DOI: 10.5846/stxb201808051668
曹宏杰,王立民,徐明怡,黄庆阳,谢立红,罗春雨,倪红伟.五大连池新期火山熔岩台地不同植被类型土壤微生物群落功能多样性.生态学报,2019,39(21): - .
Cao H J, Wang L M, Xu M Y, Huang Q Y, Xie L H, Luo C Y, Ni H W.Effect of vegetation type on the diversity of soil microbial communities at the new stage Volcanic Lava Platform, Wudalianchi area, Northeast China.Acta Ecologica Sinica,2019,39(21): - .

五大连池新期火山熔岩台地不同植被类型土壤微生物群落功能多样性

曹宏杰[1,2,3],王立民[2],徐明怡[2],黄庆阳[2],谢立红[2],罗春雨[2],倪红伟[2,3,*]

1 哈尔滨师范大学地理科学学院,哈尔滨 150025

2 黑龙江省科学院自然与生态研究所,哈尔滨 150040

3 湿地与生态保育国家地方联合工程实验室,哈尔滨 150040

摘要:土壤微生物群落是陆地生态系统的重要生物活性成分,其结构和功能多样性直接影响到系统的碳、氮等生态过程,微生物群落功能多样性与地上植被类型变化密切相关,开展植被类型对土壤微生物群落功能多样性的影响研究具有重要意义。以五大连池新期火山熔岩台地苔藓、草本、灌丛、矮曲林、针阔混交林 5 种典型植被类型为对象,利用 BIOLOG 微孔板法研究不同演替阶段植被类型土壤微生物群落功能多样性特征。结果表明:不同植被类型土壤微生物群落功能多样性存在显著差异。平均颜色变化率(AWCD)随培养时间延长而逐渐增加,大小顺序为:苔藓>针阔混交林>矮曲林>草本>灌丛。灌丛土壤微生物多样性指数与其他植被类型间差异显著。主成分分析结果表明,主成分 1 和主成分 2 分别能解释变量方差的 56.24%和 29.59%,不同植被类型下土壤微生物的碳源利用格局差异主要是由氨基酸类和带磷基糖类引起,二者合计解释总变异量的 47.51%。冗余分析表明,速效磷、铵态氮、C:N 和 pH 对微生物功能多样性具有显著的影响,羧酸类、氨基酸类、酯类和胺类的降解更易受到环境因素的影响。研究结果为进一步探讨植被类型与土壤微生物之间在植被演替过程中的关系提供参考。

关键词:土壤微生物;植被类型;岩溶台地;Biolog 微平板技术

Effect of vegetation type on the diversity of soil microbial communities at the new stage Volcanic Lava Platform, Wudalianchi area, Northeast China

CAO Hongjie[1,2,3], WANG Limin[2], XU Mingyi[2], HUANG Qingyang[2], XIE Lihong[2], LUO Chunyu[2], NI Hongwei[2,3,*]

1 *College of Geological Science, Harbin Normal University, Harbin* 150025, *China*

2 *Institute of Natural Resources and Ecology, Science Academy of Heilongjiang Province, Harbin* 150040, *China*

3 *National and Provincial Joint Engineering Laboratory of Wetlands and Ecological Conservation, Harbin* 150040, *China*

Abstract: Soil microorganisms are an important component of ecosystems and play an important role in the succession of new volcanic environments and vegetation. Furthermore, vegetation type is one of the most important factors influencing the functional diversity of soil microbial communities. However, the influence of vegetation types on soil microbial diversity during the process of vegetation succession, especially primary succession, remain poorly understood. Accordingly, the present study used a spatial, rather than temporal, approach to investigate the differences and changes of soil microbial community function in different stages of primary succession and to establish a basis for studying co-evolutionary

基金项目:国家自然科学基金(31570486);黑龙江省院所基本应用技术专项(ZNBZ2017ZR-08/ZNJZ2019ZR-01);黑龙江省科学院杰出青年项目(CXJQ2018ZR03)

收稿日期:2018-00-00; **网络出版日期**:2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: nihongwei2000@ 163.com

relationships between soil microbial community function and environmental factors in the new volcanic lava platform. The aim of the study was to investigate the microbial characteristics of soil at different successional stages; Biolog microplate analysis was used to investigate the functional diversity of microbial communities associated with five typical vegetation types (i.e., moss, herbs, shrubs, elfin woods, and mixed broadleaf-conifer forest) at a new volcanic lava platform in the Wudalianchi area of China. Vegetation type had a significant effect on the functional diversity of the soil microbial communities. The average well colour development, which reflects soil microbial activity and functional diversity, increased with increasing incubation time and varied as follows: moss > mixed broadleaf-conifer forest > elfin woods > herbs > shrubs. The soil microbial diversity indices of the shrubs were significantly different than those of the other vegetation types. Principal component analysis identified two principal component factors that were related to carbon sources and explained 56.24 and 29.59% of the variance, respectively. Differences in the utilization of carbon sources by the soil microbial communities of different vegetation types were mainly caused by amino acids and carbohydrates containing phosphate rest, which explained 47.51% of the total variation. Redundancy analysis showed that available phosphorus, NH_4^+-N, C/N, and pH had significant effects on microbial functional diversity. The degradation of carboxylic acids, amino acids, esters, and amines was more susceptible to environmental factors. These findings provide a reference for future studies regarding the complex interactions between vegetation type and soil microbes under different states of vegetation succession.

