

◆ 生物科学 ◆

不同林分类型土壤表层微生物群落变化特征*

何昕诺^{1,2,3}, 覃云斌^{1,2,3**}, 马姜明^{1,2,3}, 孙晨茜^{1,2}, 丁苏雅^{1,2,3}, 潘于^{1,2}, 黄慧欣^{1,2}, 潘心茹^{1,2}, 姜雪芳^{1,2}, 高宇凡^{1,2}

(1. 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室(广西师范大学), 广西桂林 541006; 2. 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室(广西师范大学), 广西桂林 541006; 3. 广西师范大学可持续发展创新研究院, 广西桂林 541006)

摘要:近年来,高经济效益驱动着毛竹(*Phyllostachys edulis*)纯林经营方式向复合经营方式转变,而这种土地利用变化下土壤质量与土壤微生物群落的响应变化尚未得到充分认识,制约着毛竹林复合经营的可持续发展。为揭示这一响应变化特征,助力毛竹林复合经营,本研究采用时空互代法,研究常绿阔叶林转为毛竹纯林和毛竹纯林改造为竹茶混交林情况下土壤微生物群落的变化特征,解析影响土壤微生物群落变化的关键环境因素。结果表明:相较于常绿阔叶林,毛竹纯林土壤细菌与真菌群落组成发生显著改变,其中细菌 Observed species 指数提高 9.08%,细菌与真菌群落网络的节点数下降、负相关关系连线数增加,同时土壤养分流失。毛竹纯林改造为竹茶混交林后,土壤养分、土壤细菌群落稳定性和协同作用均有一定的提升。冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)显示,土壤有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)和 pH 值是影响土壤微生物群落的主要因素。因此,相较于常绿阔叶林,需要改善毛竹纯林的经营管理以提升土壤微生物群落稳定性和土壤质量,而将毛竹纯林改造为竹茶混交林在一定程度上促进了土壤细菌群落稳定与土壤质量恢复。

关键词:毛竹林;常绿阔叶林;竹茶混交林;土壤微生物群落

中图分类号: S717.1 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2024)04-0698-14

DOI: 10.13656/j.cnki.gxkx.20241206.009

毛竹(*Phyllostachys edulis*)作为笋材两用的经济竹种,占全国竹林面积的 72.96%,广泛分布于我国南方地区^[1]。近年来单一毛竹种植经济效益差,严重打击了竹农的积极性。在脱贫攻坚与乡村振兴的

背景下,竹木、竹药、竹草等复合经营能有效增加竹农收入,是解决毛竹林低效经营的可行方式,因而被大范围推广^[2]。对于有特色茶资源的地区,竹茶复合种植能极大提升毛竹种植经济效益,但这种复合经营模

收稿日期: 2023-03-29

修回日期: 2023-05-11

* 广西创新驱动发展专项(桂科 AA20161002-1),广西科技基地和人才专项(桂科 AD21220163),广西重点研发计划项目(桂科 AB21220057)资助。

【第一作者简介】

何昕诺(1998—),女,在读硕士研究生,主要从事森林生态恢复与管理研究, E-mail: 1292841456@qq.com。

【通信作者简介】**

覃云斌(1990—),男,博士,主要从事森林生态学研究, E-mail: shuibaoqinyunbin@163.com。

【引用本文】

何昕诺,覃云斌,马姜明,等. 不同林分类型土壤表层微生物群落变化特征[J]. 广西科学, 2024, 31(4): 698-711.

HE X N, QIN Y B, MA J M, et al. Variation Characteristics of Microbial Community in the Surface Soil of Different Stand Types [J]. Guangxi Sciences, 2024, 31(4): 698-711.

式的引入会对毛竹纯林土壤生物活动和养分循环产生影响。而目前有关竹茶复合种植对土壤环境正、负两方面的影响还不明确,制约着毛竹林复合经营的可持续发展。因此,在追求经济效益的同时,及时反馈与预测竹茶经营模式对土壤环境的影响,对于该模式的科学管理和生态效益的提升均具有重要意义。

土壤微生物是土壤生态系统中最活跃的部分,在推动土壤物质转换、能量流动和生物地化循环中起着重要作用^[3-5],常被用作衡量土地利用变化下土壤质量变化的敏感指标^[3,6]。前期研究表明毛竹入侵会改变微生物群落结构,但对该入侵所造成影响的认知存在差异性^[7-9]。施宇森等^[7]基于 Meta 分析证明毛竹入侵周围林分会提高土壤 pH 值、土壤细菌和真菌多样性。Chang 等^[8]研究表明土壤革兰氏阳性细菌和革兰氏阴性细菌总磷脂脂肪酸(PLFAs)比例随着毛竹对相邻日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)人工林的入侵而降低。马鑫茹等^[9]关于常绿阔叶林、竹-阔混交林和毛竹林土壤微生物群落的研究表明,相较于其他林分,毛竹林土壤除丛枝菌根真菌的生物量外,细菌、放线菌和其他真菌的生物量都随着毛竹的扩张呈下降趋势,且微生物多样性和丰富度显著降低。曹小青等^[10]关于竹药混交的研究表明,毛竹-白及(*Bletilla striata*)复合林分的土壤微生物功能多样性会随着竹下种植白及的年限增加而逐渐提高。目前,较多的研究关注于复合经营对土壤理化性质的影响^[11-13],土壤微生物群落多样性与稳定性对毛竹复合经营的响应研究还相对缺乏。土壤微生物群落多样性变化能很好地反映土壤状态,对于解析土地利用变化驱动土壤养分循环的内在机制,以及林地经营管理具有重要意义。因此,开展复合经营毛竹林的土壤微生物研究很有必要。

竹茶复合经营方式已被证实能有效增加竹农收入^[14],同时能有效缓解毛竹纯林经营造成的土壤碳流失^[15],但目前有限的认知还不能支撑毛竹林复合经营的可持续发展。微生物驱动着土壤养分循环,是土壤质量的重要评价指标,以其作为研究对象能很好地反映毛竹林复合经营对土壤环境的影响。因此,本研究以常绿阔叶林、毛竹纯林和竹茶混交林为研究对象,通过分析不同林分类型下土壤表层微生物群落多样性与稳定性差异,探究不同环境因素对土壤微生物群落结构的影响,以期进一步揭示土壤微生物群落对经济价值导向驱动下毛竹林土地利用变化的响应特征,为当地生态恢复与毛竹林经营提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西壮族自治区桂林市兴安县华江瑶族乡(25°48'N,110°27'E),海拔 500—600 m,地处亚热带季风气候区,年平均气温 16 °C 左右,年平均降水量在 2 100 mm 以上。成土母质主要为花岗岩风化母质,土层不厚,土壤以红壤和黄壤为主。华江瑶族乡的林地面积约 54 万亩(1 亩≈666.67 m²),森林覆盖率达 94% 以上,其中毛竹面积约 23 万亩,是全国十大毛竹生产基地之一^[16],且毛竹林面积有逐年扩张的趋势。在乡村振兴的背景下,当地依托经济价值较高的茶树开展毛竹-茶树复合经营,以提高毛竹纯林的经济效益。

1.2 实验设计

本研究选取立地条件相似的 3 种林分类型,分别为常绿阔叶林(EBF)、毛竹纯林(PBF)和竹茶混交林(BTF)。常绿阔叶林乔木层树种主要为润楠(*Machilus nanmu*)、黑壳楠(*Lindera megaphylla*)、肉桂(*Cinnamomum cassia*)。毛竹纯林乔木层仅为毛竹,灌木层为白背叶(*Mallotus apelta*)、杜茎山(*Maesa japonica*)、玉叶金花(*Mussaenda pubescens*)。竹茶混交林乔木层为毛竹,灌木层为茶(*Camellia sinensis*),竹:茶种植密度为 1:2。

每种林分类型设置 6 个重复样方(20 m×20 m),在每个样地随机设置 5 个采样点,采集 0—10 cm 土层的土样,将 5 个土样混合成 1 个,采用四分法在混合样中取 1 kg 的土样来代表该样地。每种林分类型共 6 个混合土壤样品,共取回 18 个土样。在采样点附近用环刀采集土壤,测定土壤容重,在样方内随机设置 5 个 50 cm×50 cm 的小样方收集地上凋落物,设置 5 个 20 cm×20 cm 的小样方收集 0—10 cm 土壤根系。将土壤充分混匀后剔除石块、根和动植物残体,过 2 mm 筛后分为 3 部分,一部分保存在 4 °C 冰箱内用于无机氮分析,一部分经自然风干后用于土壤理化性质分析,还有一部分用于土壤微生物指标的测定。

1.3 土壤理化性质的测定

土壤含水率采用烘干法测定。pH 值采用电位法测定(水土比为 2.5:1.0)。土壤全氮(Total Nitrogen, TN)含量采用碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III,德国元素分析系统公司)测定。全磷(Total Phosphorous, TP)含量采用钼锑钒比色法测

