial turnover of soil microbial communities[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 957–964.
- [31] Liesack W, Schnell S, Revsbech N P. Microbiology of flooded rice paddies[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2000, 24(5): 625–645.
- [32] Dini-Andreote F, de Cássia Pereira e Silva M, Triadó-Margarit X, et al. Dynamics of bacterial community succession in a salt marsh chronosequence: evidences for temporal niche partitioning[J]. *The ISME Journal*, 2014, 8(10): 1989–2001.
- [33] Deng Y, Jiang Y H, Yang Y F, et al. Molecular ecological network analyses[J]. *BMC Bioinformatics*, 2012, 13(1): 1–20.
- [34] Tian W, Wang L, Li Y, et al. Responses of microbial activity, abundance, and community in wheat soil after three years of heavy fertilization with manure-based compost and inorganic nitrogen[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2015, 213: 219–227.
- [35] Hartmann M, Frey B, Mayer J, et al. Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming[J]. *The ISME Journal*, 2015, 9(5): 1177–1194.
- [36] Zhang X, Davidson E A, Mauzerall D L, et al. Managing nitrogen for sustainable development[J]. *Nature*, 2015, 528(7580): 51–59.
- [37] Teixeira H, Lillebo A I, Culhane F, et al. Linking biodiversity to ecosystem services supply: Patterns across aquatic ecosystems[J]. *Science of The Total Environment*, 2019, 657: 517–534.