Key Words: soil microbe; vegetation type; volcanic lava platform; biolog microplate

土壤微生物作为地球生物演化进程中的先锋种类和重要的活性组分,广泛参与土壤中的生物和生物化学反应[1],是土壤中物质转化和养分循环的重要动力和主要驱动因素,是生态系统功能维持和生物地球化学循环过程调控的关键[2,3],直接或间接促进植物生长,影响植被的演替过程,对生态系统发展具有重要的促进作用[4]。地质条件以及植被等多种因素又对土壤微生物活性和多样性特征具有反馈作用[5,6],随着演替的进行,土壤微生物生物量、活性、群落结构、功能以及多样性变化格局均呈现明显的变化[7-9]。然而,植被演替尤其是原生演替过程中土壤微生物相关变化规律等方面的研究尚显不足。

五大连池火山自然保护区,位于黑龙江省黑河市西南部,地处小兴安岭西南山麓与松嫩平原的过渡地带,由不同喷发时期的 14 座火山组成,是我国保存最为完好的内陆单成因火山群。最近的一次火山喷发活动发生在 1719—1721 年,期间经历多次大量的高钾玄武质熔岩流喷溢活动。灼热的喷发物破坏土壤,影响土壤发育和水土流失状态,喷发物冷却后形成的火山熔岩、浮石营养物质缺乏,尤其是氮缺乏,不能满足植物生长所必需的养分,造成植被演替缓慢[10],植被更新演替及生物地球化学循环都发生了改变[11-12]。近年来,国内一些学者对该区域植被演替、物种组成、植物多样性及植物功能性状[13-16]等方面做了大量研究,而对微生物多样性方面的研究较少[17]。土壤微生物是火山生态系统重要的组成部分,在新期火山环境和植被演替过程中的作用尤其明显。五大连池新期火山熔岩台地因基质条件、熔岩产状等因素的影响,随机分布着苔藓地衣、草本群落、灌丛、矮曲林以及针阔混交林等不同类型的植被,不同类型植被下土壤微生物功能多样性特征尚不清楚。本研究采用 Biolog 微平板技术,对五大连池新期火山熔岩台地不同植被类型土壤微生物功能多样性的变化规律进行研究,旨在探讨原生演替过程中不同阶段土壤微生物群落功能的差异和变化规律,为新期火山熔岩台地土壤微生物群落功能与环境因子的关系研究提供依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域

实验地点位于五大连池火山自然保护区,区内设有黑龙江黑河(五大连池)国家森林生态系统定位观测研究站。保护区位于黑龙江省黑河市西南部, 地处小兴安岭西南山麓与松嫩平原的过渡地带。地理位置东经 126°00′—126°45′,北纬 48°30′—48°50′,总面积 988.66 km^2。属温带大陆性季风气候区,冬季严寒漫长,夏

季凉爽短促。年平均气温—0.5℃,无霜期为 121 d,年平均降雨量 476.33 mm,多年平均相对湿度 69.2%。由于五大连池老黑山喷发时间距今只有 300 年,熔岩风化速度缓慢,熔岩台地微地形复杂,还未形成明显的土壤层次,地表以大面积块状火山熔岩、火山砾、火山渣和火山灰为主,面积 65 km^2,由于火山灰、浮石造成的土壤水分不足,营养物质缺乏,不能满足植物生长所必需的养分,土壤基质积累慢,造成植被演替缓慢,五大连池至今还保留着玄武岩熔岩生境。不同植被类型的植物呈随机性分布,受周边环境影响,处于不同演替阶段的植物群落均有分布,主要类型有:地衣-苔藓群落、草本植物群落、灌木群落、矮曲林群落及针阔混交林群落等。

1.2　研究方法

1.2.1　样地设置和样品采集

2017 年 6 月进行样地选择和样品采集,选取苔藓(Moss)、草本(Herb)、灌丛(Shrub)、矮曲林(Dwarf forest,D-Forest)和针阔混交林(Conifer and broadleaf mix forest,C&B- Forest)5 种典型的植被类型,每种植被类型设置 3 块样地,样地基本特征见表 1。苔藓、草本和灌丛样地面积约 100m^2,矮曲林和针阔混交林样地面积约 400m^2。在每个样地的四角和中间布设 5 个 1m×1m 的小样方进行草本层群落调查,并记录样方外出现的草本植物。植物调查完成后在每个小样方内设置梅花状采样点,采集 0—10cm 表层,混合为 1 个土样,每个群落样方 5 个样品。样品剔除植物碎屑后过 2mm 筛,分别装入无菌袋内,用于土壤微生物多样性等指标测定的样品放入置有冰袋的保温箱内,实验室内 4℃保存。另一部分样品进行自然风干,过筛后进行土壤养分等指标的测定。

表 1　不同植被类型的样地特征

Table 1　Site characteristics of different vegetation types

植被类型 Vegetation types	优势植物 Dominate species
苔藓 Moss	砂藓 *Racomitrium canescens*、毛尖紫萼藓 *Grimmia pilifera*、真藓 *Bryum argenteum*、虎尾藓 *Heddigia ciliata* 等
草本 Herb	万年蒿 *Artemisia sacrorum*、岩败酱 *Patrinia rupestris*、钝叶瓦松 *Orostachys malacophyllus*、委陵菜 *Potentilla chinensis*、香鳞毛蕨 *Dryopteris fragrans*、狗尾草 *Setaria viridis*
灌丛 Shrub	珍珠梅 *Sorbaria sorbifolia*、欧亚绣线菊 *Spiraea media*、库页悬钩子 *Rubus matsumuranus*
矮曲林 Dwarf forest	香杨 *Populus koreana*、山杨 *P.davidiana*、白桦 *Betula platyphylla*
针阔混交林 Conifer and broadleaf mix forest	落叶松 *Larix gmelini*、香杨、山杨、白桦