定。土壤铵态氮(NH_4^+ -N)与硝态氮(NO_3^- -N)用 2 mol/L 氯化钾溶液浸提,使用 SKALAR San++ 连续流动分析仪(SEAL AA3,德国 SEAL 公司)测定。土壤有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)含量采用浓硫酸-重铬酸钾氧化高温外加热法测定。地上凋落物与根系生物量采用烘干法测定。可溶性有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)用 20 mL 0.5 mol/L

表 1 不同林分类型土壤理化性质(均值±标准差)

Table 1 Soil physicochemical properties of different stand types (Mean±SD)

林分类型 Stand types	pH 值 pH value	含水率/% Water content/%	土壤有机碳/% SOC/%	可溶性有机碳/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) DOC/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	全氮/% TN/%	全磷/ ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$) TP/ ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	硝态氮/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) NO_3^- -N/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)
EBF	4.28±0.05c	44.40±5.52a	3.97±0.58a	66.61±13.33a	0.34±0.02a	0.33±0.05a	18.14±4.69b
PBF	4.56±0.08b	31.94±3.01c	2.51±0.52b	49.35±5.59b	0.23±0.02b	0.15±0.01c	7.48±1.15c
BTF	4.68±0.05a	38.00±2.18b	2.69±0.5b	52.97±3.95b	0.23±0.01b	0.21±0.04b	27.88±10.79a

林分类型 Stand types	铵态氮/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) NH_4^+ -N/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	地上凋落物/ ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$) Aboveground litter/($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$)	根系生物量/ ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$) Root biomass/ ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$)	碳氮比 C : N	碳磷比 C : P	氮磷比 N : P
EBF	5.78±2.13a	1.42±0.33b	0.37±0.08b	11.64±1.16a	122.03±23.41b	10.43±1.35b
PBF	1.77±0.77b	1.73±0.17ab	0.75±0.24a	10.21±0.69b	166.77±38.03a	14.87±1.22a
BTF	1.40±0.14b	2.15±0.74a	0.76±0.14a	9.42±0.34c	130.97±17.71b	11.65±2.21b

Note: different lowercase letters indicate significant differences among different stand types ($P < 0.05$).

1.4 土壤微生物指标的测定

用 DNeasy PowerSoil Pro Kit 试剂盒(德国凯杰公司)提取土壤样品 DNA,完成提取后,检测 DNA 质量。对于细菌,使用通用引物 338F (5'-ACTC-CTACGGGAGGCAGCAGCAG-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 对其 16S rRNA 基因的 V3-V4 区域进行 PCR 扩增;对于真菌,使用引物 ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAG-GAAGTAA-3') 和 ITS2R (5'-GCTGCGTTCT-TCATCGATGC-3') 对其 ITS 区域进行 PCR 扩增。PCR 产物用 DNeasy PowerWater Kit 纯化后,按照等摩尔混合均匀用于测序。测序工作由广州美格基因科技有限公司完成。测序平台选择 Illumina MiSeq PE250 platform,通过对原始序列过滤、序列拼接和去除嵌合体,得到高质量序列。先将相似水平超过 97% 的序列归为 1 个可操作分类单元(Operational Taxonomic Unit, OTU),再与数据库进行比对。

1.5 数据处理

采用 Excel 2019 软件对数据进行整理。采用 SPSS 19.0 软件进行统计分析。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)并使用最小显著性差异

硫酸钾溶液浸提,使用 TOC 自动分析仪(multi N/C 3100,德国耶拿分析仪器股份公司)测定。土壤理化性质具体测试结果见表 1。本研究中化学计量比公式如下:

$$\text{碳氮比}(C : N) = \text{SOC} : \text{TN},$$

$$\text{碳磷比}(C : P) = \text{SOC} : \text{TP},$$

$$\text{氮磷比}(N : P) = \text{TN} : \text{TP}.$$

(Least Significant Difference, LSD)法进行多重比较,对各林分类型的差异进行显著性检验,以确定不同林分类型之间的差异($P < 0.05$)。土壤微生物物种组成分析首先利用 R 语言软件 vegan 包对微生物相对丰度排名前 10 的门和属排序,并用 PMCMR-plus 包对不同林分类型相对丰度排名前 10 的门和属进行非参数检验(Wilcoxon/Kruskal-Wallis H),然后利用 ggplot2 包进行可视化。利用 R 语言软件 vegan 包对土壤微生物的相对丰度进行 Alpha 多样性分析,包括 Observed species 指数(物种丰富度指数)和香农指数(物种多样性指数),并配合使用 LSD 法确定不同林分类型之间的差异($P < 0.05$)。Beta 多样性分析以 OTU 表格为基础,使用 R 语言软件 vegan 包对 Bray-Curtis 距离矩阵进行运算,使用 ggplot2 包对其进行可视化,并对不同林分类型进行置换多元方差分析(Permutational Multivariate Analysis of Variance, PERMANOVA)。土壤微生物数据采用 R 语言软件 igraph 包分析,根据相关性筛选出 $P < 0.05$, $|r| \geq 0.6$ 的细菌和真菌 OTUs。用 Gephi 0.9.7 软件对细菌和真菌的网络结构进行可视化处理。将土壤细菌和真菌群落中门相对丰度高于 1% 的物种与土壤理化性质进行相关性分析,基于 pheat-

map 包绘制生成热图(Heatmap);对土壤理化性质与细菌、真菌群落基于 R 语言软件 vegan 包和 ggplot2 包进行冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)并作图,探究土壤理化性质对土壤细菌和真菌群落组成的影响。过滤掉相对丰度 $<0.1\%$ 的物种,采用方差膨胀因子的方法,不选取与其他环境因子有较强共线性的 TN、TP、C:P,选取 SOC、DOC、 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 、 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 、pH 值、土壤含水率、根系生物量、凋落物量、C:N、N:P,与微生物群落进行冗余分析,保证方差膨胀系数(Variance Inflation Factor, VIF)均 <15 。

