#### DOI: 10.5846/stxb201803090471

邓娇娇,周永斌,殷有,魏亚伟,秦胜金,朱文旭.辽东山区典型人工针叶林土壤细菌群落多样性特征.生态学报,2019,39(3): - . Deng J J, Zhou Y B, Yin Y, Wei Y W, Qin S J, Zhu W X.Soil bacterial community structure characteristics in coniferous forests of Montane Regions of eastern Liaoning Province, China.Acta Ecologica Sinica,2019,39(3): - .

# 辽东山区典型人工针叶林土壤细菌群落多样性特征

邓娇娇<sup>1,2</sup>,周永斌<sup>1,2</sup>,殷 有<sup>1,2</sup>,魏亚伟<sup>1,2</sup>,秦胜金<sup>1,2</sup>,朱文旭<sup>1,2,\*</sup>

1 沈阳农业大学林学院,沈阳 110161

2 中国森林生态系统监测网络辽宁辽河平原森林生态系统定位研究站,昌图 112500

摘要:为揭示不同人工林树种对土壤养分和土壤微生物群落的影响,采用 Illumina MiSeq 高通量测序和 OTU 分析法比较辽东山 区白石砬子自然保护区落叶松人工林(LGe)和红松人工林(PKe),以及辽宁省森林经营研究所实验林场落叶松人工林(LGd) 和红松人工林(PKd)土壤细菌群落结构的差异,同时测定土壤理化性质,探讨土壤细菌群落结构、树种和土壤环境因子的相关 性。研究结果表明:(1)LGe 和 PKe 土壤全碳、全氮和碱解氮的含量无显著差异,LGd 显著高于 PKd。(2)从群落组成来看,该 地区落叶松和红松人工林中土壤主要由 34 个门类群的菌群组成,优势菌群包括变形菌门、放线菌门、酸杆菌门、绿弯菌门、疣微 菌门和芽单胞菌门。(3)从群落结构来看,LGe 和 PKe 土壤细菌的多样性和丰富度指数无显著差异,PKd 的多样性指数显著极 高于 LGd,丰富度指数无显著差异,且 Metastas 分析结果表明,较 LGd 和 PKd 相比,LGe 和 PKe 在门水平和属水平上显著差异 的个数较少,表现为趋同性。(4)优势细菌类群相对丰度和土壤理化性质的 RDA 和相关性分析表明,土壤 pH、全氮、碱解氮的 含量以及 C/N 是本区针叶林细菌群落结构的主要影响因子。综合分析表明,在保护区选择单一树种落叶松或红松造林对改善 土壤养分及优化微土壤细菌群落结构无显著差异,而在实验林场选择落叶松更有利于提高土壤肥力。 关键词; 辽东山区;针叶林;高通量测序;细菌群落结构

# Soil bacterial community structure characteristics in coniferous forests of Montane Regions of eastern Liaoning Province, China

DENG Jiaojiao<sup>1,2</sup>, ZHOU Yongbin<sup>1,2</sup>, YIN you<sup>1,2</sup>, WEI Yawei<sup>1,2</sup>, QIN Shengjin<sup>1,2</sup>, ZHU Wenxu<sup>1,2,\*</sup> 1 College of Foresty, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China

2 Research Station of Liaohe-River Plain Forest Ecosystem, Chinese Forest Ecosystem Research Network, Changtu 112500, China

Abstract: To determine the effect of different coniferous plantations on the soil characteristics and diversity and community structure of soil microorganisms, Illumina MiSeq high-throughput sequencing and OTU analysis were used to assess the structure of the microbial community in *Larix gmelinii* and *Pinus koraiensis* forests in the Baishilazi Nature Reserve (LGe, PKe) and the experimental forest farm of Liaoning Institute of Forest Management (LGd, PKd) in the montane region of eastern Liaoning Province, China. Soil physiochemical properties were determined to analyze the relationship among bacterial community structures, forest types, and soil environmental factors. Ours results showed that (1) soil total carbon, total nitrogen, and available nitrogen contents in LGe was not significantly different from Pke, and LGd was significantly (P<0.01) higher than PKd; (2) 34 different bacterial phyla were identified in the soil of *L. olgensis* and *P. koraiensis* forests in this area. The dominant bacterial groups were *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Acidobacteria*, *Chloroflexi*, *Verrucomicrobia*, and Gemmatimonadetes; (3) structurally, there was no significant difference in diversity and richness

基金项目:由辽宁省博士启动基金(20170520064),国家科技支撑计划(2015BAD07B030103);辽宁省宜林地营林决策平台构建及示范项目 (201304216)

收稿日期:2018-03-09; 网络出版日期:2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhuwenxu.315@ 163.com

http://www.ecologica.cn

indexes between LGe and PKe. The diversity indexes of the soil microbes in LGd were significantly higher than that in PKd, and there was no remarkable difference in richness indexes between them. The results of the Metastats analysis showed that the number of significantly different phyla and genera between LGe and PKe were relatively few, exhibiting a converging trend, than that of LGd and PKd; (4) redundant and correlation analyses indicated that soil pH, TN, AN content, and C/ N were the main factors that correlated with microbial community structure of coniferous forests in this region. We concluded that planting *L. gmelinii* had no significant difference in increasing soil nutrients and improving bacterial community structure with *P. koraiensis* in Baishilazi Nature Reserve. However, *L. gmelinii* was remarkably more conducive to soil nutrient accumulation than *P. koraiensis* in the experimental forest farm.