1.2.2　土壤因子测定

土壤因子测定参照鲁如坤主编的《土壤农业化学分析方法》[18] 和《中华人民共和国林业行业标准 LY/T1210-1275—1999》[19]。土壤质量含水量测定采用烘干法;土壤 pH 值测定用水浸提电位法(水土比 2.5:1);土壤总有机碳(Total organic carbon,TOC)、全氮(Total nitrogen,TN)和全硫(Total sulfur,TS)采用元素分析仪测定(欧唯特 EA3000);铵态氮(Ammonium nitrogen, AN)、硝态氮(Nitrate nitrogen)采用流动分析仪测定(SKALAR SAN++);全磷(Total phosphorus,TP)和有效磷(Available phosphorus,AP)采用钼锑抗分光光度法;全钾(Total potassium,TK)和速效钾(Available potassium,AK)采用火焰光度法。

1.2.3　土壤微生物群落功能多样性的测定

称取 10.0g 过 2mm 筛的新鲜土壤样品加入到高压灭菌过的三角瓶中,加入 100ml 0.85%无菌氯化钠溶液,封口,25℃条件下,180r/min 震荡 30min,静置 2min,吸取上清液 4ml 定容 40ml(0.85%氯化钠),再次吸取 4ml 定容 40ml(0.85%氯化钠),590nm 测定吸光度(0.13±0.02),吸取 150 微升溶液于生态板,25℃培养,12 小时测定 1 次生态板的吸光度,连续测定 10 d [20-22]。

1.3　数据分析

用每孔平均颜色变化率(average well colour development,AWCD)来描述土壤微生物代谢活性,计算公式如下:

$$\mathrm{AWCD} = \frac{\sum (C - R)}{n} \tag{1}$$

式中,C 为有碳源孔的吸光度值,R 为对照孔的吸光度值(对照空 1 个),n 为碳源数目(31×3 次重复)[23],$C-R \leq 0$ 的孔在计算中记为 0[24]。

代谢过程的动力学曲线通过非线性拟合获得:

$$Y = \mathrm{AWCD} = \frac{K}{1 + e^{-p(t-s)}} \tag{2}$$

式中,K 为渐近线,s 为达到 $K/2$ 所需时间,p 为 AWCD 变化的指数速率[24-25]。AWCD = 0.2 时,表明快速生长的细菌占优势,底物的代谢速率处于迟滞期向对数期转换时期;AWCD = 0.8 时,表明不具代表性和生长缓慢的微生物种类对碳源利用的贡献较大,此时底物代谢处于指数增长时期。通过曲线拟合,拟合曲线满足要求后通过线性插值的方法获得 AWCD = 0.2 和 AWCD = 0.8 时样品的吸光度值[26,27]。

培养 96 h 的数据用于计算土壤微生物群落功能多样性,计算公式如下:

Shannon-Wiener 多样性指数(H') $$H' = -\sum_{i=1}^{s} P_i \ln P_i \tag{3}$$

McIntosh 多样性指数(U) $$U = \sqrt{(\sum n_i^2)} \tag{4}$$

Simpson 优势度指数(D_s) $$D_s = 1 - \sum p_i^2 \tag{5}$$

式中,P_i 为第 i 个孔的相对吸光度值与所有孔相对吸光度值和的比值,计算公式[21,22]为:

$$P_i = \frac{C - R}{\sum (C - R)} \tag{6}$$

丰富度指数(S) 指被利用碳源的数量,当生态板微孔的吸光度值≥0.2 时,判定为阳性值允许计入微生物群落的丰富度 S[28]。

数据分析采用 Excel 和 SPSS20.0 进行,采用 OriginPro 8.0 进行非线性拟合;采用 SPSS 和 R 进行主成分分析(PCA)和冗余分析(RDA)分析。

2 结果与分析

2.1 土壤微生物平均颜色变化率的差异

平均颜色变化率(AWCD)表征微生物群落碳源利用率,是土壤微生物群落利用单一碳源能力的一个重要指标,反映了土壤微生物活性、微生物群落生理功能多样性[29]。由图 1 可知,随培养时间延长,AWCD 增加,不同植被类型都表现出在开始的 24 h 变化很小,低于 0.032,说明此时碳源基本未被利用;24—120h AWCD 快速升高,反映 24h 后碳源被大幅利用。不同植被类型 AWCD 的变化趋势相似,但在相同培养时间下,灌丛的 AWCD 值均低于其他植被类型。

代谢过程的动力学曲线通过非线性拟合,结果表明,相关系数 r^2 均大于 0.99(表 2)。不同植被类型 AWCD 变化的指数速率存在显著差异,表 2 可看出针阔混交林下土壤微生物对碳源利用率最快。K 为渐近线代表最大吸光度,反映微生物对碳源利用潜力,苔藓群

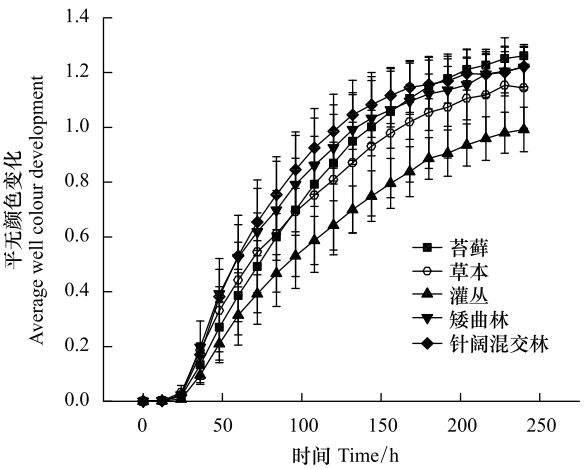

图 1 不同植被类型土壤微生物群落的平均颜色变化率

Fig. 1 Average well colour development of soil community in different vegetation types

落下土壤利用碳源能力最强,矮曲林和针阔混交林次之,灌丛下土壤微生物的碳源利用能力最弱。

表 2　拟合生长曲线的动力学参数

Table 2　Kinetic parameters of the fitted logistic growth equations

植物类型 Vegetation types	渐近线(K) Asymptote	达到 $K/2$ 所需时间(s) Time ($Y=K/2$)	AWCD 变化的指数速率(p) Exponential rate of AWCD change	相关系数(r^2) Correlation coefficient
苔藓 Moss	1.26a	87.1d	0.026c	0.99
草本 Herb	1.15c	77.8c	0.024d	0.99
灌丛 Shrub	0.99d	90.6e	0.022e	0.99
矮曲林 Dwarf forest	1.22b	72.1b	0.027b	0.99
针阔混交林 Conifer and broadleaf mix forest	1.22b	68.8a	0.033a	0.99

