



昆嵛山常见林型土壤细菌的群落结构及多样性分析*

朱萍¹, 刘文燕¹, 刘展航¹, 蒋博涵¹,
许嘉庆¹, 曲彦霖¹, 孙中元², 柏新富¹, 侯玉平¹

1. 鲁东大学生命科学学院, 山东烟台 264025
2. 烟台市森林资源监测保护服务中心, 山东烟台 264001

摘要: 本研究依托国家级自然保护区昆嵛山, 分析其常见林型的土壤细菌群落结构与多样性, 研究林分差异对土壤细菌群落的影响, 为该区域森林健康和可持续发展提供理论支持, 同时加深对植物与微生物之间相互作用的认识。选取赤松林(*Pinus densiflora* forest)、麻栎林(*Quercus acutissima* forest)、赤松-麻栎混交林、刺槐林(*Robinia pseudoacacia* forest)和杂木林为研究对象, 以无林地作为对照, 利用16S rRNA基因高通量测序技术分析6种林型下土壤细菌多样性、群落组成的差异, 及其与土壤化学性质的关系。结果显示: 变形菌门(Proteobacteria)是优势菌门, 其次主要类群有酸杆菌门(Acidobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、绿弯菌门(Chloroflexi)等。不同林型显著影响土壤细菌群落丰富度、均匀度指数, 其中麻栎林土壤细菌多样性指数最高, 混交林土壤细菌多样性指数最低, 麻栎林土壤的ACE指数和Shannon指数均显著高于赤松林、杂木林、刺槐林和混交林。不同林型土壤细菌多样性变化可能与土壤pH值差异密切相关。NMDS和ANOSIM分析显示不同林型间土壤细菌群落结构具有显著差异($P < 0.05$), 推断不同林型间植物凋落物及根系分泌物差异可能是驱动细菌群落变化的重要原因; 此外, 对环境因子与土壤细菌群落结构差异的关联分析显示, 土壤全磷与有效磷含量可能是影响昆嵛山不同林型土壤细菌群落结构差异的关键环境因子。本研究从细菌多样性和群落结构对林型变化响应的角度, 为探索温带森林生态系统健康管理提供了科学依据。

关键词: 土壤微生物; 细菌多样性; 群落结构; 麻栎林; 刺槐林

中图分类号: Q948 文献标志码: A 文章编号: 2097-0137(2024)06-0132-09

Community structure and diversity of soil bacteria in different common forest types in Kunyu Mountain

ZHU Ping¹, LIU Wenyan¹, LIU Zhanhang¹, JIANG Bohan¹,
XU Jiaqing¹, QU Yanlin¹, SUN Zhongyuan², BAI Xinfu¹, HOU Yuping¹

1. School of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025, China
2. Yantai Forest Resources Monitoring and Protection Service Center, Yantai 264001, China

Abstract: In present study, we investigated the community structure and diversity of soil bacteria in five common forest types in Kunyu Mountain, and explored the underlying mechanisms of effect of stand difference on soil bacteria, aiming to provide theoretical foundation for forest health recognition

* 收稿日期: 2024-05-23 录用日期: 2024-06-03 网络首发日期: 2024-07-22

基金项目: 烟台市科技创新发展计划项目(2022JCYJ029); 山东省自然科学基金(ZR2023MC077)

作者简介: 朱萍(1987年生), 女; 研究方向: 微生物生态学;

E-mail: zhuping@ldu.edu.cn

通信作者: 柏新富(1964年生), 男; 研究方向: 植物生态学;

E-mail: bxf64@163.com

论文视频摘要见增强出版

增强出版



ZR20240171

全文阅读



ZR20240171

and sustainable forest management locally, and deepen the understanding on the interaction between plant and microorganism. Six common forest types in Kunyu Mountain, including *Pinus densiflora*, *Quercus acutissima*, mixed *P. densiflora-Q. acutissima*, *Robinia pseudoacacia*, and miscellaneous broadleaved mixed forest were selected as the research objects, and the non-forest land was selected as the control. The community structure and diversity of soil bacteria under these forest types were analyzed using high-throughput sequencing of 16S rDNA genes, as well as the soil chemical properties. The results showed that, the α diversity of soil flora in *Q. acutissima* forest, as well as in the control was significantly higher than that in other forest types, NMDS analysis showed there were significant differences in bacterial community structure among forest types ($P < 0.05$). The three flora with the highest relative abundance at the phylum level were Proteobacteria, Acidobacteria, and Actinobacteria. The soil of mixed *P. densiflora-Q. acutissima* showed the lowest pH, while the miscellaneous forest showed obviously higher SOM (99.92 g/kg) and available nitrogen (317.24 mg/kg) than that of other forest types. The *R. pseudoacacia* forest showed the highest available phosphorus (78.8 mg/kg) among all forest types, and all forest types showed higher soil nutrients than the control. Canonical correlation analysis (CCA) indicated that the SOM, total phosphorus, and available phosphorus significantly impacted the bacterial community, and Mantel test further confirmed that the latter two factors took the main charge. Above all, our results revealed that, in Kunyu Mountain, the vegetation types had a significant impact on the soil bacterial community structure, and the soil total phosphorus and available phosphorus may play a key role therein.