Key Words: montane region; eastern Liaoning Province; coniferous forest; high - throughput sequencing; bacterial community structure

人工林是辽东山区典型的植被类型之一,20世纪 50年代以来,由于人类生产生活对木材需求的不断增加,该地区原始森林被逐渐砍伐破坏,大量红松阔叶林转化为落叶松(Larix olgensis)和红松(Pinus koraiensis) 人工纯林,随着天然阔叶林被人工林取代,加上造林后管理措施的影响,土壤微生物群落结构、种群多样性及 功能会随着土壤质量发生改变,进而反映出一个生态系统土壤受损程度或恢复潜力。提高人工林的生态功 能,维持高效的人工林生态系统一直是当前该地区的重要任务,针对不同人工林,对土壤微生物群落结构变化 进行监测,可为实现退化土壤生态系统恢复和人工林可持续经营提供理论基础,而目前有关辽东地区土壤微 生物群落结构、多样性对不同人工林类型变化的响应方面较少。因此,研究该区不同人工林生态系统中土壤 微生物的变化规律对认识生态系统恢复具有重要意义<sup>[1]</sup>。

土壤微生物是土壤生态系统的重要组成部分<sup>[2]</sup>,参与有机质分解、养分元素循环以及能量转换<sup>[3-5]</sup>,在维持生态系统生产力、功能及稳定性等方面起着重要作用<sup>[6-7]</sup>,是衡量土壤质量和生产力的关键指标<sup>[8]</sup>。因此,研究土壤微生物对了解土壤质量保育、土壤元素周转具有重要意义。在土地覆被过程中,气候因子、土壤特性、植被群落结构和多样性都会影响土壤微生物群落结构<sup>[9-10]</sup>。同一气候条件下,植被类型是影响土壤微生物群落的重要因素<sup>[11]</sup>,不同植被类型凋落物的质量和根系分泌物差异较大,进而对土壤微生物群落产生影响<sup>[12]</sup>。有研究表明,不同树种会对土壤微生物生物量、微生物群落结构和微生物活性产生影响<sup>[13-15]</sup>,阔叶林地土壤微生物的数量远远高于针叶林地<sup>[16]</sup>,不同针叶林土壤细菌群落结构和物种多样性具有显著差异<sup>[17]</sup>,而有关不同针叶人工林对土壤养分及微生物群落的影响机制尚不明确,因此通过研究不同树种土壤细菌群落及土壤养分的关系将有助于提高树种对土壤肥力的改善认识,对管理和调控人工林和土壤生态恢复具有重要意义。

本研究选择辽东山区白石砬子自然保护区立地条件相同的落叶松人工林(LGe)和红松人工林(PKe),以 及辽宁省森林经营研究所实验林场立地条件相同的落叶松人工林(LGd)和红松人工林(PKd)为研究对象,通 过比较不同人工林土壤养分及细菌群落结构的差异,探索土壤微生物对不同人工林的响应,探明不同树种造 林恢复对土壤养分及土壤微生物群落结构的影响,旨在为该区人工林生态系统的经营管理及保护提供理论 依据。

## 1 研究地区与研究方法

#### 1.1 研究区概况

该研究区域位于辽东地区,属温带季风气候,四季分明,年平均气温 6.5℃,平均降雨 926—1100 mm,无霜 期 127—140 d,研究区概况见表 1。

			表1 研	究区概况				
		Table 1	Survey of s	stands in stu	dy areas			
研究区 Study areas	林分类型 Stand type	地理坐标 Geographic coordinates	海拔 Altitude/m	郁闭度 Crown density/%	林龄 Foreat age	林分密度 Stand density/ (株/hm <sup>2</sup> )	平均胸径 Mean DBH	草本盖度 Herb coverage/%
白石砬子自然保护区	LGe	40°54′46″N,	734.5	85	51	2475	24.17	100
Baishilazi Nature Reserve	РКе	124°47′00″E	734.5	85	51	2475	23.68	100
辽宁省森林经营研究所实验 林场	LGd	40°52′31″N,340.0	80	28	2100	12.68	90	
The experimental forest farm of Liaoning Institute of Forest Management	PKd	123°56′43″E	340.0	70	61	1800	21.94	30

LGe: 白石砬子自然保护区落叶松林, Larix olgensis forests in Baishilazi Nature Reserve; PKe: 白石砬子自然保护区落红松林, Pinus koraiensis forests in the Baishilazi Nature Reserve; LGd: 辽宁省森林经营研究所实验林场落红松林, Larix olgensis forests in the experimental forest farm of Liaoning Institute of Forest Management; PKe: 辽宁省森林经营研究所实验林场红松林, Pinus koraiensis forests in the experimental forest farm of Liaoning Institute of Forest Management; Mean DBH: 平均胸径, Mean diameter at breast high.下同

# 1.2 土壤样品的采集与处理

于 2017 年 8 月,在保护区和林场分别选择立地条件一致的红松和落叶松人工林样地,在每种林型下分别 设置 3 块间距大于 100 m 的 20 m×20 m 的样方,每个样方内采用 S 形布点,利用土钻采集 15—20 个 0—10 cm 土层样品,以"四分法"取得约 1 kg 重量的鲜土作为 1 个土样,将其混匀装入无菌的自封袋中,做好标记后密 封放入冰盒中,将其带回沈阳农业大学森林生态实验室。去除土壤样品中的植物残根和石砾等杂物,研碎混 匀,过 2 mm 筛,一部分土样置于-80℃冰箱进行保存,以供进行微生物测序分析,一部分土壤样品在室温下风 干,研磨、过筛,用于土壤理化性质的分析。

# 1.3 土壤 DNA 提取纯化

土壤总 DNA 使用美国 OMEGA 公司的 MoBio PowerSoil<sup>®</sup> DNA Isolation Kit(MP Biomedicals, Santa Ana, CA, USA)试剂盒,每个样品称取约 0.5 g 新鲜土壤,按照试剂盒提取步骤进行。用 1%的琼脂糖凝胶电泳检测 提取 DNA 的纯度和完整性,用核酸定量仪 NanoDrop ND-1000(Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA)检测提取 DNA 的浓度和纯度。

#### 1.4 细菌 16S rRNA 序列的扩增测序

用引物 338F(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3')和 806R(5'-ACTACHVGGGTWTCTAAT-3')扩增细菌 16S rRNA 基因的 V3—V4 区。PCR 反应体系 24  $\mu$ L包括:缓冲液 5  $\mu$ L,Q5 高保真缓冲液 5  $\mu$ L,0.25  $\mu$ L 高保 真 DNA 聚合酶(5 U/ $\mu$ L),dNTP(2.5 mM) 2  $\mu$ L,上下游引物(10 uM)各 1  $\mu$ L,DNA 模板 2  $\mu$ L,最后加入超纯 水(ddH<sub>2</sub>O)8.75  $\mu$ L。PCR 扩增条件为:98 °C 预变性 2 min,98°C 变性 15 s,55°C 退火 30 s,72°C 延伸 30 s,25 个循环;最后 72°C 延伸 5 min。PCR 扩增产物通过 2%琼脂糖凝胶电泳进行检测,并对目标片段进行切胶回 收,回收采用 AXYGEN 公司的凝胶回收试剂盒。采用 Illumina 公司的 TruSeq Nano DNA LT Library Prep Kit 制 备测序文库。