同一列数据后不同小写字母代表不同植被类型之间的差异显著($P<0.05$)

2.2　$AWCD_{0.2}$和 $AWCD_{0.8}$时土壤微生物底物类型的差异

AWCD=0.2 时可以反映土壤微生物实际碳源利用功能,由图 2A 可知,不同植被类型下土壤微生物的碳源利用格局不同。从箭头指示的方向可以看出,不同植被类型的碳源利用差异主要是由酯类(ES)和聚合物(PM)引起的,二者合计解释总变异量的 43.69%。草本和针阔混交林利用的碳源类型主要是羧酸类(CA)和胺类(AM),其次是聚合物(PM)和氨基酸类(AA);灌丛利用的碳源类型主要是酯类(ES)和带磷基糖类(CH.P);矮曲林利用的碳源类型主要是糖类(CH),而苔藓没有明显的碳源利用类型。

AWCD=0.8 时可以代表更多的微生物群落潜在功能,由图 2B 可知,不同植被类型下土壤微生物的碳源利用格局差异更为明显,主要是由氨基酸类(AA)和带磷基糖类(CH.P)引起的,二者合计解释总变异量的 47.51%。草本和针阔混交林利用的主要碳源类型出现了分化,草本群落下土壤微生物利用的主要是酯类(ES),而针阔混交林利用的碳源类型主要是羧酸类(CA)、胺类(AM)和聚合物(PM);灌丛利用的碳源种类由酯类(ES)和带磷基糖类(CH.P)变为了糖类(CH);而苔藓利用的主要碳源是带磷基糖类(CH.P),其次是氨基酸类(AA)。

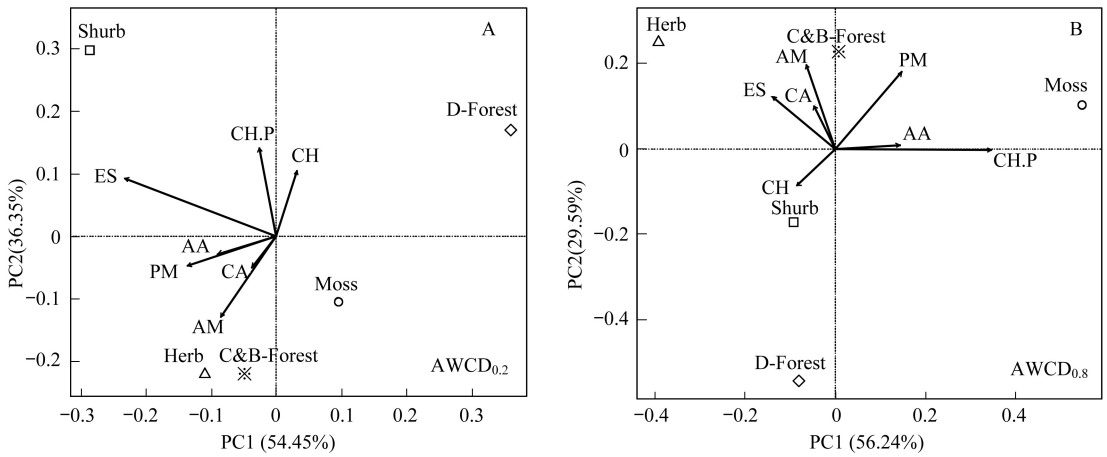

图 2　土壤微生物对 7 大类碳源利用的主成分分析

Fig.2　Principal component analyses of seven major carbon sources

糖类(CH) carbohydrates,带磷基的糖类(CH.P) carbohydrates containing phosphate rest,羧酸类(CA) Carbonic acids,氨基酸类(AA) amino acids,胺类(AM) amines,酯类(ES) ester,聚合物(PM) polymers

2.3　$AWCD_{0.2}$和 $AWCD_{0.8}$时土壤微生物不同种类底物的差异

为更清楚的描述五大连池火山熔岩台地不同植被类型的碳源利用特征,通过比较 AWCD0.2 和 0.8 时生态板 31 种碳源孔的吸光度值来表征微生物对单一碳源的利用能力差异,从图 3 可以看出,不同植被类型土壤