Key words: soil microbes; bacterial diversity; community structure; *Quercus acutissima* forest; *Robinia pseudoacacia* forest

土壤微生物能够分解并利用动、植物残体,在促进森林生态系统的能量循环与物质流动过程中起重要作用(丁钰珮等,2021)。土壤细菌作为土壤微生物的重要组成部分,能够参与土壤代谢并促进土壤养分的分解与利用(丁新景等,2018),因此土壤细菌群落可以通过影响土壤理化性质进而影响地上植被(Saleem et al., 2019; Xue et al., 2020);同时,地上植被也可以通过凋落物与根系分泌物影响土壤所处的环境,进而直接或间接影响土壤细菌群落结构(Kaiser et al., 2016)。土壤细菌对环境变化敏感,其群落结构的变化指示土壤环境微小的变化,细菌多样性的指标也是反映土壤环境变化的一项重要参考依据(张晓等,2019)。针对土壤微生物的研究也引起了国内外科研工作者的高度重视,例如Liu et al.(2018)对陕北黄土高原东南-西北样带的24个代表性土壤样品进行了16S rRNA测序,发现pH与土壤微生物多样性与群落结构相关性显著;张静等(2018)通过对刺槐(*Robinia pseudoacacia*)林土壤中微生物功能多样性的研究,提出在探究刺槐对土壤中的生态过程与生态功能的作用时需要考虑空间异质性。

昆嵛山国家级自然保护区位于山东半岛东部,

临海近、海拔高、植物种类丰富、植被类型多样,作为天然赤松(*Pinus densiflora*)的原生地,该区域是我国目前保护最完整的地带性针叶林生态系统,具有极高的保护价值(朱彦鹏等,2013)。近年来,针对昆嵛山的相关研究主要集中在土壤发生、植被多样性、生态价值评估、森林病害等方面(张学雷等,1993;王玉涛等,2009;朱彦鹏等,2013;胡瑞瑞等,2020),但关于昆嵛山典型林型土壤细菌群落的研究报道较少。本研究采用高通量测序技术研究昆嵛山5种常见林型的土壤细菌群落结构与多样性,并分析土壤细菌群落结构与土壤化学性质的关系,以便进一步了解昆嵛山土壤细菌群落结构的变化规律,同时为昆嵛山生态系统及相关研究提供土壤细菌的基础数据,为更好地管理暖温带森林生态系统、实现可持续健康发展提供科学依据,也为深入理解植物-微生物相互作用提供了新认识。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

昆嵛山(37°12'20"~37°18'50" N, 121°37'00"~121°51'00" E)于2008年经国务院批复成立国家级

自然保护区。该地区属暖温带季风气候, 年平均气温 11~12 °C, 无霜期达 200~220 d, 年降水量为 800~1 200 mm。昆崙山典型植被是以赤松为特色的针叶林和以栎类为主的落叶阔叶林, 从山麓至海拔 800 m 的山坡均有赤松林分布, 并与落叶阔叶林共同组成了地带性天然次生林植被(潘琪等, 2015)。

各林型(含对照组无林地)详细信息如表 1 所示(Chen et al., 2019)。赤松林是针叶林, 属演替前

期林型; 赤松-麻栎(*Quercus acutissima*)混交林(后文称混交林)是由赤松林向麻栎林发展的过渡森林类型; 麻栎林是阔叶林, 属演替后期林型; 杂木林是落叶阔叶混交林, 属于天然次生植被类型, 分布面积小, 范围广, 主要是在营养丰富的山谷沟壑区, 其演替地位尚不清楚(王仁卿等, 2000); 刺槐林是以刺槐为优势树种的人工林。本实验选取仅有杂草生长的开阔地作为对照, 即无林地。

表 1 研究样地基本概况

Table 1 Basic characteristics of the three sampling plots

林型	植被类型	优势树种	分布
无林地	灌木丛	无优势树种	广泛分布在道路两侧
赤松林	针叶林	赤松	广泛分布
赤松+麻栎混交林	针阔叶混交林	赤松、麻栎	广泛分布
麻栎林	落叶阔叶林	麻栎	广泛分布
杂木林	落叶阔叶混交林	无明显优势树种, 常见种有千金榆(<i>Carpinus cordata</i> Blume)、紫椴(<i>Tilia amurensis</i> Rupr.)、水榆[<i>Sorbus alnifolia</i> (Sieb. et Zucc.) K. Koch]等	分布范围较小
刺槐林	人工林	刺槐	碎片化分布在道路两侧

1.2 采样方法

于 2018 年 3 月下旬, 在昆崙山常见的 5 种典型森林植被类型(赤松林、赤松-麻栎混交林、麻栎林、杂木林、刺槐林)的每种林型中选取 4 块样地(4 m × 5 m = 20 m²), 各样地间相距 50 m 以上; 在每块样地选取 6 个采样点, 将表层杂草以及凋落物去除后, 采集 0~20 cm 表层土壤样品, 将每块样地的 6 个土样混合成一个复合样品。每种林型获得 4 个土壤样品, 共收集到 24 个土壤样品(5 个林型 × 4 个样品 + 1 个无林地 × 4 个样品)。土样混匀后取一部分土样放入冻存管中, 液氮运输, 随后放入 -80 °C 冰箱中保存备用; 另一部分土壤风干保存用于测定 pH、有机质、全氮、全磷、全钾、有效氮、有效磷等化学参数。