# 1.5 生物信息学和统计分析

对下机原始数据进行质量控制,用软件 QIIME 18.0 对原始序列进行过滤、拼接、去除嵌合体<sup>[18]</sup>,并对序 列长度进行筛选。然后将有效数据进行归类操作,通过归类操作,将序列按照彼此的相似性分归为许多小组, 一个小组就是一个 OTU。对 OTUs 进行丰度指数和多样性指数等分析,包括群落丰富度 Chao1 指数和 ACE 指数,群落均匀度的 Shannon 指数和 Simpson 指数。利用 Metastats 对门水平和属水平的群落分类学组成和丰度 进行分析<sup>[19]</sup>。

# 1.6 数据分析

数据用 Excel 2010 进行处理,统计分析采用 SPSS 19.0 处理,单因素方差分析(one way ANOVA, Lsd t-

test)用于不同处理间的差异显著性校验,皮尔逊相关系数(Pearson correlation coefficient)用于评价土壤理化性 质与土壤细菌群落间多样性的相关性,以及优势细菌类群与土壤环境因子的相关性。使用 Canoco 4.5 软件对 土壤环境因子和细菌群落进行冗余分析(Redundancy analysis, RDA)。

### 2 结果与分析

#### 2.1 不同人工林土壤理化性质

本研究调查了两个研究区,共四个样地土壤理化性质,LGe 和 PKe 土壤 pH、全碳、全氮、碱解氮和 C/N 都 无显著差异(表 2)。LGd 和 PKd 的土壤 pH 值和 C/N 无显著差异,但 LGd 土壤的全碳和全氮的含量都显著 高于 PKd(表 2)。

	表 2 不同处理土壤理化性质				
	Table 2	Chemical proper	ties of soils in different tre	atments	
林分类型 Stand type	pH	全碳 TC/(g/kg)	全氮 TN/(mg/kg)	碱解氮 AN/(mg/kg)	碳氮比 C/N ratio
LGe	5.40±0.04aA	43.79±2.21aA	3853.50±168.98aA	33.35±3.21aA	11.36±0.11aA
РКе	5.48±0.02aA	41.70±0.58aA	$3580.50 \pm 37.86 aA$	28.04±1.08aA	11.65±0.27aA
LGd	5.57±0.24aA	52.24±3.36aA	$3890.00 \pm 266.65 aA$	32.05±3.61aA	13.43±0.19aA
PKd	5.54±0.11aA	$20.08 \pm 4.01 \text{bB}$	$1530.00 \pm 321.87 \text{bB}$	$12.96 \pm 2.56 \text{bB}$	13.24±1.88aA

表中数据为平均值±中数标准差,同一行数据不同小写字母表示差异显著(P<0.05),同一行数据不同大写字母表示差异显著(P<0.01);TC: 全碳,total carbon;TN:全氮,total nitrogen;AN:碱解氮,available nitrogen

## 2.2 不同人工林土壤微生物多样性

本研究采用 97% 的序列相似度作为 OTU 划分阈 值,表 3 反映了不同分类单元的 OTU 数,在门分类水平 上 LGe 和 PKe 分别有 1904 和 2018 个 OTU,LGd 和 PKd 分别有 2289 和 3334 个 OTU。如图 1 所示,曲线随着测 得序列数量的增加而趋于平坦,表明实验已获取绝大多 数样本信息,已经能够反映森林土壤的微生物群落组 成。用 QIIME 软件分别对每个样本计算 Chaos1、ACE、 Simpson 和 Shannon 指数。LGe 和 PKe 土壤微生物的 Shannon 指数、ACE 指数、Chao1 指数和 Simpson 指数显著高 于 PKd,而 Chao1 指数和 ACE 指数无显著差异(表 3)。 相关性分析结果显示,细菌的 Shannon 指数与 pH 呈显 著正相关(*r*=0.966,*P*<0.05)(表 4),4 个处理中 LGd 土 壤 pH 较高,可能是导致细菌群落结构多样性的主要 原因。

#### 2.3 不同人工林土壤细菌群落结构在门水平的分析

在门水平上,LGe,PKe,LGd和PKd共获得34个类群,将平均相对丰度<0.1%类群归类为其他,得到18个





LGe:白石砬子自然保护区落叶松林, Larix olgensis forests in Baishilazi Nature Reserve; PKe:白石砬子自然保护区落红松林, Pinus koraiensis forests in the Baishilazi Nature Reserve; LGd:辽宁省 森林经营研究所实验林场落红松林, Larix olgensis forests in the experimental forest farm of Liaoning Institute of Forest Management; PKe:辽宁省森林经营研究所实验林场红松林, Pinus koraiensis forests in the experimental forest farm of Liaoning Institute of Forest Management;OUT:操作分类单元, Operational Taxonomic Units

类群,平均相对丰度>1%类群共有 10 个(图 2),其中变形菌门(Proteobacteria)(43.11%,40.28%;36.22%, 39.77%),酸杆菌门(Acidobacteria)(27.62%,19.19%;11.98%,16.04%),放线菌门(Actinobacteria)(6.99%, 8.35%;30.76%,21.25%),绿弯菌门(Chloroflexi)(5.42%,6.50%;5.82%,10.96%),疣微菌门(Verrucomicrobia) (7.23%,4.12%;3.78%,0.65%),芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)(2.24%,2.24%;5.19%,6.07%),厚壁菌门

(Firmicutes)(0.52%,8.60%;0.64%,0.16%),拟杆菌门(Bacteroidetes)(1.90%,4.60%;2.09%,0.77%),浮霉菌 门(Planctomycetes)(2.07%, 1.78%; 0.94%, 1.68%)和硝化螺旋菌门(Nitrospirae)(1.54%, 1.75%; 1.37%, 0.98%)为主要优势类群。采用 Metastats 方法对 LGe 和 PKe 进行比较检验,发现有 4 个门的相对丰度有显著 差异(P<0.05),其中,酸杆菌门(Acidobacteria)具有极显著性差异(P=0.008)(表5)。LGd 和 PKd 土壤变形 菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)和酸杆菌门(Acidobacteria)有极显著差异(P<0.01),P值分别 为0.008,0.000和0.011,绿弯菌门(Chloroflexi)有显著差异(P=0.033),疣微菌门(Verrucomicrobia)和芽单胞 菌门(Gemmatimonadetes) 无差异(表 6)。