微生物在碳源利用种类上存在一定的相似性,不同碳源利用能力差异可能与土壤中初始微生物相应功能菌群的数量有关。

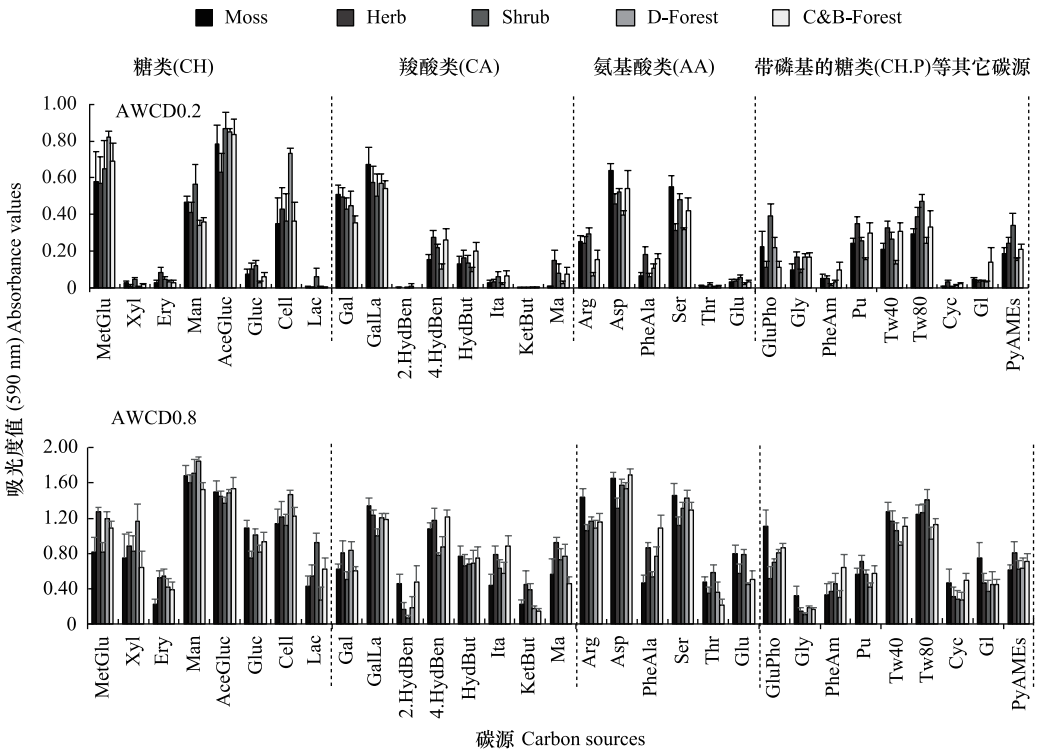

图 3 平均颜色变化率 0.2 和 0.8 时 31 种单一碳源的吸光度值

Fig.3 Absorbance values at $AWCD_{0.2}$ and $AWCD_{0.8}$ of 31 sole-carbon sources

糖类(Carbohydrates):MetGlu(β-甲基-D-葡萄糖苷 β-methyl-D-glucoside),Xyl(D-木糖/戊醛糖 D-xylose),Ery(i-赤藓糖醇 i-erythritol),Man(D-甘露醇 D-mannitol),AceGluc(N-乙酰-D-葡萄糖氨 N-acetyl-D-glucosamine),Gluc(D-葡糖胺酸 D-glucosaminic Acid),Cell(D-纤维二糖 D-cellobiose),Lac(a-D-lactose);羧酸类(Carboxylic acids):Gal(D-半乳糖酸 D-galacturonic acid),GalLa(D-半乳糖醛酸 γ-内酯 D-galactonic acid γ-lactone),2HydBen(2-羟基苯甲酸 2-hydroxy benzoic acid),4HydBen(4-羟基苯甲酸 4-hydroxy benzoic acid),HydBut(γ-羟基丁酸 γ-hydroxy butyric acid),Ita(衣康酸 itaconic acid),KetBut(α-丁酮酸 a-ketobutyric acid),Ma(D-苹果酸 D-malic acid);氨基酸(Amino acids):Arg(L-精氨酸 L-arginine),Asp(L-天门冬酰胺 L-asparagine),PheAla(L-苯基丙氨酸 L-phenylalanine),Ser(L-丝氨酸 L-serine),Thr(L-苏氨酸 L-threonine),Glu(甘氨酰-L-谷氨酸 glycyl-L-glutamic acid). 带磷基的糖类(carbohydrates containing phosphate rest):GluPho(1-磷酸葡萄糖 Glucose 1-phosphate),Gly(D,L-α-磷酸甘油 D,L-a-Glycerol);胺类(amines):PheAm(苯乙基胺 Phenylethyl-amine),Pu(腐胺 Putrescine);聚合物(polymers):Tw40(吐温 40 Tween40),Tw80(吐温 80 Tween80),Cyc(α-环式糊精 a-Cyclodextrin),Gl(肝糖 Glycogen);酯类(ester):PyAMEs(丙酮酸甲酯 yruvic Acid Methyl Ester)

考虑到实际的微生物群落功能,在 AWCD0.2 时的 PCA 结果表明(图 4A),N-乙酰-D-葡萄糖氨、β-甲基-D-葡萄糖苷、D-甘露醇和 D-纤维二糖是优先利用的糖类碳源(图 3,4A)。罐丛和草本对羧酸类底物的利用类型相似(图 4C),不同植被类型利用的底物种类主要是 D-半乳糖酸和 D-半乳糖醛酸,而 2-羟基苯甲酸和 α-丁酮酸几乎没有被降解(图 3)。L-苏氨酸和甘氨酰-L-谷氨酸只有轻微的利用,灌丛优先利用的是 L-精氨酸,苔藓对 L-天门冬酰胺和 L-丝氨酸的利用能力更强(图 3,4E)。苔藓和矮曲林对带磷基的糖类等其他四类碳源的利用较弱(图 3,图 4G)

在 AWCD0.8 时,灌丛和针阔混交林下土壤微生物菌群对 α-D-乳糖的降解速度得到提升,不同植被类型下土壤微生物菌群都表现出对 D-甘露醇具有最强的降解能力(图 3,4B)。灌丛和草本的碳源利用类型出现了分化(图 4C),4-羟基苯甲酸和 D-苹果酸的利用能力明显提高(图 3,4D)。2-羟基苯甲酸的降解量有一定的提高,但灌丛对其利用依然很小。各植被类型下土壤微生物对 TW40 和 TW80 均具有较强的代谢能力(图 3,图 4G,图 4H)。