1.3 土壤 DNA 提取与 16SrRNA 测序

所有土壤样品的 DNA 提取以及 16S rRNA 扩增测序均由上海派森诺公司完成, 具体流程如下。土壤 DNA 的提取使用 DNeasyPowerSoil 试剂盒(QIAGEN, Inc., Netherlands), 使用 NanoDrop ND-1000 分光光度计(Thermo Fisher Scientific, USA)和琼脂糖凝胶电泳测定样本 DNA 的浓度和质量, 随后选择上游引物

341F (5'-CCTAYGGGRBGCASCAG-3')

和下游引物

806R (5'-GGACTACNNGGGTATCTAAT-3'), 针对细菌 16S rRNA 基因的 V3~V4 区进行 PCR 扩增(Caporaso et al., 2011)。PCR 采用 20 μL 的反应体系, 其中含有 2 μL 缓冲液、0.2 μL rTaq 聚合酶、2 μL dNTPs (2.5 mmol/L)、引物各 0.8 μL (5 μmol/L)、基因组 DNA 10 ng 和牛血清白蛋白 0.2 μL。细菌 PCR 使用 ABI GeneAmp 9700 (Applied Biosystems) 进行。热循环条件为: 95 °C 3 min, 95 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 30 s, 循环 30 次, 最后在 72 °C 下延长 10 min。PCR 扩增产物通过 w=2% 琼脂糖凝胶电泳进行纯化, 并利用凝胶回收试剂盒(AXYGEN 公司)进行回收。使用 NanoDrop ND-1000 分光光度计检测 PCR 产物的质量和浓度, 最后取等量扩增子产物, 使用上海派森诺生物技术有限公司(中国上海)的 IlluminaMiSeq 平台进行高通量测序。对得到的原始下机数据进行分析, 首先运用 QIIME 软件识别疑问序列。要求序列长度 ≥ 150 bp, 且不允许存在模糊碱基 N, 此外剔除了 5'端引物错配碱基数 > 1 的序列以及含有连续相同碱基数 > 8 的序列。随后, 通过 QIIME 软件调用 USEARCH 检查并剔除嵌合体序列。通过上述步骤序列质量筛查和处理后, 对每个样本的测序量进行统计, 最终

共得到996 702条有效序列。

1.4 土壤化学性质测定方法

参照鲍士旦(2020)的土壤农化分析(第3版),对采集的土壤样品的各项指标进行测定。pH值的测定采用2.5:1水土比电位法;有机质的测定采用重铬酸钾容量法-热稀释法;全氮含量的测定采用半微量开氏法;全磷含量的测定采用NaOH熔融-钼锑抗比色法;全钾含量的测定采用NaOH熔融-火焰光度法;速效氮的测定采用扩散皿法;有效磷的测定采用0.05 mol/L HCl-0.025 mol/L (1/2 H₂SO₄)法。

1.5 序列分析

使用QIIME软件(Caporaso et al., 2010),利用UCLUST聚类算法(Edgar, 2010),对前述获得的序列按97%的序列相似度进行归并和OTU划分,并获得相应的代表序列。物种注释信息基于Green-Genes数据库并以50%可信度进行标注。以样本中最小的序列数为基准对所有样本进行标准化重抽,得到的重抽OTU表用于进一步的统计分析。

1.6 数据分析

采用 α 多样性指数中ACE、Chao1、Shannon、Simpson指数对昆嵛山土壤细菌群落的多样性进行

了评价,运用R语言计算基于加权(Weighted)Unifrac距离的NMDS(Nonmetric multidimensional scaling)分析,并用ANOSIM分析对常见林型中土壤细菌进行群落结构相似性分析,使用CCA(典型相关分析)探究土壤细菌群落结构与土壤化学性质的相关性,使用IBM SPSS statistics 19.0(IBM Inc., Armonk, NY, USA)软件的One-way ANOVA(单因素方差分析)分析几种常见林型土壤化学性质、土壤微生物组成与多样性的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 昆嵛山不同林型土壤化学性质分析

如表2所示,各林型中,pH值以杂木林最高、混交林最低。杂木林土壤有机质、全氮与速效氮含量显著高于其他林型,无林地最低。杂木林和刺槐林土壤中全磷含量显著高于其他林型(无林地除外)。全钾在无林地、混交林、麻栎林与刺槐林土壤中无显著性差异,但均显著高于赤松林与杂木林。刺槐林土壤有效磷含量显著高于无林地和其他林型。

表2 昆嵛山常见林型土壤化学性质¹⁾(均值±标准误)

Table 2 Soil chemical properties of common forest types in Kunyu Mountain (Mean±SE)