		Table 3 Soil b	oacterial diversity in	dexes of different treatme	nts	
林分类型 Stand type	序列 No. of sequences	门水平 OTUs OTUs number(P)	香农指数 Shannon index	ACE 指数 ACE index	Chao1 指数 Chao1 index	辛普森指数 Simpson index
LGe	59384	1904	8.85±0.12aA	2301.71±146.78aA	2145.39±119.19aA	0.9913±0.00058aA
PKe	59175	2018	9.20±0.32aA	2369.34±210.98aA	2239.96±205.75aA	0.9933±0.00166aA
LGd	58097	2289	9.57±0.12aA	$2689.71 \pm 200.86 \mathrm{bA}$	2549.13±180.37aA	$0.9949 \pm 0.00166 aA$
PKd	63395	3334	$9.33 \pm 0.06 \text{bB}$	2886.78±101.81aA	2718.54±75.46aA	$0.9922 \pm 0.0007 \mathrm{bB}$

表 3 不同处理土壤微生物多样性指数

表中数据为平均值±中数标准差,同一行数据不同小写字母表示差异显著(P<0.05),同一行数据不同大写字母表示差异显著(P<0.01)

表 4 细菌群落多样性与土壤理化性质的 Pearson 相关性分析						
Table 4	Table 4 Pearson correlation coefficients between bacterial community $\alpha$ diversity index and soil properties					
处理	pH 值	全碳	全氮	碱解氮	碳氮比	
Treatments	pH value	TC	TN	AN	C/N ratio	
香农指数 Shannon Index	0.984 *	0.056	-0.189	-0.251	0.886	
ACE 指数 ACE Index	0.838	-0.551	-0.748	-0.747	0.932	
Chao1 指数 Chao 1 Index	0.866	-0.523	-0.726	-0.731	0.944	
辛普森指数 Simpson Index	0.758	0.520	0.315	0.235	0.572	
* P<0.05						

表 5 LGe 和 PKe 土壤微生物门水平的 Metastats 两两比较检验结果统计表

Table 5      The Metastats of sam	ple compared with the statistical table of test results at	phylum level in LGe and PKe
土壤比较类型	微生物群落门水平	<i>P</i> 值
Comparison of soil type	Microbial community phylum level	P value
PKe-LGe	酸杆菌门(Acidobacteria)	0.008
	Saccharibacteria	0.028
	Armatimonadetes	0.039
	GAL15	0.046

#### 表 6 LGd 和 PKd 土壤微生物门水平的 Metastats 两两比较检验结果统计表

Table 6      The Metastats of san	Table 6 The Metastats of sample compared with the statistical table of test results at phylum level in LGd and PKd				
土壤比较类型 Comparison of soil type	微生物群落门水平 Microbial community phylum level	P值 P value			
PKd-LGd	放线菌门(Actinobacteria)	0.000			
	拟杆菌门(Bacteroidetes)	0.004			
	变形菌门(Proteobacteria)	0.008			
	酸杆菌门(Acidobacteria)	0.011			
	迷踪菌门(Elusimicrobia)	0.018			
	Tectomicrobia	0.021			
	厚壁菌门(Firmicutes)	0.025			
	绿弯菌门(Chloroflexi)	0.033			
	Parcubacteria	0.036			
	梭杆菌门(Fusobacteria)	0.044			



#### 图 2 不同处理土壤细菌门水平相对丰度

Fig.2 Relative abundance of soil bacteria at the phylum under different treatments

# 2.4 不同人工林土壤细菌群落结构在属水平的分析

在属水平上,共得到了 458 个类群。将 LGe, PKe, LGd 和 PKd 平均相对丰度<1%类群归为其他,得到 19 个类群,其他(others)超 70%(图 3)。其中,有 10 个优势类群,分别是硝化菌属(*Nitrobacter*)(4.77%,6.75%; 6.18%,4.99%)、*Candidatus Solibacter*(1.27%,2.37%;5.29%,2.99%)、*Pseudolabrys*(1.73%,2.98%;3.47%, 2.94%)、*Variibacter*(1.74%,2.93%;1.97%,1.62%)、*Bryobacter*(0.75%,1.62%;2.80%,1.97%)、*Haliangium* (1.45%,1.10%;1.55%,1.51%)、红游动菌属(*Rhodoplanes*)(1.68%,1.69%;0.85%,0.80%)、副球菌 (*Rhizomicrobium*)(0.99%,0.92%;1.52%,1.33%)、芽单胞菌属(*Gemmatimonas*)(1.55%,1.90%;0.53%, 0.74%)和 H16(0.74%,0.64%;1,69%,1.16%)。其中,硝化菌属、*Variibacter*、红游动菌属和芽单胞菌属在样地 PKd 中占有优势,*Candidatus Solibacter*、*Pseudolabrys*、*Bryobacter*和副球菌属是 LGe 样地中的优势细菌属。

土壤微生物群落结构在属水平也产生了明显的差异(表 7,表 8),采用 Metastats 方法比较检验,发现 LGe 和 PKe 有 7 个属的相对丰度有极显著差异,LGd 和 PKd 有 25 个属的相对丰度有极显著差异(P<0.01),其中, 优势菌群中的硝化杆菌属(Nitrobacter)和 Pseudolabrys 达到极显著差异(P<0.01)。

2.5 细菌优势菌群与环境因子的相关性

对优势细菌门和优势细菌属相对丰度和土壤环境因子进行冗余分析(图4),结果显示,第1轴和第2轴 累积解释变异量分别达 94.4%和 98.2%。在门水平上(图4A),第一排序轴和第二排序轴的特征值分别为 0.832和 0.112, 土壤 pH(r=0.9482) 和土壤 C/N(r=0.9377) 与轴 1 的相关性较大, 第1 轴解释率达到了83.2%。 在属水平上(图 4B), 第一排序轴的特征值为 0.755, 土壤 pH(r=-0.9810) 和土壤 C/N(r=-8.778) 与第1 轴的 相关性较大, 第1 轴解释率达到了 75.5%, 土壤全碳(r=-0.8981), 土壤全 N(r=-0.9224) 和土壤碱解氮(r= -0.8623) 与轴 2 的相关性较大, 第二排序轴的特征值为 0.227, 解释度为 22.7%, 它们共同解释微生物总方差 值的 98.2%。由此可见, 这两个轴能大部分反映土壤环境因素对土壤微生物群落结构的影响。