2 结果与分析

2.1 不同林分类型下土壤微生物群落组成和多样性

2.1.1 土壤微生物群落组成

如图 1 和图 2 所示,在细菌门水平上,3 种林分

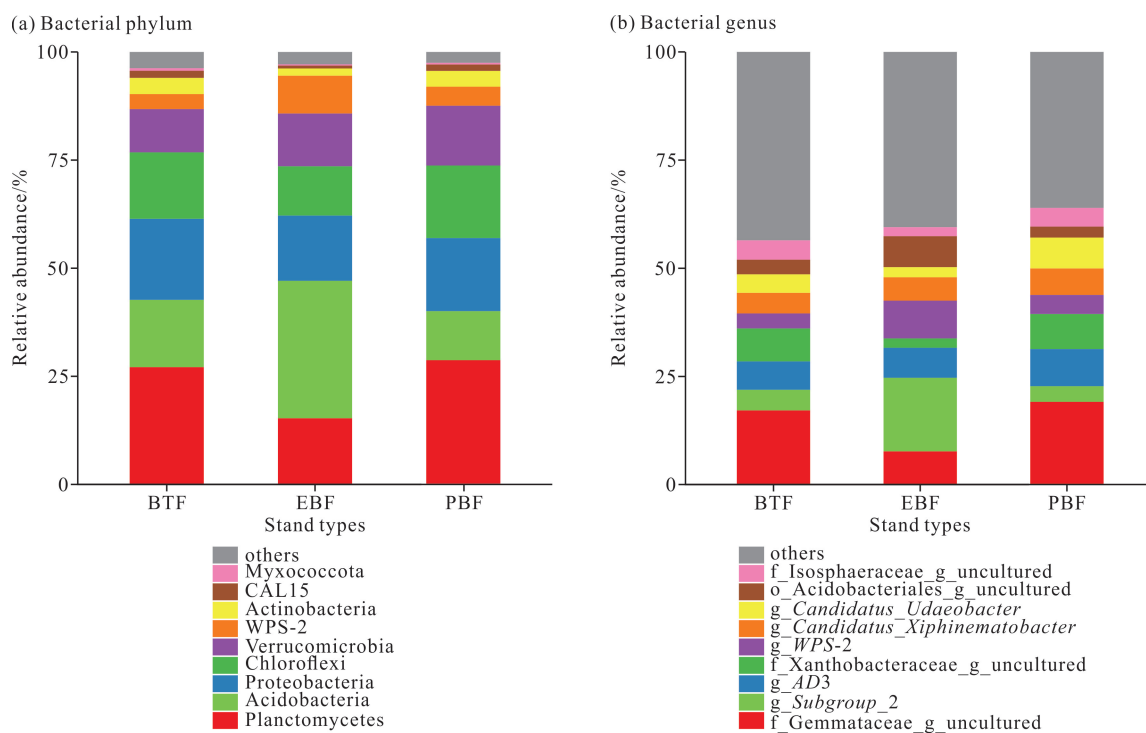


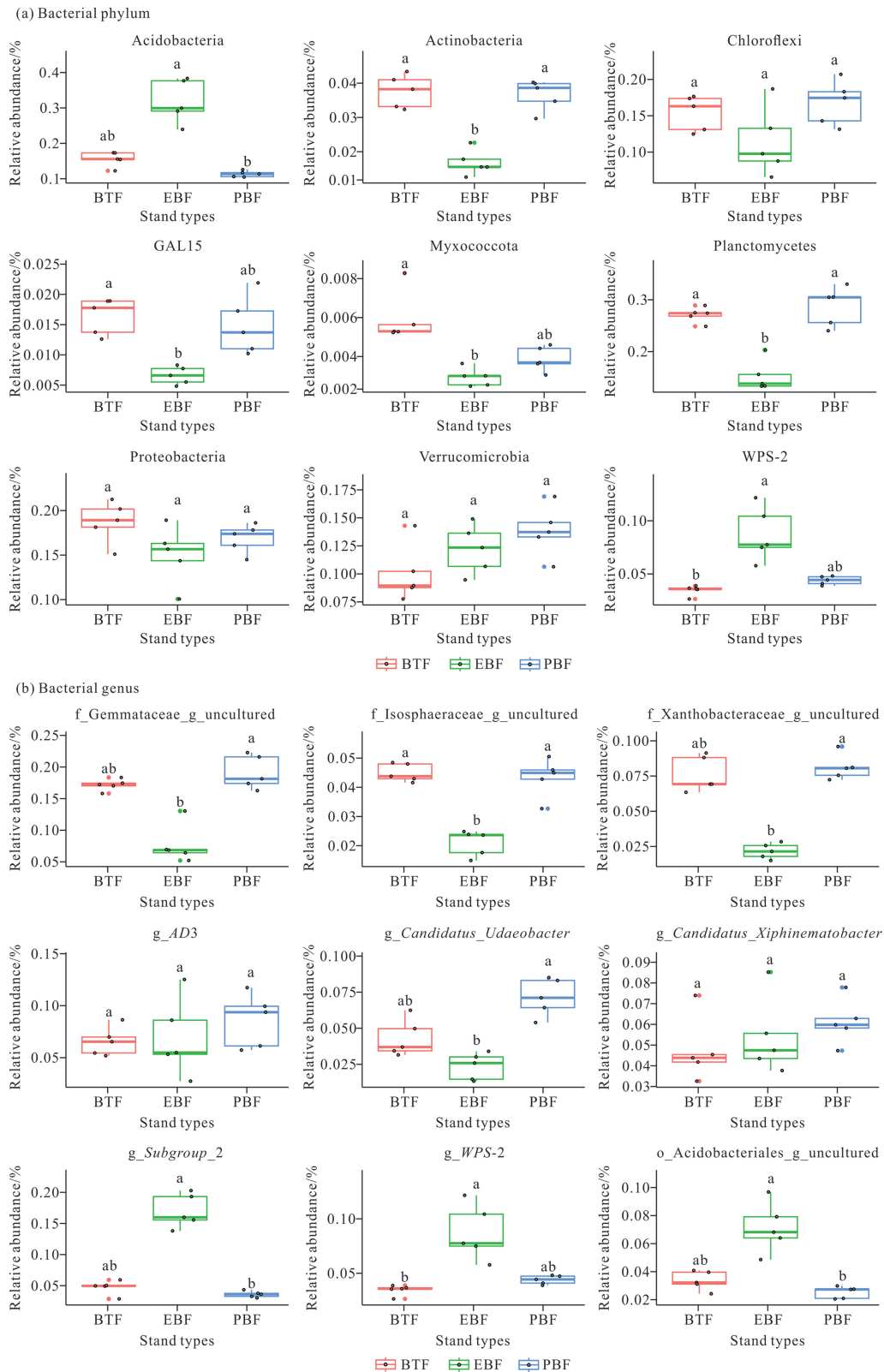
图 1 3 种林分类型土壤细菌群落门、属水平的相对丰度

Fig. 1 Relative abundance of soil bacterial communities of three stand types at phylum and genus levels

如图 3 和图 4 所示,在真菌门水平上,竹茶混交林和毛竹纯林土壤中梳霉门(Kickxellomycota)的相对丰度显著高于常绿阔叶林($P < 0.05$);常绿阔叶林土壤中担子菌门(Basidiomycota)的相对丰度显著高于竹茶混交林($P < 0.05$);竹茶混交林土壤中壶菌门(Chytridiomycota)的相对丰度显著高于常绿阔叶林和毛竹纯林($P < 0.05$)。在属水平上,竹茶混交林和

类型土壤中浮霉菌门(Planctomycetes)的平均相对丰度最高,为 23.71%,其在竹茶混交林和毛竹纯林土壤中的相对丰度显著高于常绿阔叶林($P < 0.05$);常绿阔叶林土壤中酸杆菌门(Acidobacteria)的相对丰度显著高于毛竹纯林($P < 0.05$);竹茶混交林和毛竹纯林土壤中放线菌门(Actinobacteria)的相对丰度显著高于常绿阔叶林($P < 0.05$)。在属水平上,毛竹纯林土壤中浮霉菌门的 f_Gemmataceae_g_uncultured 和 f_Isosphaeraceae_g_uncultured、变形菌门(Proteobacteria)的 f_Xanthobacteraceae_g_uncultured 的相对丰度均显著高于常绿阔叶林($P < 0.05$)。常绿阔叶林土壤中酸杆菌门的 g_Subgroup_2 和 o_Acidobacteriales_g_uncultured 的相对丰度显著高于毛竹纯林($P < 0.05$)。

毛竹纯林土壤中 Ramicandelaber_longisporus 属的相对丰度显著高于常绿阔叶林($P < 0.05$);竹茶混交林土壤中 Piptocephalis_corymbifera 属和 Chytridiomycetes_X_sp. 属的相对丰度显著高于常绿阔叶林($P < 0.05$);常绿阔叶林土壤中 o_Agaricomycetes_g_uncultured 属的相对丰度显著高于竹茶混交林($P < 0.05$)。



Different lowercase letters in the figure indicated significant differences in the relative abundance of bacterial phylum and genus of different forest types ($P < 0.05$).

图2 3种林分类型土壤中门、属水平相对丰度排名前9的细菌组间差异比较

Fig. 2 Comparison of the inter-group differences in the top nine relative abundance of bacterial phylum and genus in soil of three stand types