林型	pH值	w(有机质)/ (g·kg ⁻¹)	w(全氮)/ (g·kg ⁻¹)	w(全磷)/ (g·kg ⁻¹)	w(全钾)/ (g·kg ⁻¹)	w(速效氮)/ (mg·kg ⁻¹)	w(有效磷)/ (mg·kg ⁻¹)
无林地	5.03±0.17ab	18.24±2.43c	0.90±0.10c	0.39±0.15ab	25.91±0.41a	84.23±10.60c	8.89±1.38b
赤松林	4.97±0.04ab	41.33±1.82b	1.34±0.06bc	0.20±0.02b	21.33±0.53c	112.62±7.64bc	8.04±1.15b
混交林	4.64±0.06b	54.66±8.97b	2.02±0.36b	0.23±0.02b	25.47±0.58a	171.12±26.62b	6.11±1.18b
麻栎林	5.01±0.18ab	42.46±2.71b	1.58±0.09bc	0.20±0.02b	25.89±0.36a	141.75±7.76bc	5.23±0.93b
杂木林	5.21±0.25a	99.92±8.56a	3.89±0.35a	0.53±0.03a	22.79±0.61b	317.24±28.62a	5.94±1.87b
刺槐林	5.06±0.11ab	35.73±3.00bc	1.52±0.14bc	0.49±0.06a	25.51±0.38a	144.9±14.60bc	78.8±14.80a

1) 同一列数据后不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 昆嵛山不同林型土壤细菌群落组成

在细菌门水平中,相对丰度排名在前3的土壤细菌分别为变形菌门、放线菌门、酸杆菌门(图1a)。变形菌门在刺槐林中相对丰度最高(60.08%),在无林地中相对丰度最低(39.35%);放线菌门在赤松林中相对丰度最高(18.18%),在杂木林中最低(12.55%);酸杆菌门在麻栎林中最高(20.40%),在刺槐林中最低(9.0%),该类群在刺槐林中的菌群相对丰度显著低于其他几种林型(图1a)。疣微菌门(Verrucomicrobia)在麻栎林中的

相对丰度最高(7.08%),与杂木林无显著差异,但显著高于其他林型;厚壁菌门(Firmicutes)在赤松林中相对丰度最高(2.93%),麻栎林最低(0.85%);浮霉菌门(Planctomycetes)在麻栎林中相对丰度最高(2.48%),刺槐林最低(0.90%);拟杆菌门(Bacteroidetes)和芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)均在无林地中相对丰度最高(3.33%),且显著高于其他常见林型(图1a)。

在属水平上有注释信息的已知菌属中,相对丰度排在前10位(>1%)的菌属(含一种未被定义

的菌属)的分布如图 1b 所示。其中优势菌属有 *Ralstonia* (2.30%~14.18%)、*Pelomonas* (2.05%~12.45%)、酸热菌属 (*Acidothermus*) (1.73%~6.08%)、苍白杆菌属 (*Ochrobactrum*) (0.53%~8.38%)、*Candidatus_Solibacter* (1.33%~3.63%)、硝化菌属 (*Nitrobacter*) (1.10%~3.40%)、慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*) (1.03%~2.88%)、*Variibacter* (1.03%~2.55%)、*Bryobacter* (0.90%~2.25%)。其

中, *Ralstonia* 和苍白杆菌属在刺槐林中最高 (14.18% 和 8.38%), 在麻栎林中最低 (2.30% 和 0.63%); 硝化菌属和慢生根瘤菌属在麻栎林中最高 (3.40% 和 2.88%), 在刺槐林中最低 (1.10% 和 1.03%); 酸热菌属在麻栎林中最高 (6.08%), 在杂木林中最低 (1.73%)。此外, 还发现无林地中鞘氨醇单胞菌属 (*Sphingomonas*) 显著高于其他林型。

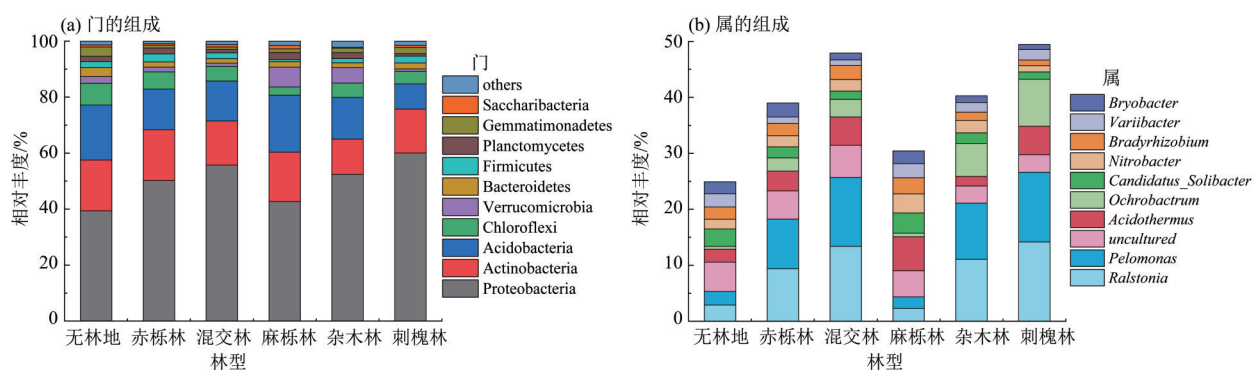


图 1 细菌群落在门和属水平上的组成

Fig. 1 Composition of bacterial communities at the phylum and the genus levels

2.3 昆崙山不同林型土壤细菌群落多样性

由表 3 可知, α 多样性中, Chao1 和 Shannon 指数麻栎林最高, 且与无林地、赤松林无显著性差异, 但显著高于混交林、杂木林和刺槐林。Simpson 指数, 麻栎林和无林地显著高于其他林型, 其他林型间无显著性差异。ACE 指数, 麻栎林显著高于