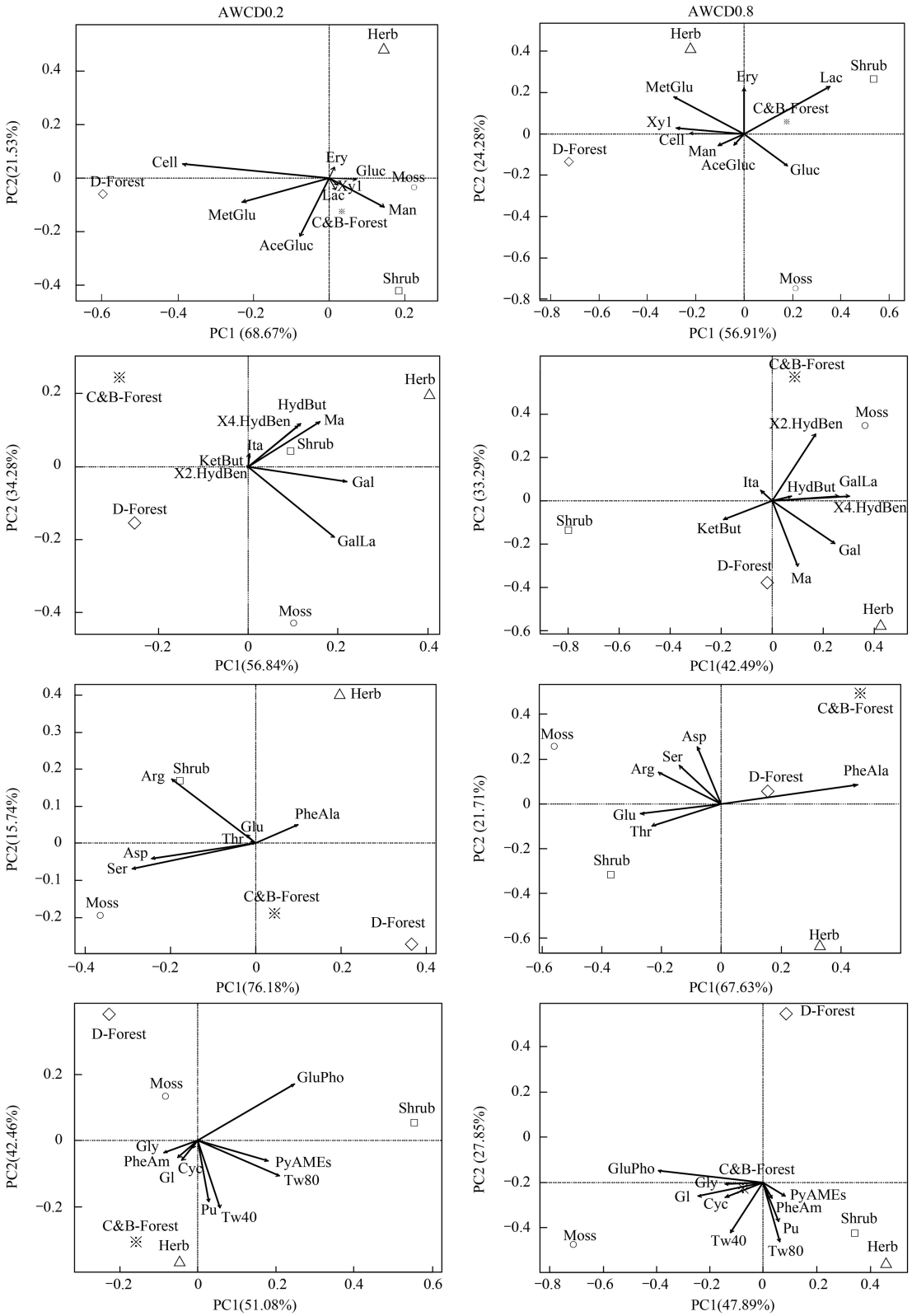

图 4　均颜色变化率 0.2 和 0.8 时单一碳源利用的主成分分析

Fig.4　Principal component analysis of sole-carbon sources utilization at $AWCD_{0.2}$ and $AWCD_{0.8}$

图 A、C、E 和 G 分别代表 AWCD0.2 时糖类(CH)、羧酸类(CA)、氨基酸类(AA)和带磷基的糖类(CH.P)等其他碳源的利用差异;图 B、D、F 和 H 分别代表 AWCD0.8 时糖类(CH)、羧酸类(CA)、氨基酸类(AA)和带磷基的糖类(CH.P)等其他碳源的利用差异

2.4 土壤微生物代谢多样性的变化

不同植被类型的土壤微生物代谢多样性存在着显著差异($P<0.05$)(表 3)。针阔混交林的各项多样性指数均高于其他植被类型,并且显著高于灌丛、草本和苔藓($P<0.05$)。灌丛的多样性指数均显著低于其他植被类型($P<0.05$)。Simpson 指数(Ds)在除灌丛外的其他植被类型之间没有明显差异。

表 3 土壤微生物碳源代谢多样性

Table 3 Soil microbial functional diversity of carbon utilization

植物类型 Vegetation types	Shannon-Wiener 指数(H') Shannon-Wiener index	McIntosh 指数(U) McIntosh index	Simpson 指数(D_s) Simpson index	丰富度指数(S) Richness index
苔藓 Moss	3.056±0.105ab	4.889±0.528ab	0.049±0.008a	25.333±1.111b
草本 Herb	3.043±0.329ab	4.518±1.315bc	0.052±0.012a	24.778±1.167b
灌丛 Shrub	2.927±0.133b	3.845±0.392c	0.041±0.008b	20.889±0.967c
矮曲林 Dwarf forest	3.122±0.112a	5.284±0.417ab	0.052±0.005a	25.667±0.667ab
针阔混交林 Conifer and broadleaf mix forest	3.226±0.057a	5.407±0.781a	0.056±0.003a	28.667±0.963a

同一列数据后不同小写字母代表不同植被类型之间的差异显著($P<0.05$),"±"后的值为标准差

2.5 不同植被类型土壤微生物碳源利用模式的差异及其影响因素

为进一步确定不同植被类型土壤微生物碳源利用模式的差异及其影响因素,进行了冗余分析。结果表明(图 5),土壤理化性质对土壤微生物功能多样性具有显著影响,速效磷、铵态氮、C:N 和 pH 与多样性指数间均具有显著的正相关关系,理化性质对不同植被类型的影响程度存在差异。羧酸类、氨基酸类、酯类和胺类的降解更易受到环境因素的影响(图 6),灌丛和针阔混交林对氨基酸类、胺类和聚合物类的降解更易受到速效钾、铵态氮和 C:N 的影响。