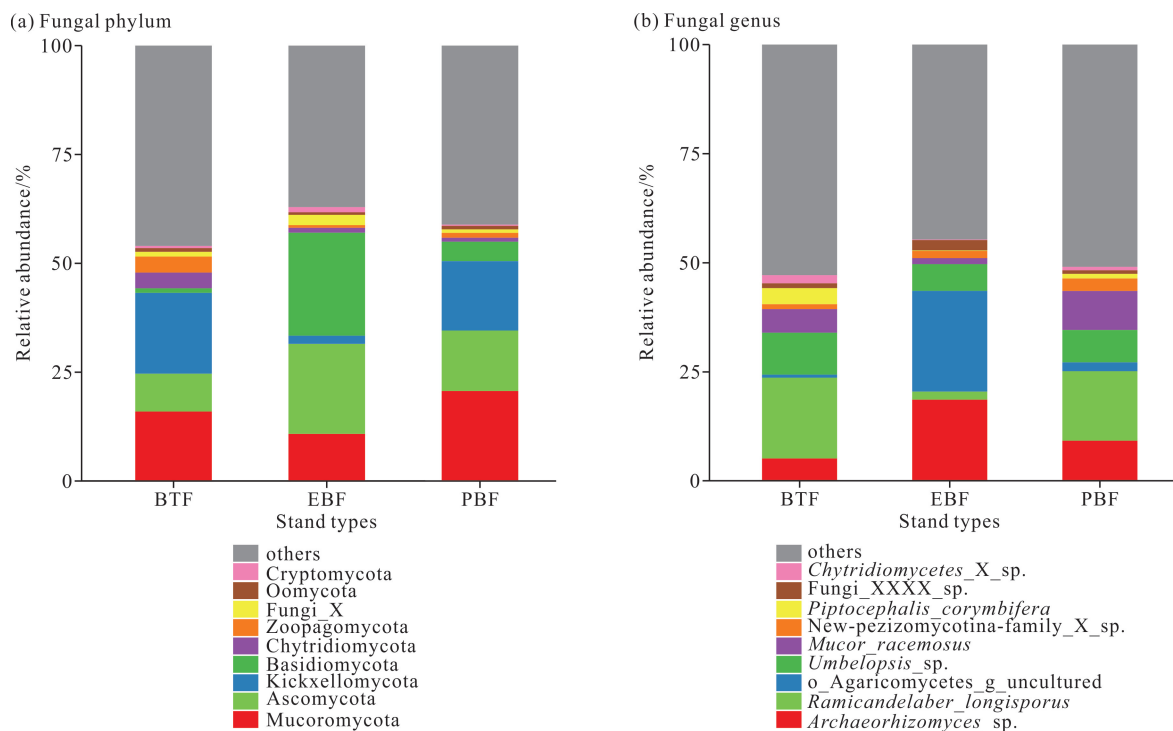
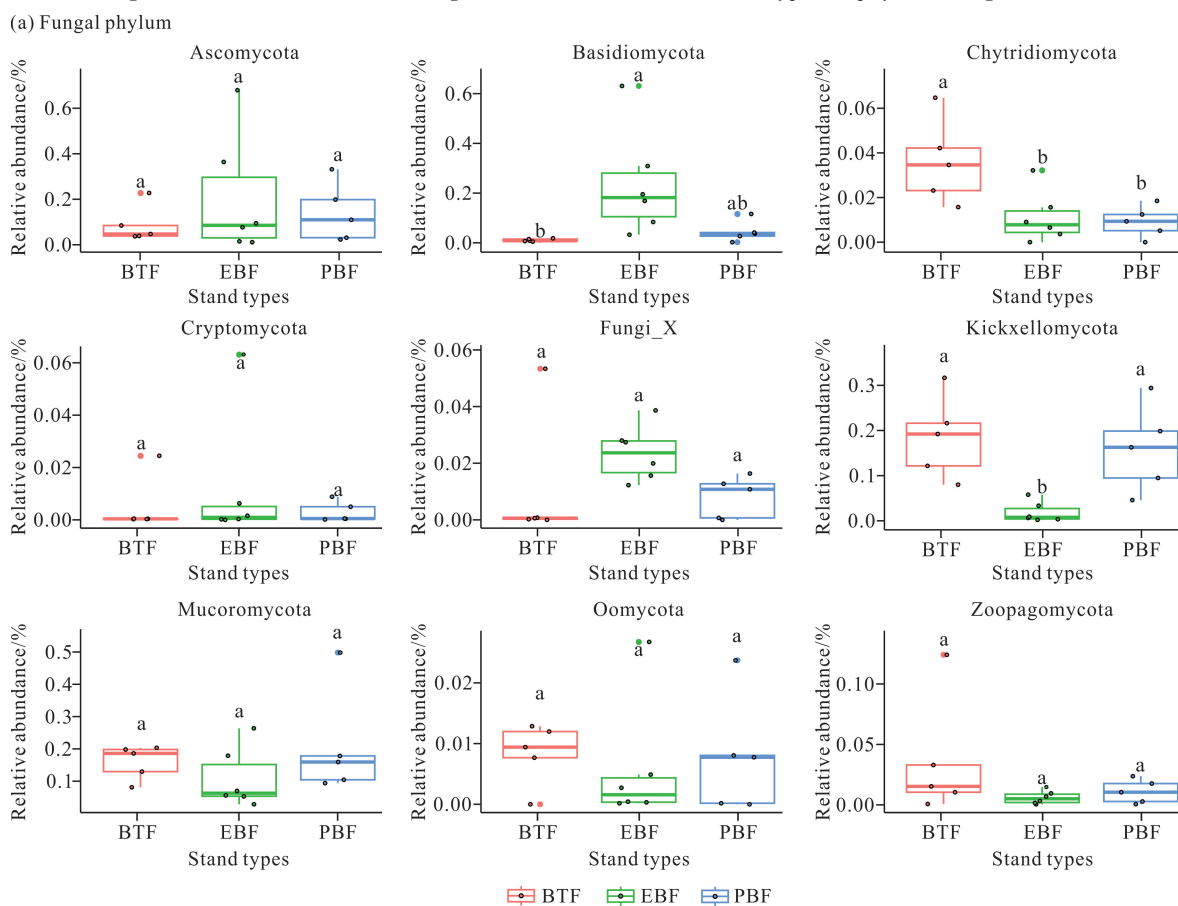
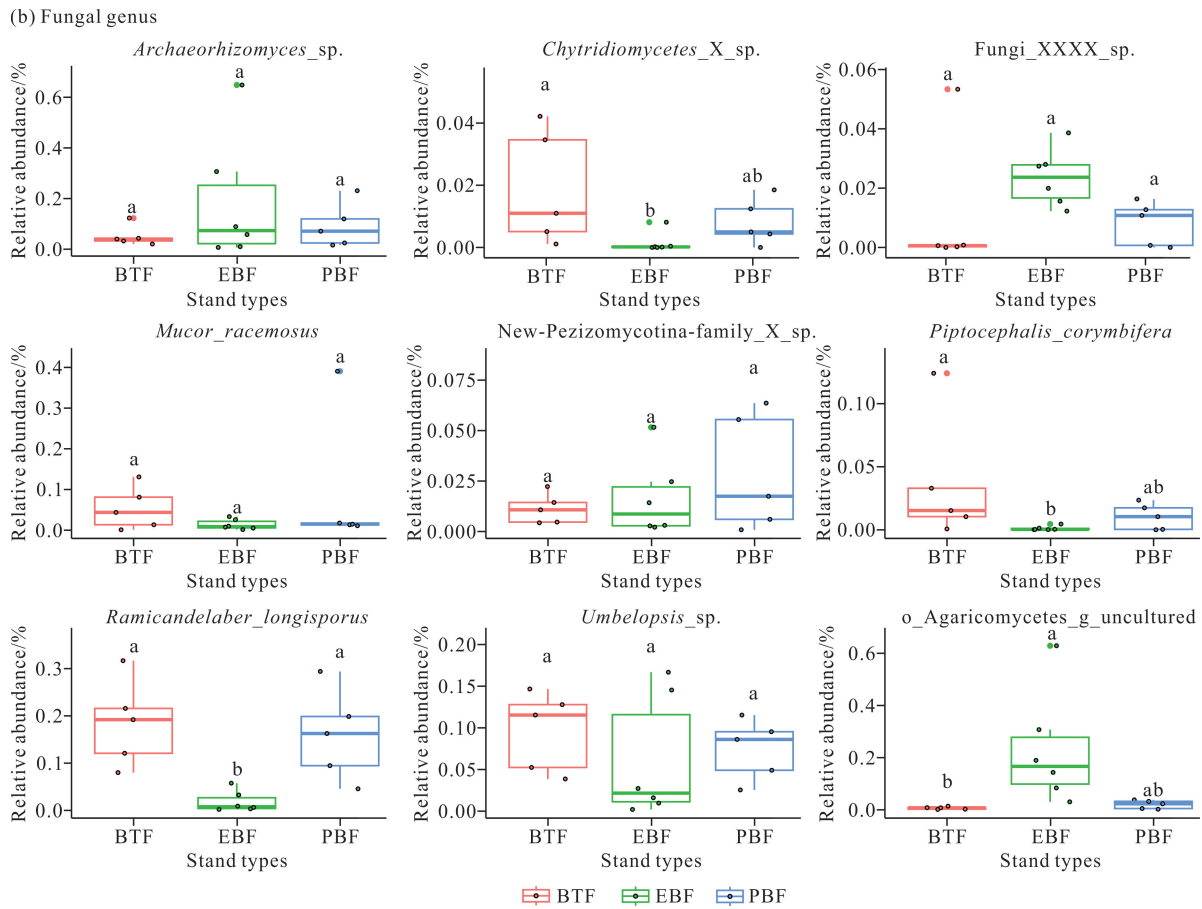


图3 3种林分类型土壤真菌群落门、属水平的相对丰度

Fig. 3 Relative abundance of fungal communities in three stand types at phylum and genus levels





Different lowercase letters in the figure indicated significant differences in the relative abundance of fungal phylum and genera of different stand types ($P < 0.05$).

图4 3种林分类型土壤中门、属水平相对丰度排名前9的真菌组间差异比较

Fig. 4 Comparison of the inter-group differences in the top nine relative abundance of fungal phylum and genus in soil of three stand types

2.1.2 不同林分类型土壤细菌和真菌群落的 Alpha 和 Beta 多样性

如表2所示,毛竹纯林和竹茶混交林土壤细菌群落的 Observed species 指数显著高于常绿阔叶林,分别提高 9.08% 和 14.02% ($P < 0.05$)。竹茶混交林

土壤细菌群落的香农指数显著高于常绿阔叶林 ($P < 0.05$)。常绿阔叶林土壤真菌群落的 Observed species 指数显著高于竹茶混交林 ($P < 0.05$)。3种林分类型土壤真菌群落的香农指数均无显著差异。

Table 2 Alpha diversity index of soil bacterial and fungal communities in different stand types

林分类型 Stand types	Observed species 指数 Observed species index		香农指数 Shannon index	
	细菌 Bacteria	真菌 Fungi	细菌 Bacteria	真菌 Fungi
EBF	931.400 ± 18.663b	88.670 ± 15.782a	5.700 ± 0.041b	2.860 ± 0.551a
PBF	1 016.000 ± 65.708a	75.200 ± 9.680ab	5.770 ± 0.128ab	3.070 ± 0.229a
BTF	1 062.000 ± 61.307a	73.000 ± 5.612b	5.880 ± 0.089a	2.940 ± 0.225a

Note: different lowercase letters indicate significant differences among different stand types ($P < 0.05$).