其他林型。基于加权 Unifrac 距离的 NMDS 分析结果显示, 不同林型间表层土壤样点距离较远、无重叠, 说明各样地土壤细菌群落差异较大 (图 2)。对各林型土壤细菌群落的 ANOSIM 分析, 进一步说明昆崙山常见林型中土壤细菌群落存在显著差异 (表 4)。

表 3 不同林型土壤细菌 α 多样性指数¹⁾

Table 3 α diversity index of soil bacteria under different forest types

林型	Simpson 指数	ACE 指数	Chao1 指数	Shannon 指数
无林地	0.997±0.001a	3 406.63±425.42b	3 310.92±462.62a	10.54±0.17a
赤松林	0.982±0.004ab	3 231.26±184.78b	3 018.47±221.44ab	9.37±0.23b
混交林	0.977±0.002b	2 526.99±42.09c	2 477.57±40.81b	8.89±0.07b
麻栎林	0.998±0.006a	4 029.03±341.03a	3 729.27±333.69a	10.55±0.36a
杂木林	0.984±0.006ab	2 767.77±341.03c	2 734.77±333.69b	9.44±0.36b
刺槐林	0.972±0.009a	2 632.53±376.81c	2 486.58±430.57b	8.82±0.58b

1) 同一列数据后不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

2.4 昆崙山不同林型土壤细菌群落与化学性质的典型相关分析

不同林型土壤细菌群落与化学性质的典型相关分析 (CCA, Canonical correspondence analysis) 结果 (图 3) 显示, 有机质、全磷与有效磷是 3 个较长

的向量, 因此有机质、全磷与有效磷可能是导致不同林型表层土壤细菌群落结构差异的关键理化因子。进一步采用基于 Bray-Curtis 和 Jaccard 距离的 Mantel 检验, 确定这些因素是影响不同林型表层土壤细菌群落结构的关键化学因素 (表 5), 说明

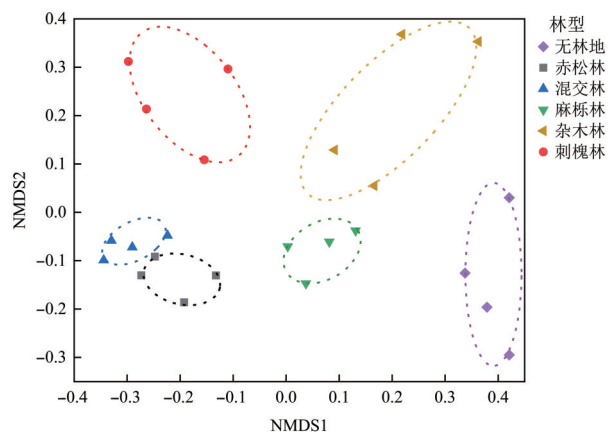


图2 不同林型土壤细菌群落NMSDS分析

Fig. 2 NMSDS analysis of soil bacteria under different forest types

表4 不同植被类型土壤细菌群落ANOSIM分析

Table 4 ANOSIM analysis of soil bacteria under different vegetation types

分组	Bray-Curtis 距离	
	R 值	P 值
无林地 vs. 赤松林	1.000	0.014
无林地 vs. 混交林	1.000	0.005
无林地 vs. 麻栎林	0.958	0.032
赤松林 vs. 混交林	0.896	0.029
赤松林 vs. 麻栎林	1.000	0.027
混交林 vs. 麻栎林	1.000	0.029
无林地 vs. 杂木林	0.917	0.015
无林地 vs. 刺槐林	0.906	0.033
麻栎林 vs. 杂木林	0.813	0.018
赤松林 vs. 刺槐林	0.760	0.023
杂木林 vs. 刺槐林	0.927	0.017

全磷和有效磷的含量与土壤细菌群落结构显著关联。综上所述,全磷与有效磷是影响昆崙山表层土壤细菌群落结构的关键化学因子。

3 讨论

3.1 土壤细菌群落结构

昆崙山5种常见林型间细菌多样性(Shannon和Simpson指数)和丰富度(Chao1和ACE指数)差异显著。朱平等(2015)在祁连山不同海拔4种植被群落土壤细菌的研究以及刘君等(2019)对小兴安岭不同生境下土壤细菌的研究也有类似结果。这可能是由于不同植被间地表凋落物的差异会影响土壤养分的积累,进而影响土壤微生物的多样性(路

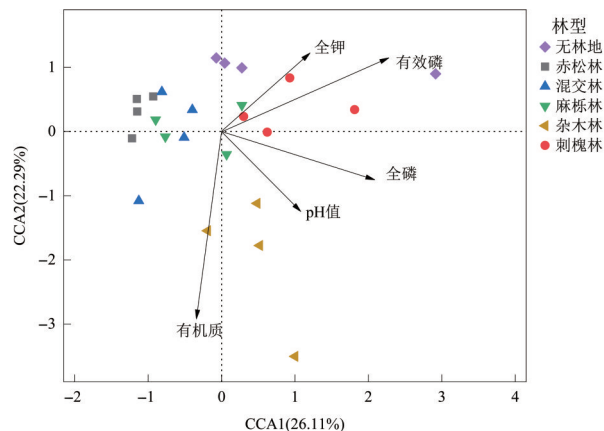


图3 土壤细菌群落与土壤化学性质的典型相关分析

Fig. 3 Canonical correspondence analysis (CCA) of soil bacterial communities and soil chemical properties