图 3 不同处理土壤细菌属水平相对丰度

Fig.3 Relative abundance of soil bacteria at the genus under different treatments

表7]	LGe 和 PKe 土壤微生物属水平的 Metastats	s两 成
-----	-------------------------------	------

Table 7	The Metastats of sample comp	red with the statistica	l table of test results a	t genus level in LGe and PKe
rable /	The measures of sample comp	neu with the statistica	a more of test results a	i genus iever in 150e and 1 K

土壤比较类型 Comparison of soil type	微生物群落属水平 Microbial community genus level	P值 Pvalue
LGe-PKe	Granulicella	0.001
	Burkholderia-Paraburkholderia	0.002
	酸杆菌属(Acidobacterium)	0.004
	马赛菌属(Massilia)	0.004
	Candidatus. Koribacter	0.005
	Acidibacter	0.008
	Edaphobacter	0.008

表 8	LGd 和 PKd 土壤微生物属水平	的 Metastats	两两比较检验结果统计表

Table 8 The Metastats of sam	ple compared with the statistical table of test results	at genus level in LGd and PKd
土壤比较类型	微生物群落门水平	<i>P</i> 值
Comparison of soil type	Microbial community genus level	P value
LGd-PKd	Faecalibacterium	0.0002
	慢生根瘤菌属(Bradyrhizobium)	0.0004

http://www.ecologica.cn

8

续表		
土壤比较类型	微生物群落门水平	<i>P</i> 值
Comparison of soil type	Microbial community genus level	P value
	Pseudolabrys	0.0008
	小月菌属(Microlunatus)	0.0010
	Rhodovastum	0.0015
	卢得曼氏菌属(Luedemannella)	0.0017
	小单孢菌属(Micromonospora)	0.0021
	微枝形杆菌属(Microvirga)	0.0024
	长丝菌属(Longimycelium)	0.0029
	Variibacter	0.0032
	硝化杆菌属(Nitrobacter)	0.0036
	Dongia	0.0038
	Ferruginibacter	0.0041
	Solirubrobacter	0.0044
	根瘤菌属(Rhizobium)	0.0048
	分枝杆菌属(Mycobacterium)	0.0051
	Vibrionimonas	0.0063
	马赛菌属(Massilia)	0.0066
	Flavisolibacter	0.0070
	红色杆菌属(Rubrobacter)	0.0073
	地杆菌属(Pedobacter)	0.0078
	酸球形菌属(Acidisphaera)	0.0087
	Krasilnikovia	0.0090
	气微菌属(Aeromicrobium)	0.0094
	Candidatus. Alysiosphaera	0.0097





Fig.4 Redundancy analysis(RDA) on soil dominant bacteria phyla(A) and soil dominant bacteria genus(B) constrained by soil variables TC:全碳,total carbon;TN:全氮,total nitrogen;AN:碱解氮,available nitrogen;C/N:碳氮比,C/N ratio

对优势细菌类群和土壤环境因子进行 Pearson 相关性分析,在门水平上,酸杆菌门平均相对丰度与 pH 呈极显著负相关(r=-0.990,P<0.01),绿弯菌门与全氮(r=-0.996,P<0.01)和碱解氮(r=-0.997,P<0.01)成极显著负相关,放线菌门(r=0.960,P<0.05)和芽单胞菌门(r=0.962,P<0.05)与碳氮比呈显著正相关。在属水平上,*Candidatus Solibacter*(r=-0.983,P<0.05), *Bryobacter*(r=-0.965,P<0.05)和H16(r=-0.969,P<0.05)的平均相对丰度与 pH 呈显著负相关,*Haliangium* 与全氮(r=0.967,P<0.05)和碱解氮(r=0.955,P<0.05)呈显著

正相关,红游动菌属 (*r*=0.984,*P*<0.05)和芽单胞菌属(*r*=0.956,*P*<0.05) 与碳氮比呈显著正相关,副球菌与 碳氮比呈显著负相关(*r*=-0.972,*P*<0.05)(表9)。

Table 9      Correlation coefficients between dominant bacteria groups and available edaphic factors					
细菌类群	pH 值	全碳	全氮	碱解氮	碳氮比
Bacteria group	pH value	TC	TN	AN	C/N
门(Phylun)	_	_	_	_	_
变形菌门(Proteobacteria)	-0.930	-0.256	-0.008	0.049	-0.831
放线菌门(Actinobacteria)	0.908	0.066	-0.194	-0.199	0.960 *
酸杆菌门(Acidobacteria)	-0.990 **	0.020	0.259	0.325	-0.886
绿弯菌门(Chloroflexi)	0.426	-0.948	-0.996 **	-0.997 **	0.502
疣微菌门(Verrucomicrobia)	-0.785	0.691	0.833	0.879	-0.754
芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)	0.841	-0.446	-0.660	-0.647	0.962 *
属 Genus	—	—	—	—	—
硝化菌属(Nitrobacter)	-0.263	-0.816	-0.733	-0.646	-0.008
Candidatus Solibacter	-0.983 *	0.000	0.236	0.307	-0.864
Pseudolabrys	-0.826	-0.459	-0.218	-0.172	-0.739
Variibacter	0.223	-0.913	-0.941	-0.887	0.431
Bryobacter	-0.965 *	-0.146	0.106	0.160	-0.885
Haliangium	-0.548	0.870	0.967 *	0.955 *	-0.665
红游动菌属(Rhodoplanes)	0.863	-0.289	-0.522	-0.506	0.984 *
副球菌(Rhizomicrobium)	-0.947	0.383	0.608	0.632	-0.972 *
芽单胞菌属(Gemmatimonas)	0.878	-0.488	-0.698	-0.702	0.956 *
<i>H</i> 16	-0.969 *	0.358	0.575	0.625	-0.925