如图5所示,常绿阔叶林与毛竹纯林、竹茶混交林土壤细菌和真菌群落样本在 PCoA1 轴上明显分开

且距离较远,无交集。毛竹纯林和竹茶混交林土壤细菌和真菌群落在 PCoA1 轴上并没有明显分开,样本

距离较近且有交集。毛竹纯林和竹茶混交林土壤细菌群落大多数样本在 PCoA2 轴上有一定的距离。基于 Bray-Curtis 距离的置换多元方差分析结果显示(图 5), OTUs 水平上 3 种林分类型土壤细菌群落组成总体上差异极为显著($R^2=0.68, P=0.001$), 土壤真菌群落组成总体上差异极为显著($R^2=0.30, P=0.001$)。如表 3 所示, 3 种林分类型之间土壤细菌群落组成差异显著($P<0.05$), 竹茶混交林与毛竹纯林、常绿阔叶林之间的土壤真菌群落组成均差异显著($P<0.05$)。

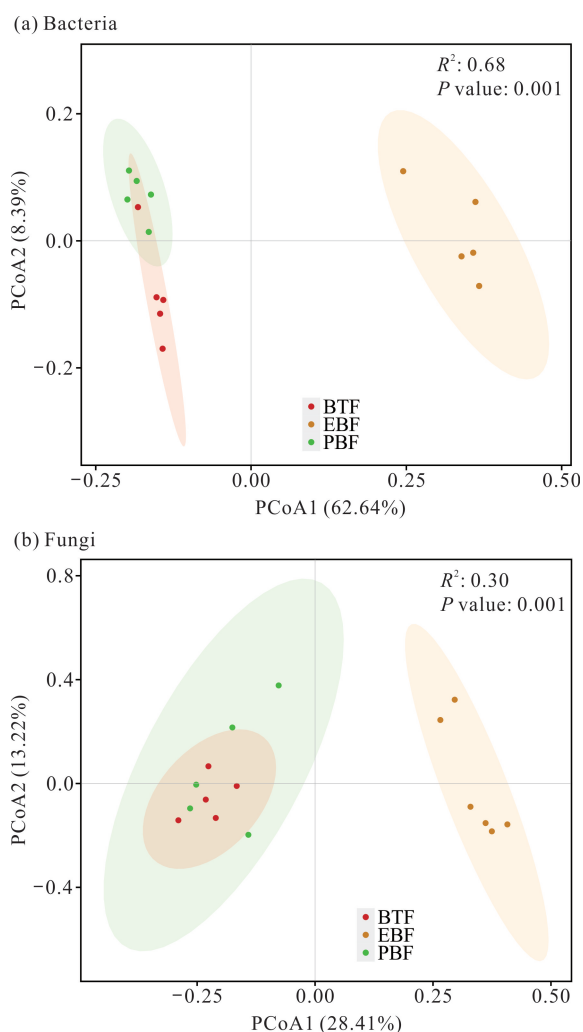


图 5 土壤细菌和真菌群落基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析

Fig. 5 Principal coordinate analysis of soil bacterial and fungal communities based on Bray-Curtis distance

表 3 不同林分类型土壤细菌和真菌群落基于 Bray-Curtis 距离的置换多元方差分析

Table 3 Multivariate analysis of variance based on Bray-Curtis distance displacement of soil bacterial and fungal communities in different stand types

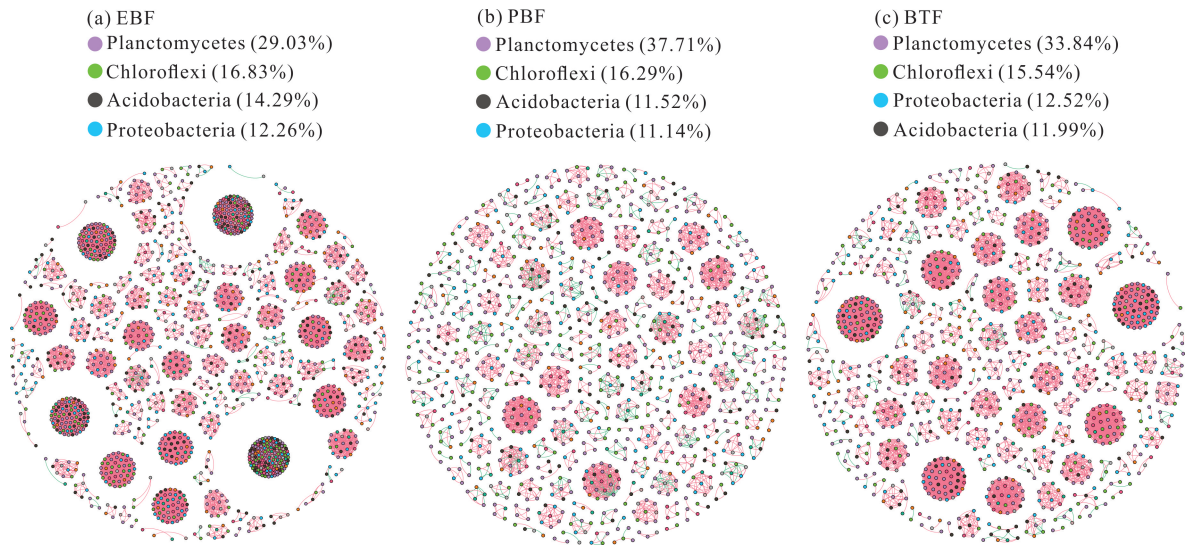
林分类型 Stand types	细菌 Bacteria		真菌 Fungi	
	R^2	P 值 P value	R^2	P 值 P value
PBF vs EBF	0.228	0.029 0	0.118	0.201
PBF vs BTF	0.673	0.019 5	0.364	0.021
EBF vs BTF	0.698	0.018 0	0.255	0.009

Note: $P<0.05$ showed that there was significant difference in soil microbial community among stand types.

2.2 不同林分类型土壤细菌和真菌的网络结构

图 6 中的节点代表土壤细菌群落中的门, 本研究选取节点占比高于 10% 的物种进行分析。节点之间的连线代表物种之间的相互作用关系(粉色为正相关, 绿色为负相关)。如图 6 和表 4 所示, 在细菌门水平上, 常绿阔叶林土壤细菌群落构建的网络由 1 533 个节点和 27 428 条相关连线组成, 相关关系中 99.30% 为正相关, 0.70% 为负相关。毛竹纯林土壤细菌群落构建的网络由 1 050 个节点和 3 202 条相关连线组成, 相关关系中 84.42% 为正相关, 15.58% 为负相关。竹茶混交林土壤细菌群落构建的网络由 1 126 个节点和 8 856 条相关连线组成, 相关关系中 98.43% 为正相关, 1.57% 为负相关。节点主要是浮霉菌门、绿弯菌门(Chloroflexi)、酸杆菌门和变形菌门。

图 7 中的节点代表土壤真菌群落中的门, 本研究选取节点占比高于 10% 的物种进行分析。节点之间的连线所表示的含义同图 6。如图 7 和表 4 所示, 真菌群落构建的网络节点中有许多未知的物种。常绿阔叶林土壤真菌群落构建的网络由 115 个节点和 191 条相关连线组成; 节点主要是子囊菌门(Ascomycota); 节点间相关关系全部为正相关。毛竹纯林土壤真菌群落构建的网络由 58 个节点和 73 条相关连线组成; 节点主要是子囊菌门和毛霉门(Mucoromycota); 相关关系中 98.63% 为正相关, 1.37% 为负相关。竹茶混交林土壤真菌群落构建的网络由 35 个节点和 26 条相关连线组成; 节点主要是子囊菌门、担子菌门和毛霉门; 相关关系中 84.62% 为正相关, 15.38% 为负相关。



Pink and green line represent positive and negative correlations, respectively.