表5 土壤细菌群落结构与土壤化学性质Mantel分析¹⁾

Table 5 Mantel test of soil bacterial communities and soil chemical properties

土壤化学性质	Bray-Curtis 距离		Jaccard 距离	
	r_m	P 值	r_m	P 值
pH 值	0.080	0.201	0.148	0.085
全氮	-0.072	0.752	0.021	0.415
全磷	0.208	0.021*	0.228	0.005**
全钾	-0.018	0.552	-0.006	0.494
有效磷	0.236	0.037*	0.254	0.015*
有机质	0.027	0.388	0.098	0.150
速效氮	-0.097	0.856	-0.003	0.480

1) *为 $P < 0.05$ 水平上显著相关,**为 $P < 0.01$ 水平上显著相关。

颖等,2019;姜雪薇等,2021)。本研究结果显示,麻栎林与无林地土壤细菌多样性高于其他林型,可能是因为阔叶林中凋落物的分解速率要高于针叶林,拥有更多可供细菌生长的代谢底物并具有更高的细菌多样性,使得阔叶树种(麻栎)相比于针叶树种(赤松)具有更高的细菌多样性(王欣等,2018);而同为阔叶林树种的杂木林却显著低于麻栎林,这可能是由于土壤理化性质对土壤细菌群落结构影响较大(滕嘉玲等,2017)。Zhang et al.(2017)研究发现,土壤有机质含量越高土壤细菌群落多样性越高,杂木林地理位置多为沟谷位置,土壤养分积累高,杂木林中有机质含量显著高于其他林型。土壤有机质主要来自于植物凋落物、根系分泌物与微生物分解代谢产物(Liu et al., 2020),有研究表明植被群落塑造中,植被根系与枯落物的二次代谢产物对细菌群落有显著影响,

植被根系分泌物过多会抑制土壤细菌生长(Sun et al., 2016)。这在一定程度上为杂木林细菌多样性较低提供了解释。

本研究结果显示,混交林土壤pH值最低,其土壤细菌多样性也最低。Wang et al.(2017)研究发现,在pH=7的条件下土壤微生物多样性高,偏高或偏低都会影响其多样性,这与本研究结果一致,可能与较高浓度的H⁺抑制了赤松-麻栎混交林下细菌增殖有关。刺槐林相比于天然林其地表植被种类单一,可供的微生物碳源种类少,土壤细菌多样性低(Rousk et al., 2009)。无林地中细菌多样性较高,分析原因认为,在无林地表面的草本植物较多(王仁卿等,2000),草本植物的根系较为发达且多分布于土壤表层,为土壤细菌提供了能源。另外可能的原因是,刺槐林、混交林与杂木林优势菌群中变形菌门的相对丰度显著高于其他林型。变形菌门中包括大量的参与C、N循环的土壤细菌(王安宁等,2019),较高的丰度加快对土壤中养分资源的消耗,使得细菌群落间竞争加剧的同时降低了其他细菌的丰度,即细菌多样性较低(丁新景等,2017)。

3.2 土壤细菌组成差异分析

植被对土壤细菌群落的结构和组成塑造发挥着重要作用(路颖等,2018),NMDS细菌群落分析与ANOSIM组间细菌群落结构差异性显著性检验均显示,昆崙山5种常见林型的细菌群落结构存在显著差异。变形菌门、放线菌门以及酸杆菌门作为优势种群在各林型间相对丰度均超过10%,由于这几类细菌的生态幅较宽(丁新景等,2018),同时诸多研究结果也证实了变形菌门、放线菌门以及酸杆菌门是土壤中的优势种群(Gao et al., 2019)。变形菌门与土壤养分呈正相关关系(滕嘉玲等,2017),被认为是一种富营养型细菌。杂木林与混交林作为混交林型具有更为丰富的枯落物,土壤有机质含量也相对较高(孙海等,2018)。刺槐林中有效磷含量最高,这可能是由于作为外来种刺槐根瘤对磷元素有较强吸收作用,从而增加土壤中有效磷输入量,土壤中有效磷的输入对细菌群落组成有显著影响(Sun et al., 2017),在CCA分析中我们也证明了有效磷与细菌群落的显著关系。这3种林型产生的营养环境均有利于变形菌门的生长,导致变形菌门在这3种林型中相对丰度显著高于其他林型。