表9 优势细菌类群与土壤环境因子相关性分析

\* P<0.05, \*\* P<0.01

## 3 讨论

不同人工林树种可通过影响林地微环境、凋落物量与分解速率,以及根系的周转等过程,进而对土壤 pH、 碳、氮有不同程度的影响<sup>[20-21]</sup>。本研究显示各研究区域的落叶松人工林土壤 pH、全碳、全氮、碱解氮含量都 高于红松人工林,其中,LGe和 PKe无显著差异,二者提高土壤肥力的效果差异不显著;而 LGd 显著高于 PKd (表2)。土壤中碳、氮和有机质的输入主要来源于凋落物中养分的归还及生物固氮,落叶松属寒温性落叶针 叶林,调落物较多,尽管凋落物中多含木质素、树脂、单宁和蜡质等难以分解的物质,但覆盖于土壤表面密集的 针叶凋落物会促使形成空气不流通的环境,有助于土壤养分的积累;相反,红松为温性常绿针叶林,凋落物量 较少,土壤养分较为贫瘠。土壤养分与微生物有着密切的联系,土壤碳<sup>[22]</sup>、土壤氮<sup>[23]</sup>高低影响着土壤微生物 群落。本研究表明,LGe和PKe土壤微生物的多样性指数和丰富度指数无显著差异(表3),Metastats分析结 果表明,LGe和PKe在门水平和属水平上丰度显著差异的个数较少(表5,表7),土壤细菌群落结构显示了趋 同性。LGd 土壤微生物的 Shannon 指数和 Simpson 指数显著高于 PKd, 而 Chaol 指数和 ACE 指数无显著差异 (表3),且 Metastats 分析结果表明 LGd 和 PKd 在门水平和属水平上丰度显著差异的个数较多(表 6,表 8)。 土壤理化性质的改变对微生物群落的组成和多样性具有重要影响,其中,Shen<sup>[24]</sup>等研究结果表明,土壤 pH 是 决定微生物多样性和群落组成的关键因素。本研究表明土壤细菌的 Shannon 指数与 pH 呈显著正相关(r=0. 966, P<0.05)(表4),与 Hartman 等<sup>[25]</sup>的研究结果相一致,表明尤其在 pH 小于 6.5 的土壤中,微生物多样性 随着土壤 pH 的降低随之降低。本研究中 LGd 土壤细菌的 Shannon 指数和 pH 都最高,可能与土壤类型、植被 类型、管理措施等相关。

土壤微生物在有机质的转换,生物地球化学循环过程中扮演着非常重要的角色[26-28],对地表生态系

统<sup>[29]</sup>,植物健康<sup>[30-31]</sup>,土壤结构<sup>[32]</sup>,土壤肥力<sup>[33-34]</sup>具有重要影响。土壤细菌群落结构的组成在不同人工林树 种土壤样中有一定差异,变形菌门、放线菌门和酸酐菌门是该区针叶人工林土壤中优势菌群(图3),与Sun<sup>[35]</sup> 等的研究基本相一致。有研究表明变形菌门和放线菌门主要参与有机质分解<sup>[36-37]</sup>,绿弯菌门、芽单胞菌门、 硝化螺旋菌门和厚壁菌门的相对丰度低,主要进行碳氮的固定<sup>[38-40]</sup>。变形菌门和酸酐菌门由于其不同的生 活方式,常被用作衡量土壤营养状况的指标<sup>[25]</sup>,已有的研究表明变形菌门的相对丰度与土壤碳含量有正相关 关系<sup>[41-42]</sup>,变形菌门的丰度随着有机质的增加而增加<sup>[43]</sup>,而且在营养较为丰富的土壤中比例更高<sup>[44]</sup>,本研究 虽未能证明这一观点,但是本研究中土壤细菌变形菌门是所有处理中的优势菌群,被视为有机质分解转化的 主要功能细菌,该研究结果与先前研究结果相一致<sup>[45-46]</sup>。酸酐菌门属于嗜酸性细菌门,广泛分布在不同的土 壤环境中<sup>[47-49]</sup>,酸酐菌门的相对丰度能够表明土壤的酸性条件<sup>[50-51]</sup>。

以土壤微生物优势类群为原始变量,冗余分析和相关分析表明土壤 pH、TN、AN 和 C/N 对细菌群落结构 影响显著(图4,表9),这一观点与前人的研究<sup>[52-53]</sup>基本一致。冗余分析表明该区针叶人工林土壤微生物细 菌群落门水平组成信息中94.4%能够为土壤 pH 和土壤 C/N 两个环境变量所解释,第1轴解释了83.2%的变 异信息,第2轴解释了11.2%的变异信息(图4A)。细菌属水平有98.2%的变异信息能够被土壤 pH、全碳、全 氮、碱解氮和 C/N 所解释(图4B)。本研究相关性分析表明酸杆菌门与土壤 pH 呈极显著负相关(表9),与以 往的研究结果相一致<sup>[54]</sup>,pH 在土壤生物地球化学循环过程中起重要作用,对土壤中理化反应都具有重要的 调节作用,是影响细菌分布的重要因子<sup>[28,30,55-56]</sup>。本研究属酸性土壤,变形菌门占主要优势,绿弯菌门与全氮 和碱解氮成极显著负相关(表9),与 Zeng 等<sup>[57]</sup>研究结果相吻合,表明在森林生态系统中,变形菌门较适合生 活在酸性土壤中,绿弯菌门在营养贫瘠的土壤中更占有优势。放线菌门和芽单胞菌门的相对丰度与土壤碳氮 比呈显著正相关(表9),土壤碳氮比可衡量土壤 C、N 营养平衡状况,是表征土壤质量的敏感指标,低碳氮比 可加快微生物的分解和氮的矿化速率<sup>[58]</sup>。本研究中辽东山区不同人工林土壤的微生物群落组成的变化与土 壤 pH、氮素营养、有机质等理化性质有紧密关系,微生物群落的变化是这些环境因子影响的综合反映。