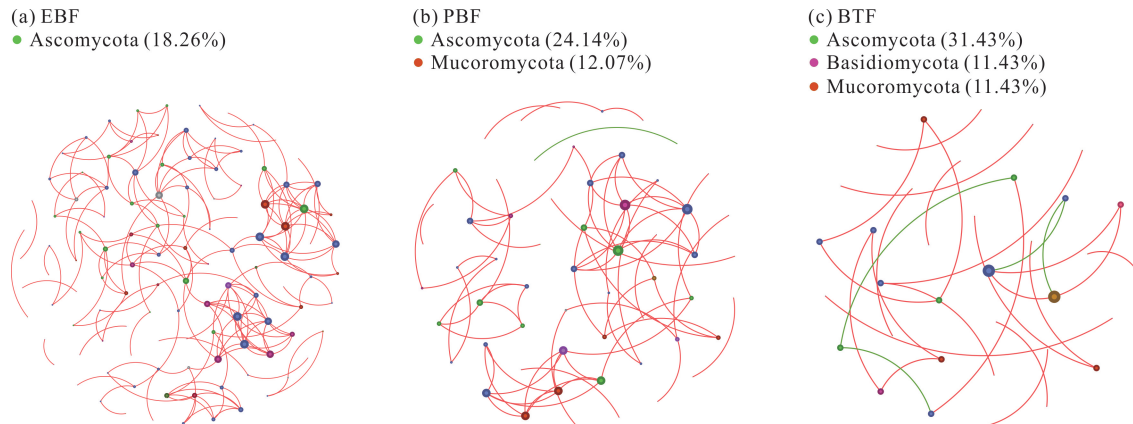
图 6 3种林分类型土壤细菌网络

Fig. 6 Soil bacteria network of three stand types

表 4 不同林分类型微生物群落分子生态网络的拓扑参数

Table 4 Topological parameters of molecular ecological network of microbial communities in different stand types

微生物群落 Microbial communities	林分类型 Stand types	节点数 Nodes	连接数 Links	正连接数 Positive links	平均连通度 Average degree	网络直径 Network diameter	模块性 Modularity	聚集系数 Clustering coefficient	平均路 径长度 Average path distance
Bacteria	EBF	1 533	27 428	27 236	35.783	1	0.841	1	1
	PBF	1 050	3 202	2 703	6.099	1	0.978	1	1
	BTF	1 126	8 856	8 717	15.73	1	0.917	1	1
Fungi	EBF	115	191	191	3.149	12	0.835	0.569	4.803
	PBF	58	73	72	2.517	5	0.843	0.745	1.785
	BTF	35	26	22	1.465	2	0.899	0.822	1.103



Pink and green line represent positive and negative correlations, respectively.

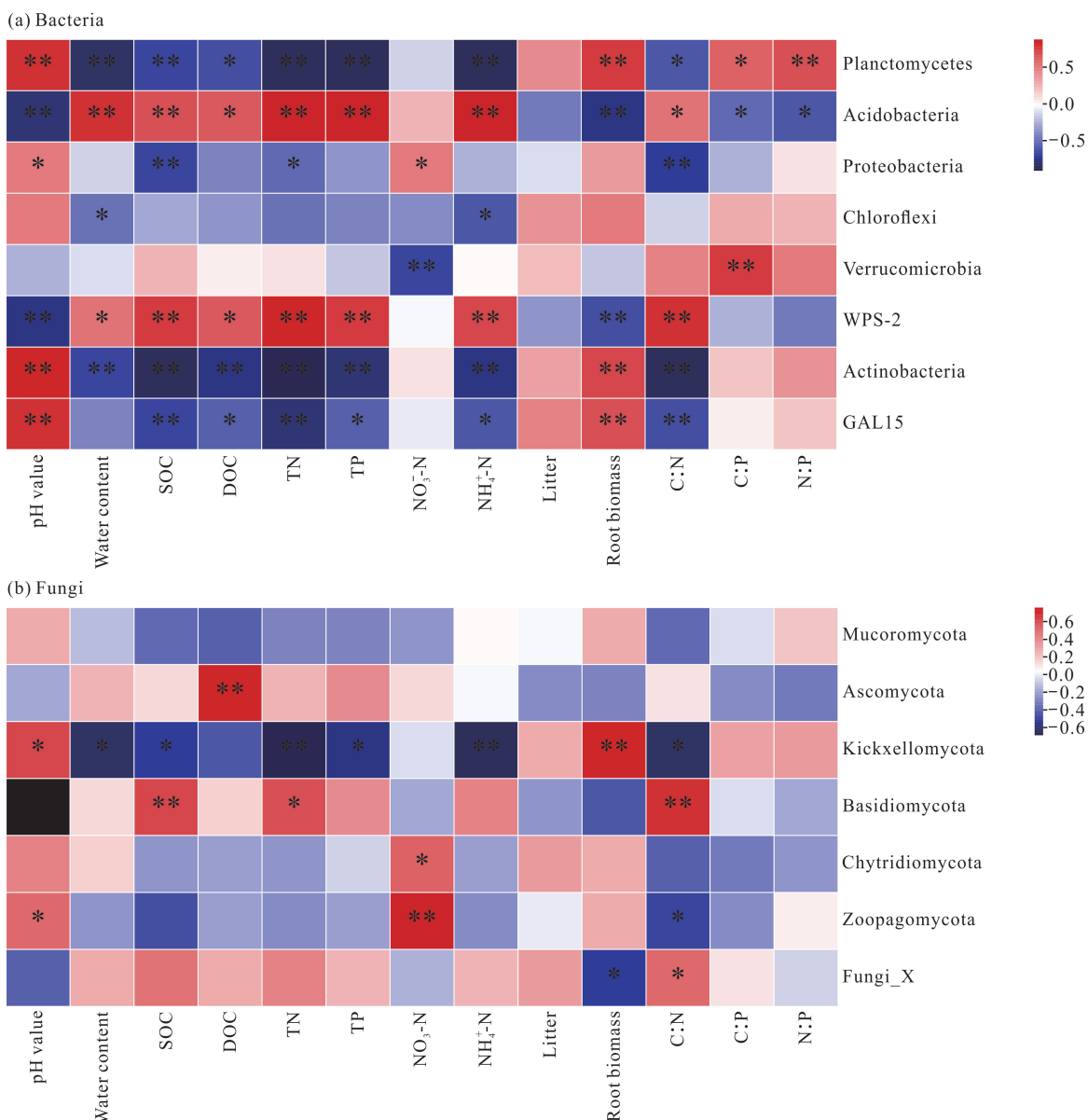
图 7 3种林分类型土壤真菌网络

Fig. 7 Soil fungi network of three stand types

2.3 土壤细菌和真菌与土壤理化性质分析

如图 8(a)所示,细菌门水平上浮霉菌门的相对丰度与 pH 值、根系生物量和 N:P 呈极显著正相关;与有机碳、全氮、全磷、土壤含水率和铵态氮呈极显著负相关。酸杆菌门的相对丰度与有机碳、土壤含水率、铵态氮、全氮和全磷呈极显著正相关,与 pH 值和根系生物量呈极显著负相关。变形菌门的相对丰度与有机碳、C:N 呈极显著负相关。放线菌门的相

对丰度与 pH 值、根系生物量呈极显著正相关;与土壤含水量、有机碳、可溶性有机碳、全氮、全磷、铵态氮和 C:N 呈极显著负相关。如图 8(b)所示,真菌门水平上子囊菌门的相对丰度与可溶性有机碳呈极显著正相关;梳霉门的相对丰度与根系生长量呈极显著正相关,与全氮和铵态氮呈极显著负相关。担子菌门的相对丰度与有机碳、C:N 呈极显著正相关。



* $P < 0.05$, indicates that there is significant difference in soil microbial community among stand types; * * $P < 0.01$, indicates that the difference of soil microbial community among stand types is very significant.

图 8 细菌、真菌优势菌门与理化因子的关系热图

Fig. 8 Heatmap of the relationship between dominant bacterial and fungal phylum and physicochemical factors

RDA 结果(图 9)显示:土壤理化性质解释了土壤细菌群落变异的 80.03%,前两个排序轴累计解释

了土壤细菌群落变异的 51.52%,有机碳、pH 值和硝态氮显著影响土壤细菌群落变异($P < 0.05$)。土壤

理化性质解释了土壤真菌群落变异的 69.65%, 前两个排序轴累计解释了土壤真菌群落变异的 32.08%, 有机碳和 pH 值显著影响土壤真菌群落变异 ($P < 0.05$)。

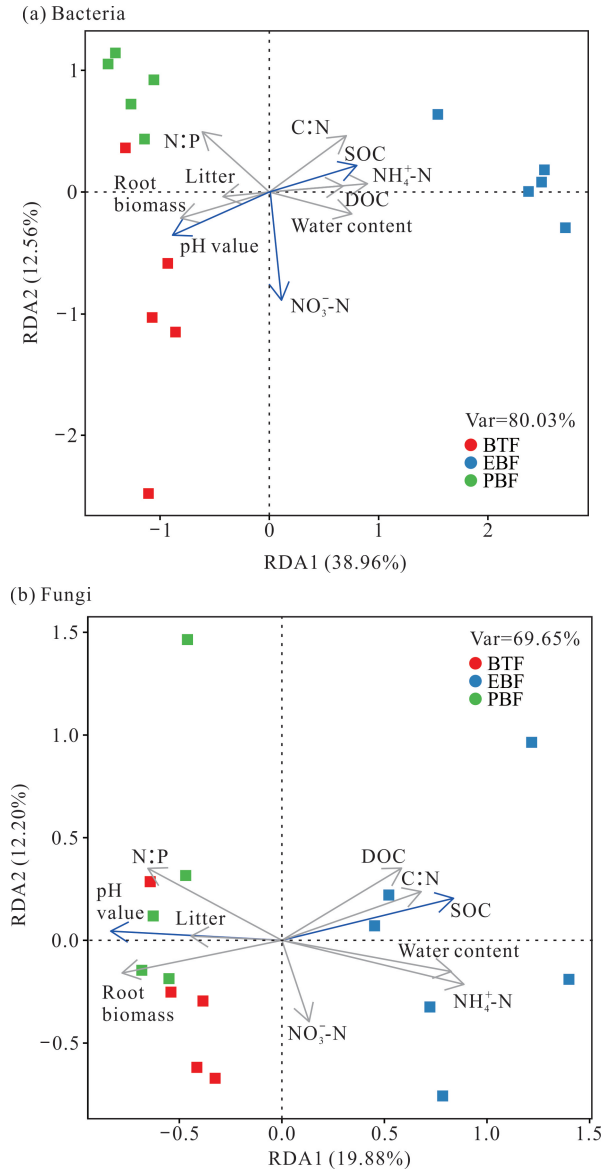


图9 土壤细菌、真菌与土壤理化因子冗余分析

Fig. 9 Redundancy analysis of soil bacteria, fungi and soil physicochemical factors