酸杆菌门是一种寡营养型菌,对难分解的有机物具有较高的利用效率(张晓等,2019),栎类植物叶片中含有较高的缩合类单宁属难分解的有机物(Ling et al., 2017),这可能是麻栎林中酸杆菌门相对丰度最高的原因。厚壁菌门中多数细菌对极端的环境具有耐受性,适于养分较低的环境中(Henneron et al., 2017),赤松属本土适应性针叶树种,其生长环境相比于阔叶林较为贫瘠(李岩等,2018),厚壁菌门在养分较低的赤松林中相对丰度最高。绿弯菌门是一种能够自己产生能量的细菌,能够进行光合作用(鲜文东等,2020),在无林地与赤松林中相对丰度最高,说明其丰度的减少与森林郁闭度变高改变光照条件有关。在细菌属水平上,*Ralstonia*与苍白杆菌属均与土壤有机质、全氮与有效磷均呈正相关关系,均能与豆科植物建立共生关系(耿玉清等,2009),苍白杆菌属从属于根瘤菌目,根瘤菌目在土壤氮元素循环中占重要地位(Ngom et al., 2004),能够帮刺槐在土壤中积累营养,刺槐林中*Ralstonia*与苍白杆菌属的相对丰度最高。硝化菌属可进行硝化反应进而提高土壤肥力(Zhang et al., 2019),麻栎林中硝化菌属相对丰度显著高于其他林型,这可以帮助麻栎在土壤中获得营养物质。

昆崙山不同林型表层土壤的细菌群落结构差异较大,表层土壤除受到环境与气候因素的影响外,也很大程度上受到凋落物、根系分泌物以及林下草本植物的影响。昆崙山区域的细菌群落组成较为丰富,与植被类型联系紧密,具有较强的代表性。若要全面反映不同林型的土壤细菌群落差异,还需进一步对深层土壤展开研究。

4 结 论

昆崙山5种常见林型间土壤化学性质、细菌多样性及群落结构差异明显。变形菌门(Proteobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteria)和放线菌门(Actinobacteria)的相对丰度较高。不同林型显著影响土壤细菌群落丰富度、均匀度指数,其中麻栎林土壤细菌多样性指数最高,混交林土壤细菌多样性指数最低,麻栎林土壤的ACE指数和Shannon指数均显著高于赤松林、杂木林、刺槐林和混交林。不同林型土壤细菌多样性变化可能与土壤pH值差异密切相关。不同林型间土壤细菌群落结构具有显著差异($P < 0.05$),推断不同林型间植物凋落物

及根系分泌物差异可能是驱动细菌群落变化的重要原因; 另外, 土壤全磷与有效磷含量可能是影

响昆崙山不同林型土壤细菌群落结构差异的关键环境因子。

参考文献:

- 鲍士旦, 2000. 土壤农化分析 [M]. 3版. 北京: 中国农业出版社.
- 丁新景, 黄雅丽, 敬如岩, 等, 2018. 基于高通量测序的黄河三角洲4种人工林土壤细菌结构及多样性研究[J]. 生态学报, 38(16): 5857-5864.
- 丁新景, 敬如岩, 黄雅丽, 等, 2017. 黄河三角洲刺槐根际与非根际细菌结构及多样性[J]. 土壤学报, 54(5): 1293-1302.
- 丁钰珮, 杜宇佳, 高广磊, 等, 2021. 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌群落结构与功能预测[J]. 生态学报, 41(10): 4131-4139.
- 耿玉清, 余新晓, 岳永杰, 等, 2009. 北京山地针叶林与阔叶林土壤活性有机碳库的研究[J]. 北京林业大学学报, 31(5): 19-24.
- 胡瑞瑞, 梁军, 谢宪, 等, 2020. 昆崙山林区赤松赤枯病病基指数模型[J]. 林业科学, 56(1): 112-119.
- 姜雪薇, 马大龙, 臧淑英, 等, 2021. 高通量测序分析大兴安岭典型森林土壤细菌和真菌群落特征[J]. 微生物学通报, 48(4): 1093-1105.
- 李岩, 杨晓东, 秦璐, 等, 2018. 两种盐生植物根际土壤细菌多样性和群落结构[J]. 生态学报, 38(9): 3118-3131.
- 刘君, 王宁, 崔岱宗, 等, 2019. 小兴安岭大亮子河国家森林公园不同生境下土壤细菌多样性和群落结构[J]. 生物多样性, 27(8): 911-918.
- 路颖, 李坤, 梁强, 等, 2019. 泰山4种优势造林树种凋落物分解对凋落物内细菌群落结构的影响[J]. 生态学报, 39(9): 3175-3186.
- 路颖, 李坤, 倪瑞强, 等, 2018. 泰山4种优势造林树种凋落物分解对细菌群落结构的影响[J]. 植物生态学报, 42(12): 1200-1210.
- 潘琪, 梁军, 倪杨, 等, 2015. 昆崙山腮扁叶蜂与乔木层树种的联结性分析[J]. 林业科学, 51(10): 85-92.
- 孙海, 王秋霞, 张春阁, 等, 2018. 不同树叶凋落物对人参土壤理化性质及微生物群落结构的影响[J]. 生态学报, 38(10): 3603-3615.
- 滕嘉玲, 贾荣亮, 赵芸, 2017. 沙埋对于干旱沙区真藓结皮层细菌群落结构和多样性的影响[J]. 生态学报, 37(7): 2179-2187.
- 王安宁, 黄秋娟, 李晓刚, 等, 2019. 冀北山区不同植被恢复类型根际土壤细菌群落结构及多样性[J]. 林业科学, 55(9): 130-141.
- 王仁卿, 周光裕, 2000. 山东植被[M]. 济南: 山东科学技术出版社.
- 王欣, 郭延朋, 赵辉, 等, 2018. 华北落叶松与白桦叶凋落物混合分解及其养分动态[J]. 林业与生态科学, 33(1): 29-36.
- 王玉涛, 郭卫华, 刘建, 等, 2009. 昆崙山自然保护区生态系统服务功能价值评估[J]. 生态学报, 29(1): 523-531.
- 张静, 温仲明, 李鸣雷, 等, 2018. 外来物种刺槐对土壤微生物功能多样性的影响[J]. 生态学报, 38(14): 4964-4974.
- 张晓, 刘世荣, 黄永涛, 等, 2019. 辽东栎林演替过程中的土壤细菌群落结构和多样性变化[J]. 林业科学, 55(10): 193-202.
- 张学雷, 肖光平, 1993. 昆崙山山麓土壤的发生与特性[J]. 山东师大学报(自然科学版), 8(4): 14-18.
- 朱平, 陈仁升, 宋耀选, 等, 2015. 祁连山不同植被类型土壤微生物群落多样性差异[J]. 草业学报, 24(6): 75-84.
- 朱彦鹏, 梁军, 孙志强, 等, 2013. 昆崙山森林群落数量分类、排序及多样性垂直格局[J]. 林业科学, 49(4): 54-61.
- CAPORASO J G, KUCZYNSKI J, STOMBAUGH J, et al, 2010. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data[J]. Nat Methods, 7(5): 335-336.
- CAPORASO J G, LAUBER C L, WALTERS W A, et al, 2011. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 108(Suppl 1): 4516-4522.
- CHEN P D, HOU Y P, ZHUGE Y H, et al, 2019. The effects of soils from different forest types on the growth of the invasive plant *Phytolacca americana* [J]. Forests, 10(6): 492-506.
- EDGAR R C, 2010. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST [J]. Bioinformatics, 26(19): 2460-2461.
- GAO G F, LI P F, ZHONG J X, et al, 2019. *Spartina alterniflora* invasion alters soil bacterial communities and enhances soil N₂O emissions by stimulating soil denitrification in mangrove wetland [J]. Sci Total Environ, 653: 231-240.
- HENNERON L, CHAUVAT M, ARCHAUX F, et al, 2017. Plant interactions as biotic drivers of plasticity in leaf litter traits and decomposability of *Quercus petraea* [J]. Ecol Monogr, 87(2): 321-340.