# 4 结论

辽东山区不同人工针叶林(落叶松和红松)土壤细菌优势门类群主要包括变形菌门、放线菌门、酸杆菌 门、绿弯菌门、疣微菌门和芽单胞菌门,土壤 pH、全氮、碱解氮的含量以及 C/N 是本区针叶林细菌群落结构的 主要影响因子。就落叶松和红松而言,保护区内两者的土壤有机质和细菌群落多样性无显著差异,表现趋同 性,而在实验林场落叶松土壤有机质的含量及微生物群落多样性显著高于红松,落叶松相对更有利于土壤肥 力的提高,优化土壤细菌群落结构。综合分析表明,在保护区选择单一树种落叶松或红松造林对改善土壤养 分及优化微土壤细菌群落结构无显著差异,而在实验林场选择落叶松更有利于提高土壤肥力。

#### 参考文献(References):

- [1] Zhong W H, Gu T, Wang W, Zhang B, Lin X G, Huang Q R, Shen W S. The effects of mineral fertilizer and organic manure on soil microbial community and diversity. Plant and Soil, 2010, 326(1/2): 511-522.
- [2] Pankhurst C E, Ophel-Keller K, Doube B M, Gupta V V S R. Biodiversity of soil microbial communities in agricultural systems. Biodiversity & Conservation, 1996, 5(2): 197-209.
- [3] Angeloni N L, Jankowski K J, Tuchman N C, Kelly J J. Effects of an invasive cattail species (*Typha×glauca*) on sediment nitrogen and microbial community composition in a freshwater wetland. FEMS Microbiology Letters, 2006, 263(1): 86-92.
- [4] Averill C, Hawkes C V. Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling. Ecology Letters, 2016, 19(8): 937-947.
- [5] Kögel-knabner I. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(2): 139-162.
- [6] Felske A, Wolterink A, van Lis R, de Vos W M, Akkermans A D L. Response of a soil bacterial community to grassland succession as monitored by 16S rRNA levels of the predominant ribotypes. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(9): 3998-4003.
- [7] Kuramae E E, Gamper H A, Yergeau E, Piceno Y M, Brodie E L, DeSantis T Z, Andersen G L, van Veen J A, Kowalchuk G A. Microbial

secondary succession in a chronosequence of chalk grasslands. The ISME Journal, 2010, 4(5): 711-715.

- [8] Kennedy A C, Smith K L. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. Plant and Soil, 1995, 170(1): 75-86.
- [9] Guo X P, Chen H Y H, Meng M J, Biswas S R, Ye L X, Zhang J C. Effects of land use change on the composition of soil microbial communities in a managed subtropical forest. Forest Ecology and Management, 2016, 373: 93-99.
- [10] Wang Q K, He T X, Wang S L, Liu L. Carbon input manipulation affects soil respiration and microbial community composition in a subtropical coniferous forest. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 178-179: 152-160.
- [11] Jangid K, Williams M A, Franzluebbers A J, Schmidt T M, Coleman D C, Whitman W B. Land-use history has a stronger impact on soil microbial community composition than aboveground vegetation and soil properties. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(10): 2184-2193.
- [12] Bach L H, Grytnes J A, Halvorsen R, Ohlson M. Tree influence on soil microbial community structure. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42 (11): 1934-1943.
- Balser T C, Firestone M K. Linking microbial community composition and soil processes in a California annual grassland and mixed-conifer forest. Biogeochemistry, 2005, 73(2): 395-415.
- [14] Liang C, Fujinuma R, Wei L P, Balser T C. Tree species-specific effects on soil microbial residues in an upper Michigan old-growth forest system.
  Forestry: An International Journal of Forest Research, 2007, 80(1): 65-72.
- [15] Kao-Kniffin J, Balser T C. Soil fertility and the impact of exotic invasion on microbial communities in Hawaiian forests. Microbial Ecology, 2008, 56(1): 55-63.
- [16] 崔芳芳,刘增文,付刚,段而军,高文俊.秦岭山区几种典型森林的土壤微生物特征及其对人为干扰的响应.西北林学院学报,2008,23 (2):129-134.
- [17] 乔沙沙,周永娜,刘晋仙,景炬辉,贾彤,李毳,杨欣,柴宝峰.关帝山针叶林土壤细菌群落结构特征.林业科学,2017,53(2):89-99.
- [18] Fadrosh D W, Ma B, Gajer P, Sengamalay N, Ott S, Brotman R M, Ravel J. An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform. Microbiome, 2014, 2(1): 6.
- [19] White J R, Nagarajan N, Pop M. Statistical methods for detecting differentially abundant features in clinical metagenomic samples. PLoS Computational Biology, 2009, 5(4): e1000352.
- [20] 杨万勤, 王开运. 森林土壤酶的研究进展. 林业科学, 2004, 40(2): 152-159.
- [21] Pang X Y, Bao W K. Effect of substituting plantation species for native shrubs on the water-holding characteristics of the forest floor on the eastern Tibetan plateau. Journal of Resources and Ecology, 2011, 2(3): 217-224.
- [22] Carney K M, Matson P A. Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: does altering the world belowground matter to ecosystem functioning. Ecosystems, 2005, 8(8): 928-940.
- [23] Donnison L M, Griffith G S, Bardgett R D. Determinants of fungal growth and activity in botanically diverse haymeadows: effects of litter type and fertilizer additions. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(2): 289-294.
- [24] Shen C C, Xiong J B, Zhang H Y, Feng Y Z, Lin X G, Li X Y, Liang W J, Chu H Y. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 57: 204-211.
- [25] Hartman W H, Richardson C J, Vilgalys R, Bruland G L. Environmental and anthropogenic controls over bacterial communities in wetland soils. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(46): 17842-17847.
- [26] Molin J, Molin S. CASE: complex adaptive systems ecology//Jones J G, ed. Advances in Microbial Ecology. Boston, MA: Springer, 1997: 27-79.
- [27] Wall D H, Virginia R A. Controls on soil biodiversity: insights from extreme environments. Applied Soil Ecology, 1999, 13(2): 137-150.
- [28] Kirk J L, Beaudette L A, Hart M, Moutoglis P, Klironomos J N, Lee H, Trevors J T. Methods of studying soil microbial diversity. Journal of Microbiological Methods, 2004, 58(2): 169-188.
- [29] Timonen S, Finlay R D, Olsson S, Söderström B. Dynamics of phosphorus translocation in intact ectomycorrhizal systems: non-destructive monitoring using a β-scanner. FEMS Microbiology Ecology, 1996, 19(3): 171-180.
- [30] Filion M, St Arnaud M, Fortin J A. Direct interaction between the arbuscular mycorrhizal fungus Glomus intraradices and different rhizosphere microorganisms. New Phytologist, 1999, 141(3): 525-533.
- [31] Smith K P, Goodman R M. Host variation for interactions with beneficial plant-associated microbes. Annual Review of Phytopathology, 1999, 37 (1): 473-491.
- [32] Dodd J C, Boddington C L, Rodriguez A, Gonzalez-Chavez C, Mansur I. Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. Plant and Soil, 2000, 226(2): 131-151.
- [33] Yao H, He Z, Wilson M J, Campbell C D. Microbial biomass and community structure in a sequence of soils with increasing fertility and changing land use. Microbial Ecology, 2000, 40(3): 223-237.
- [34] O'donnell A G, Seasman M, Macrae A, Waite I, Davies J T. Plants and fertilisers as drivers of change in microbial community structure and