3 讨论

本研究表明,土地利用变化会影响毛竹林土壤细菌和真菌群落,且常绿阔叶林转为毛竹纯林对土壤微生物的影响高于将毛竹纯林改造为竹茶混交林。这种现象同样出现于其他地区的毛竹林土地利用变化过程^[17]。这可能是由于微生物自身特性对环境的改变产生响应,同时环境改变导致土壤有机质数量和和

量都发生变化,有机质作为底物进而改变了微生物群落结构^[18,19]。例如,酸杆菌门作为常绿阔叶林的优势菌群,对环境变化较为敏感^[20],主要参与有机质分解^[21],它们大多属于生长较慢的寡营养细菌,在环境改变的情况下容易被其他生长较快的微生物取代^[7,22];在本研究中常绿阔叶林转为毛竹纯林后酸杆菌门的相对丰度下降了 64.31% ($P < 0.05$)。土壤 pH 值是影响微生物生长的关键因素,微生物都有其适宜的 pH 值范围,有研究表明 pH 值升高有利于放线菌门细菌繁殖^[23]。在本研究中浮霉菌门、放线菌门的相对丰度与 pH 值呈极显著正相关 ($P < 0.05$),常绿阔叶林转为毛竹纯林后,浮霉菌门和放线菌门的相对丰度分别提高了 87.87% 和 117.65% ($P < 0.05$)。这可能是常绿阔叶林转为毛竹纯林后,土壤 pH 值显著升高 ($P < 0.05$),土壤酸性降低,有利于不耐酸性土壤的微生物生长。并且本研究中浮霉菌门、放线菌门的相对丰度与根系生物量呈极显著正相关 ($P < 0.05$),而毛竹由于根系发达,竹林细根的生长和周转速度均快于常绿阔叶林^[24,25],这可能也是浮霉菌门和放线菌门相对丰度增加的原因之一。在真菌方面,担子菌门的相对丰度往往与土壤养分密切联系,作为菌根真菌的重要成员,它能够拮抗植物根部病原菌,防止根部病原菌对植物生长产生不利影响,为植物的生长提供健康的土壤微生物生态环境^[26,27]。常绿阔叶林转为毛竹纯林的过程中,担子菌门的相对丰度有降低的趋势;毛竹纯林改造为竹茶混交林后,担子菌门的相对丰度继续降低,最终竹茶混交林土壤中担子菌门的相对丰度显著低于常绿阔叶林土壤 ($P < 0.05$),可能是频繁的人为扰动不利于土壤中植物纤维素的累积且不利于土壤和植被环境的稳定,而较为稳定的林地环境以及植物残体的累积才有利于担子菌门的生长^[27]。

常绿阔叶林转为毛竹纯林提高了林地土壤细菌多样性,但会使真菌多样性下降,说明细菌群落与真菌群落之间对这种干扰的适应性存在差异,这可能与细菌和真菌具有不同的营养偏好和抗干扰能力有关^[26]。徐凡迪等^[28]研究表明在针叶林、针阔混交林和常绿阔叶林中,受人为干扰较强的针叶林土壤具有更高的细菌丰富度和多样性。干扰越强,越能动摇优势菌群的地位,形成生态位的空缺,从而促进细菌多样性提高。本研究结果与上述研究结果一致,3种林分类型受干扰的强度排序为竹茶混交林 > 毛竹纯林 > 常绿阔叶林,人为干扰越强,细菌多样性越高。

真菌喜欢偏酸性的土壤^[29],而在本研究中将常绿阔叶林转为毛竹纯林会使土壤 pH 值升高($P < 0.05$),不利于真菌生长。有研究表明真菌在凋落物分解上起重要作用^[30,31],而毛竹凋落物的质量和周转率均低于常绿阔叶林凋落物^[32],这可能是本研究中土壤真菌群落丰富度降低的原因之一。毛竹纯林改造为竹茶混交林对土壤细菌和真菌多样性影响较小,这主要是因为竹-茶混交并没有改变毛竹在乔木层的主导地位,而毛竹的凋落物和根系生物量深刻影响着土壤环境和微生物。

土地利用变化显著改变微生物共生网络的稳定性和复杂性^[33]。常绿阔叶林转为毛竹纯林会造成细菌和真菌群落的稳定性下降、协同作用减弱,这可能是由于土壤养分下降以及优势菌群变化使得细菌与真菌之间的竞争加剧。这种稳定性下降的现象在毛竹入侵常绿阔叶林的过程中也有发现^[34]。但是毛竹纯林改造为竹茶混交林会使土壤细菌群落的稳定性提高、协同作用增强,分析认为毛竹纯林经营模式中周期性地清除林下凋落物不利于土壤的稳定,而茶树作为竹农的重要经济来源,不会被砍伐,且混种模式提高了地下资源利用率^[35],因而维持了毛竹林林下土壤细菌群落的稳定性。Ding 等^[36]研究发现杉木(*Cunninghamia lanceolata*)混交林土壤细菌群落的稳定性比杉木纯林更高、群落协同作用更强,同样表明了扰动对细菌群落具有积极作用。将毛竹纯林改造为竹茶混交林会使土壤真菌群落的稳定性下降且真菌之间的竞争继续加剧,说明真菌与细菌对干扰的反馈机制存在差异性。与细菌相比,真菌群落对树木凋落物的依赖性更强,并且很多真菌可以与树种根系共生形成菌根^[37],而毛竹林的凋落物质量差可能是毛竹林土壤真菌群落稳定性降低和竞争加强的原因。也有研究表明土壤真菌群落响应滞后于细菌^[38],对于土壤细菌和真菌群落的响应需要差异性对待研究。

土壤环境因素是影响微生物群落多样性和稳定性变化的关键。本研究中土壤理化性质较好地解释了土壤细菌群落的变异,解释度高达 80.03%。其中,土壤有机碳和 pH 值是影响微生物群落多样性的环境因子。土壤有机碳是微生物生长的重要养分,其含量越高越有利于促进微生物生长。不同微生物对不同酸碱度土壤的适应能力也不相同,土地利用变化改变了土壤 pH 值,间接影响微生物的群落结构。

4 结论

毛竹林土壤细菌和真菌群落多样性对土地利用

变化具有明显的差异性响应。常绿阔叶林转为毛竹纯林会增加土壤细菌的多样性,同时造成土壤细菌和真菌群落的稳定性降低、拮抗作用增强。毛竹纯林改造为竹茶混交林后,土壤细菌群落的多样性和稳定性以及细菌群落内的协同作用均有一定的提升;但真菌群落存在相反响应。土壤有机碳和 pH 值是影响土壤微生物群落的主要因素。因此,毛竹林管理应注重优化土壤微生物群落组成,以提升土壤微生物群落的稳定性和土壤质量。而竹茶混交改造在一定程度上可以提升毛竹纯林土壤细菌的稳定性 and 土壤质量。