- KAISER K, WEMHEUER B, KOROLKOW V, et al, 2016. Driving forces of soil bacterial community structure, diversity, and function in temperate grasslands and forests [J]. *Sci Rep*, 6: 33696–33707.
- LING N, CHEN D, GUO H, et al, 2017. Differential responses of soil bacterial communities to long-term N and P inputs in a semi-arid steppe [J]. *Geoderma*, 292: 25–33.
- LIU D, YANG Y, AN S S, et al, 2018. The biogeographical distribution of soil bacterial communities in the Loess Plateau as revealed by high-throughput sequencing [J]. *Front Microbiol*, 9: 2456–2469.
- LIU M, HAN G, 2020. Assessing soil degradation under land-use change: Insight from soil erosion and soil aggregate stability in a small Karst Catchment in southwest China [J]. *PeerJ*, 8(4): e8908.
- NGOM A, NAKAGAWA Y, SAWADA H, et al, 2004. A novel symbiotic nitrogen-fixing member of the *Ochrobactrum clade* isolated from root nodules of *Acacia mangium* [J]. *J Gen Appl Microbiol*, 50(1): 17–27.
- ROUSK J, BROOKES P C, BÅÅTH E, 2009. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization [J]. *Appl Environ Microbiol*, 75(6): 1589–1596.
- SALEEM M, HU J, JOUSSET A, 2019. More than the sum of its parts: Microbiome biodiversity as a driver of plant growth and soil health [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 50: 145–168.
- SUN H, WANG Q X, LIU N, et al, 2017. Effects of different leaf litters on the physicochemical properties and bacterial communities in *Panax ginseng*-growing soil [J]. *Appl Soil Ecol*, 111: 17–24.
- SUN L, LU Y F, KRONZUCKER H J, et al, 2016. Quantification and enzyme targets of fatty acid amides from duckweed root exudates involved in the stimulation of denitrification [J]. *J Plant Physiol*, 198: 81–88.
- WANG Y S, LI C N, KOU Y P, et al, 2017. Soil pH is a major driver of soil diazotrophic community assembly in Qinghai-Tibet alpine meadows [J]. *Soil Biol Biochem*, 115: 547–555.
- XUE Y F, TIAN J, QUINE T A, et al, 2020. The persistence of bacterial diversity and ecosystem multifunctionality along a disturbance intensity gradient in Karst soil [J]. *Sci Total Environ*, 748: 142381–142392.
- ZHANG C, SONG Z L, ZHUANG D H, et al, 2019. Urea fertilization decreases soil bacterial diversity, but improves microbial biomass, respiration, and N-cycling potential in a semiarid grassland [J]. *Biol Fertil Soils*, 55(3): 229–242.
- ZHANG Z J, QU Y Y, LI S Z, et al, 2017. Soil bacterial quantification approaches coupling with relative abundances reflecting the changes of taxa [J]. *Sci Rep*, 7(1): 4837–4847.

(责任编辑 张冰)