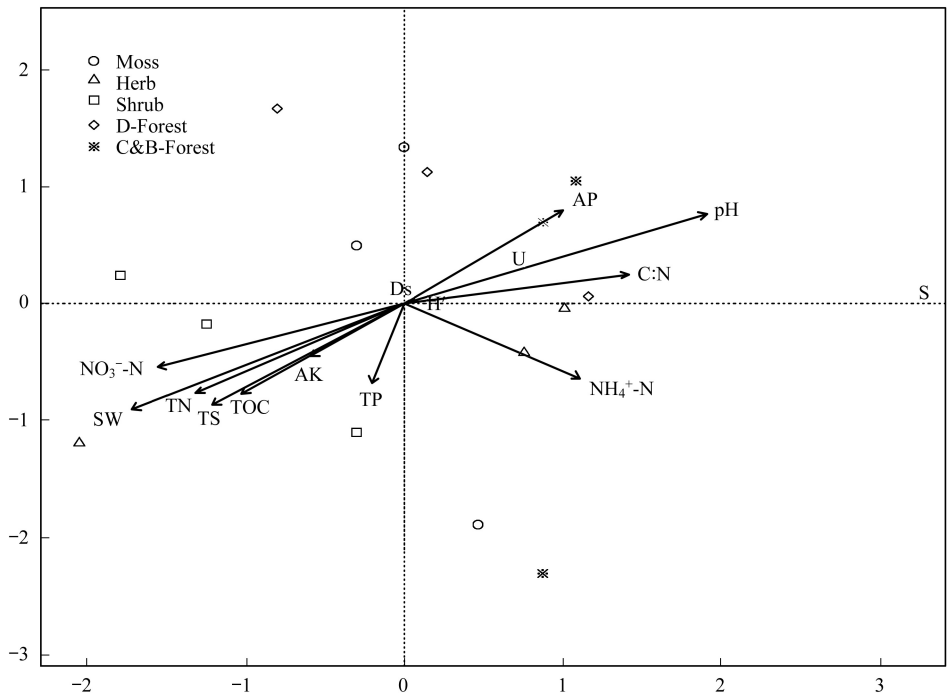

图 5 多样性指数和环境因子的冗余分析

Fig.5 Redundancy analysis of Diversity indices and environmental variables

3 讨论

本研究中,苔藓的微生物代谢活性最高,针阔混交林次之,灌丛群落的微生物代谢活性最低,表明不同植

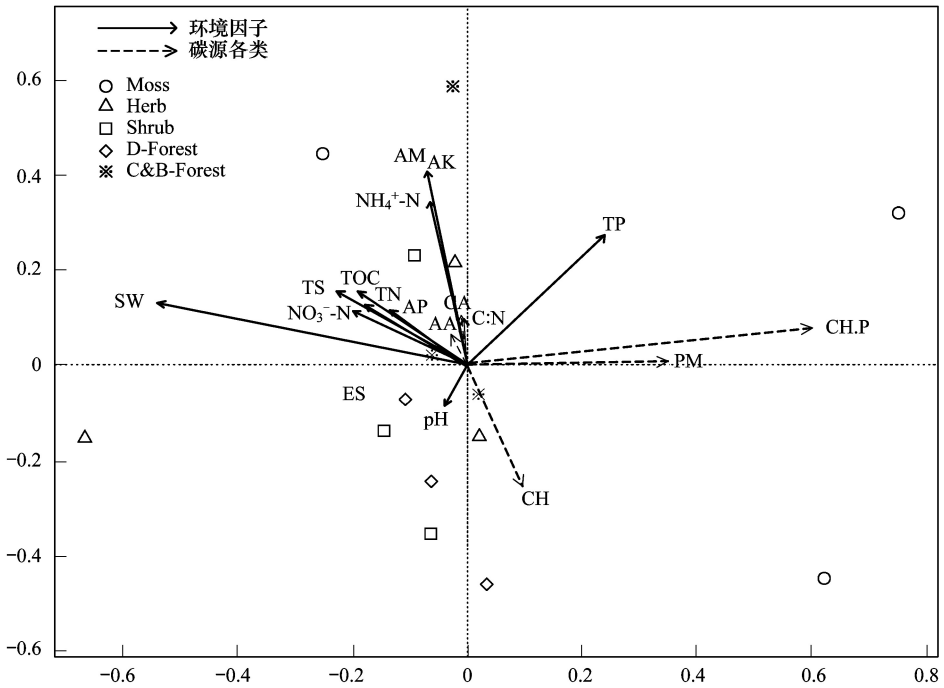

图 6　七类主要碳源和环境因子的冗余分析

Fig.6　Redundancy analysis of seven major carbon sources and environmental variables

物群落下微生物群落对不同碳源利用能力存在巨大的差异(图 1)。研究表明,苔藓具有极大的表面积和极强的吸附能力,可有效截获降水,累积 N、P 等营养元素,并且分泌酸性物质加速岩石风化,促进表层土壤形成,为微生物活动提供营养和良好微环境,有利于微生物的代谢活动[14,30-31],因此具有较强的碳源利用能力。同时,五大连池新期火山熔岩台地的植被虽然处于原生演替过程,但植被分布可能更多地受种源随机分布的影响,各植被类型不能简单地代替演替阶段,因此,土壤微生物的功能多样性并未在演替方向上表现出一定的规律性,随机性特征更为明显。灌丛群落的微生物指数增长速率最小,达到 K/2 的时间最长与针阔混交林群落土壤微生物活性变化规律正好相反(表 2)。这可能是由于五大连池新期火山喷发距今只有 300 年的时间,火山灰、浮石造成的土壤水分不足,营养物质缺乏,造成植被演替缓慢,五大连池至今还保留着玄武岩熔岩生境,植物生长的基本环境尤其是养分条件等差异很小引起的。吴则焰等[32]认为在其他条件相对一致的情况下,土壤微生物群落结构和功能的差异主要受不同植被类型影响。WAID[33]也认为,植被凋落物的数量、种类以及根系分泌物对土壤微生物生长的刺激作用具有选择性,进而影响微生物群落结构和组成特征,因此,不同植被群落土壤微生物表现出不同的碳源利用特征(图 2)。