参考文献

- [1] 国家林业和草原局. 中国森林资源报告(2014—2018) [M]. 北京:中国林业出版社,2019.
- [2] 蔡春菊,范少辉,刘广路,等. 竹林复合经营研究和发展现状[J]. 世界竹藤通讯,2018,16(5):47-52.
- [3] 张薇,魏海雷,高洪文,等. 土壤微生物多样性及其环境影响因子研究进展[J]. 生态学杂志,2005,24(1):48-52.
- [4] 周桔,雷霆. 土壤微生物多样性影响因素及研究方法的现状与展望[J]. 生物多样性,2007,15(3):306-311.
- [5] 张雯雯,徐军,董丰收,等. 茅寮磺隆对水稻田土壤微生物群落功能多样性的影响[J]. 农业环境科学学报,2014,33(9):1749-1754.
- [6] 王光华,金剑,徐美娜,等. 植物、土壤及土壤管理对土壤微生物群落结构的影响[J]. 生态学杂志,2006,25(5):550-556.
- [7] 施宇森,王杉杉,方伟,等. 基于 Meta 分析研究毛竹入侵致土壤 pH 提升及养分和微生物群落结构的变化[J]. 土壤学报,2024,61(3):862-877.
- [8] CHANG E H, CHIU C Y. Changes in soil microbial community structure and activity in a cedar plantation invaded by moso bamboo [J]. Applied Soil Ecology, 2015,91:1-7.
- [9] 马鑫茹,郑旭理,郑春颖,等. 毛竹扩张对常绿阔叶林土壤微生物群落的影响[J]. 应用生态学报,2022,33(4):1091-1098.
- [10] 曹小青,王亮,孙孟瑶,等. 不同年限毛竹-白及复合系统土壤微生物群落多样性特点[J]. 中国土壤与肥料,2022(1):147-154.
- [11] 刘鑫铭,饶惠玲,丁新新,等. 不同混交类型对毛竹林土壤有机碳和土壤呼吸的影响[J]. 应用与环境生物学报,2021,27(1):71-80.
- [12] 漆良华,范少辉,杜满义,等. 湘中丘陵区毛竹纯林、毛竹-杉木混交林土壤有机碳垂直分布与季节动态[J]. 林业科学,2013,49(3):17-24.
- [13] 刘广路,范少辉,官凤英,等. 闽西北不同类型集约经营

- 毛竹林土壤环境特征[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2010, 34(5): 17-22.
- [14] 汪结超, 曾德亮, 陈怀平. 太湖县毛竹林下复合经营的研究[J]. 安徽林业科技, 2019, 45(3): 45-47.
- [15] 曹意, 丁苏雅, 覃云斌, 等. 竹茶混交模式对表层土壤有机碳储量及组分的影响[J]. 广西植物, 2023, 43(9): 1668-1677.
- [16] 蒋玉凤. 民族团结进步事业的成功实践: 桂林兴安县漓江瑶族乡和谐发展模式探析[J]. 中共桂林市委党校学报, 2009, 9(3): 48-51.
- [17] WANG X, SASAKI A, TODA M, et al. Changes in soil microbial community and activity in warm temperate forests invaded by moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) [J]. Journal of Forest Research, 2016, 21: 235-243.
- [18] RASCHE F, KNAPP D, KAISER C, et al. Seasonality and resource availability control bacterial and archaeal communities in soils of a temperate beech forest [J]. The ISME Journal, 2011, 5: 389-402.
- [19] LAUBER C L, RAMIREZ K S, AANDERUD Z, et al. Temporal variability in soil microbial communities across land-use types [J]. The ISME Journal, 2013, 7(8): 1641-1650.
- [20] 徐墨馨, 叶丽丽, 陈永山, 等. 典型砷污染场地及周边生境土壤微生物群落结构及分子网络特征[J]. 生态学杂志, 2024, 43(5): 1426-1433.
- [21] 邓娇娇, 周永斌, 殷有, 等. 辽东山区典型人工针叶林土壤细菌群落多样性特征[J]. 生态学报, 2019, 39(3): 997-1008.
- [22] 刘彩霞, 董玉红, 焦如珍. 森林土壤中酸杆菌门多样性研究进展[J]. 世界林业研究, 2016, 29(6): 17-22.
- [23] 赵晓蕊, 吴华勇, 张甘霖. 典型网纹红土结构土壤细菌群落及其生态网络特征[J]. 土壤, 2022, 54(5): 986-992.
- [24] 方韬, 李永春, 姚泽秀, 等. 种植阔叶树种和毛竹对土壤有机碳矿化与微生物群落结构的影响[J]. 应用生态学报, 2021, 32(1): 82-92.
- [25] 刘骏, 杨清培, 余定坤, 等. 细根对竹林-阔叶林界面两侧土壤养分异质性形成的贡献[J]. 植物生态学报, 2013, 37(8): 739-749.
- [26] 王玖程, 王兴明, 董思奇, 等. 吉林省中部地区退耕还林对黑土土壤细菌和真菌群落结构的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2023, 40(4): 917-923.
- [27] 张蕾, 王强, 杨新月, 等. 黄土丘陵区退耕还林对土壤真菌群落的影响[J]. 环境科学, 2023, 44(3): 1758-1767.
- [28] 徐凡迪, 李帅锋, 苏建荣. 云南松林次生演替阶段土壤细菌群落的变化[J]. 应用生态学报, 2021, 32(3): 887-894.
- [29] 陈法霖, 郑华, 欧阳志云, 等. 土壤微生物群落结构对凋落物组成变化的响应[J]. 土壤学报, 2011, 48(3): 603-611.
- [30] 陈法霖, 张凯, 郑华, 等. PCR-DGGE 技术解析针叶和阔叶凋落物混合分解对土壤微生物群落结构的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2011, 17(2): 145-150.
- [31] 管鸿智, 黄荣珍, 朱丽琴, 等. 红壤区不同生态恢复林分的土壤微生物群落差异[J]. 森林与环境学报, 2023, 43(2): 177-184.
- [32] SONG Q N, OUYANG M, YANG Q P, et al. Degradation of litter quality and decline of soil nitrogen mineralization after moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) expansion to neighboring broadleaved forest in subtropical China [J]. Plant and Soil, 2016, 404: 113-124.
- [33] YANG Y, CHAI Y B, XIE H J, et al. Responses of soil microbial diversity, network complexity and multifunctionality to three land-use changes [J]. Science of the Total Environment, 2023, 859: 160255.
- [34] LI S Y, XIE D, GE X G, et al. Altered diversity and functioning of soil and root-associated microbiomes by an invasive native plant [J]. Plant and Soil, 2022, 473: 235-249.
- [35] EHRMANN J, RITZ K. Plant:soil interactions in temperate multi-cropping production systems [J]. Plant and Soil, 2014, 376: 1-29.
- [36] DING K, ZHANG Y T, LIU H Y, et al. Soil bacterial community structure and functions but not assembly processes are affected by the conversion from mono-specific *Cunninghamia lanceolata* plantations to mixed plantations [J]. Applied Soil Ecology, 2023, 185: 104775.
- [37] 宋战超, 王晖, 刘世荣, 等. 南亚热带混交人工林树种丰富度与土壤微生物多样性和群落组成的关系[J]. 生态学报, 2020, 40(22): 8265-8273.
- [38] 于晶晶, 丛微, 丁易, 等. 不同干扰方式下热带雨林土壤微生物群落自然恢复特征和构建机制[J]. 生态学杂志, 2023, 42(3): 534-543.

Variation Characteristics of Microbial Community in the Surface Soil of Different Stand Types

HE Xinnuo^{1,2,3}, QIN Yunbin^{1,2,3} * , MA Jiangming^{1,2,3}, SUN Chenxi^{1,2}, DING Suyu^{1,2,3},
PAN Yu^{1,2}, HUANG Huixin^{1,2}, PAN Xinru^{1,2}, JIANG Xuefang^{1,2}, GAO Yufan^{1,2}

(1. Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education, Guilin, Guangxi, 541006, China; 2. Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi, 541006, China; 3. Institute for Sustainable Development and Innovation, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi, 541006, China)

Abstract: In recent years, high economic benefits is driving the transformation of management mode of pure Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) forests to mixed forests. However, the variations of soil quality and soil microbial community in response to such land use changes have not been fully understood, which restricts the sustainable development of the composite management model of bamboo forests. The space-for-time substitution method was employed to study the variation characteristics of soil microbial community under the transformation of evergreen broad-leaved forest into pure Moso bamboo forest and the transformation of pure Moso bamboo forest into bamboo-tea mixed forest, which aimed to provide a theoretical basis for the composite management of Moso bamboo forests. Furthermore, the key environmental factors affecting the variations of soil microbial community were studied. The results showed that compared with the evergreen broad-leaved forest, the pure Moso bamboo forest demonstrated significant variations of soil bacterial and fungal community composition, in which the bacterial Observed species index increased by 9.08%, and the bacterial and fungal community networks presented decreased nodes and increased edges of negative correlations. At the same time, soil nutrients were reduced. After the pure Moso bamboo forest was transformed into the bamboo-tea mixed forest, the soil nutrients and the soil bacterial community stability and synergism were improved to a certain extent. Redundancy Analysis (RDA) showed that Soil Organic Carbon (SOC) and pH value were the main factors affecting the soil microbial community. Therefore, compared with the evergreen broad-leaved forest, the pure Moso bamboo forest needs more management efforts to improve soil microbial stability and soil quality. The transformation of pure Moso bamboo forest to bamboo-tea mixed forest improves the stability of soil bacterial community and promotes the restoration of soil quality to some extent.

Key words: *Phyllostachys edulis* forest; evergreen broad-leaved forest; bamboo-tea mixed forest; soil microbial community

责任编辑:梁 晓



微信公众号投稿更便捷

联系电话:0771-2503923

邮箱:gxkx@gxas.cn

投稿系统网址: <http://gxkx.ijournal.cn/gxkx/ch>