function in soils. Plant and Soil, 2001, 232(1/2): 135-145.

- [35] Sun H, Terhonen E, Koskinen K, Paulin L, Kasanen R, Asiegbu F O. Bacterial diversity and community structure along different peat soils in boreal forest. Applied Soil Ecology, 2014, 74: 37-45.
- [36] Li X, Sun M L, Zhang H H, Xu N, Sun G Y. Use of mulberry-soybean intercropping in salt-alkali soil impacts the diversity of the soil bacterial community. Microbial Biotechnology, 2016, 9(3): 293-304.
- [37] Štursová M, Žif áková L, Leigh M B, Burgess R, Baldrian P. Cellulose utilization in forest litter and soil: identification of bacterial and fungal decomposers. FEMS Microbiology Ecology, 2012, 80(3): 735-746.
- [38] DeBruyn J M, Nixon L T, Fawaz M N, Johnson A M, Radosevich M. Global biogeography and quantitative seasonal dynamics of *Gemmatimonadetes* in soil. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(17): 6295-6300.
- [39] Huang L N, Tang F Z, Song Y S, Wan C Y, Wang S L, Liu W Q, Shu W S. Biodiversity, abundance, and activity of nitrogen-fixing bacteria during primary succession on a copper mine tailings. FEMS Microbiology Ecology, 2011, 78(3): 439-450.
- [40] Zhang B C, Kong W D, Wu N, Zhang Y M. Bacterial diversity and community along the succession of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern China. Journal of Basic Microbiology, 2016, 56(6); 670-679.
- [41] Fazi S, Amalfitano S, Pernthaler J, Puddu A. Bacterial communities associated with benthic organic matter in headwater stream microhabitats. Environmental Microbiology, 2005, 7(10): 1633-1640.
- [42] Fierer N, Bradford M A, Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria. Ecology, 2007, 88(6): 1354-1364.
- [43] Navarrete I A, Tsutsuki K. Land-use impact on soil carbon, nitrogen, neutral sugar composition and related chemical properties in a degraded Ultisol in Leyte, Philippines. Soil Science and Plant Nutrition, 2008, 54(3): 321-331.
- [44] McCaig A E, Glover L A, Prosser J I. Molecular analysis of bacterial community structure and diversity in unimproved and improved upland grass pastures. Applied and Environmental Microbiology, 1999, 65(4): 1721-1730.
- [45] Mander C, Wakelin S, Young S, Condron L, O'Callaghan M. Incidence and diversity of phosphate-solubilising bacteria are linked to phosphorus status in grassland soils. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 44(1): 93-101.
- [46] Huang J S, Hu B, Qi K B, Chen W J, Pang X Y, Bao W K, Tian G L. Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in a subalpine spruce plantation. European Journal of Soil Biology, 2016, 72: 35-41.
- [47] Zimmermann J, Gonzalez J M, Saiz-Jimenez C, Ludwig W. Detection and phylogenetic relationships of highly diverse uncultured acidobacterial communities in Altamira cave using 23S rRNA sequence analyses. Geomicrobiology Journal, 2005, 22(7/8): 379-388.
- [48] Araujo J F, de Castro A P, Costa M M C, Togawa R C, Júnior G J P, Quirino B F, Bustamante M M C, Williamson L, Handelsman J, Krüger R H. Characterization of soil bacterial assemblies in Brazilian savanna-like vegetation reveals acidobacteria dominance. Microbial Ecology, 2012, 64 (3): 760-770.
- [49] Meng H, Li K, Nie M, Wan J R, Quan Z X, Fang C M, Chen J K, Gu J D, Li B. Responses of bacterial and fungal communities to an elevation gradient in a subtropical montane forest of China. Applied Microbiology and Biotechnology, 2013, 97(5): 2219-2230.
- [50] Dion P. Extreme views on prokaryote evolution//Dion P, Nautiyal C S, eds. Microbiology of Extreme Soils. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008: 45-70.
- [51] Bardhan S, Jose S, Jenkins M A, Webster C R, Udawatta R P, Stehn S E. Microbial community diversity and composition across a gradient of soil acidity in spruce-fir forests of the southern Appalachian Mountains. Applied Soil Ecology, 2012, 61: 60-68.
- [52] Lauber C L, Strickland M S, Bradford M A, 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.
- [53] Logue J B, Lindström E S. Species sorting affects bacterioplankton community composition as determined by 16S rDNA and 16S rRNA fingerprints. The ISME Journal, 2010, 4(6): 729-738.
- [54] Lauber C L, Hamady M, Knight R, Fierer N. Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(15): 5111-5120.
- [55] Chu H Y, Fierer N, Lauber C L, Caporaso J G, Knight R, Grogan P. Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes. Environmental Microbiology, 2010, 12(11): 2998-3006.
- [56] Yuan Y L, Si G C, Wang J, Luo T X, Zhang G X. Bacterial community in alpine grasslands along an altitudinal gradient on the Tibetan Plateau. FEMS Microbiology Ecology, 2014, 87(1): 121-132.
- [57] Zeng Q C, Dong Y H, An S S. Bacterial community responses to soils along a latitudinal and vegetation gradient on the Loess Plateau, China. PLoS One, 2016, 11(4): e0152894.
- [58] Högberg M N, Högberg P, Myrold D D. Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three? Oecologia, 2007, 150(4): 590-601.