碳源利用能力的增强或消弱能够表征利用此类碳源的土壤微生物种群数量的增加或减少[34]。本研究表明,不同植被条件下,土壤微生物对 31 种碳源的利用能力在不同培养时期均存在明显的差异,不同培养时间参与碳源代谢的微生物种群种类和数量可能存在显著地不同。因此,在评价不同区域或不同实验处理过程中需要考虑不同实验处理的时间问题。李骁等研究表明植物生长过程中持续向根部土壤释放糖类、氨基酸等有机物,为土壤微生物代谢活动提供大量的碳源[35],在提供微生物繁殖的养分同时,不断改变植物根际的物理和化学环境,进而对根际微生物的种类和数量产生显著影响[36]。因此,不同植被类型下土壤微生物群落组成结构差异尤其是功能菌群的差异可能是引起微生物代谢功能改变的重要原因[37]。此外,不同植被类型下优势碳源类型的差异反映了土壤微生物呼吸代谢底物的差异,这也反映出生态系统在演化过程中,植被群落结构和类型的差异、更替会影响土壤微生物的群落结构和功能[33]。这种影响主要取决于凋落物组成和数量的变化,凋落物作为土壤有机质输入的主要来源,其性质和数量等的变化必然会影响土壤微生物群落组

成[38-40],从而影响土壤微生物的代谢功能。植被演替过程中,尤其是类似于五大连池新期火山熔岩台地上发生的原生演替过程,处于不同演替阶段的植物群落其对环境的改变尤其是根际微环境中微生物群落组成和结构的改造存在着巨大的差异,进而导致微生物功能的改变,因此,表现为对不同碳源种类在利用能力上存在差异(图 3,图 4)。

土壤微生物活性和多样性特征受气候、土壤养分和地上植被的直接或间接影响[41]。因此,生态系统演替过程中土壤理化性质与微生物群落的多样性指数、代谢活性之间具有密切关系[42]。本研究中,土壤理化性质对土壤微生物功能多样性具有显著影响,但是对不同植被类型的影响程度存在差异,这可能是不同植被类型下土壤微生物群落结构及其环境差异造成的。在岩溶生态系统中,土壤生产力和功能结构主要受磷素的控制,然而岩溶区全磷很难转化为速效磷,因此磷素有效性极低[43]。五大连池火山熔岩台地是形成时间较短的典型熔岩环境,在未形成真正土壤层的情况下,虽然基质的磷含量较高,但其有效磷含量低,速效磷含量可能会成为微生物和植物生长的限制因子。本研究中,土壤微生物多样性指数与速效磷含量之间均呈正相关关系(图 5),由于研究中只对速效磷进行了分析,不同磷素组成及活性对土壤微生物结构和功能的影响如何还不清楚需要作进一步的探讨。氨态氮含量和 C:N 与微生物功能多样性之间已存在显著的相关性,火山熔岩台地在土壤发育过程中,初期积累的碳显著高于氮,氮素也可能成为土壤中微生物生长的限制因素[44]。

4 结论

不同植被类型土壤微生物群落代谢功能存在差异,土壤微生物的功能多样性并未在演替方向上表现出一定的规律性,苔藓群落的代谢能力最高而灌丛群落的微生物代谢活性最低,随机性特征更为明显;土壤微生物群落代谢功能差异主要由氨基酸类(AA)和带磷基糖类(CH.P)引起,二者合计解释总变异量的 47.51%;速效磷、铵态氮、C:N 和 pH 对微生物功能多样性具有显著的影响,羧酸类、氨基酸类、酯类和胺类的微生物代谢过程更易受到环境因素的影响。不同评价时点不同植被类型对碳源的利用能力和利用类型存在差异,因此,在评价不同区域或不同实验处理过程中要考虑不同实验处理的时间问题。

同时,Biolog 方法由于碳源种类等的限制不能很好地说明微生物的功能和多样性,因此需要结合酶动力学、分子生物学尤其是高通量测序等手段,深入研究生态系统演化过程中地上植被类型、组成和多样性与土壤微生物结构、功能和多样性的关系,探讨随机分布和演替进程对土壤微生物群落结构和功能的相对贡献。

参考文献(References):

[1] 牛犇, 张立峰, 马荣荣, 刘晓琴, 张翔, 赵亮, 古松. 高寒草甸土壤微生物量及酶活性的研究. 南开大学学报: 自然科学版, 2016, 49(4): 53-60.

[2] Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(3): 626-631.

[3] Zhang X, Zhao X, Zhang M. Functional diversity changes of microbial communities along a soil aquifer for reclaimed water recharge. FEMS Microbiology Ecology, 2012, 80(1): 9-18.

[4] Walker L R, Clarkson B D, Silvester W B, Clarkson B R. Colonization dynamics and facilitative impacts of a nitrogen-fixing shrub in primary succession. Journal of Vegetation Science, 2003, 14(2): 277-290.

[5] 刘秉儒, 张秀珍, 胡天华, 李文金. 贺兰山不同海拔典型植被带土壤微生物多样性. 生态学报, 2013, 33(22): 7211-7220.

[6] Kennedy N, Brodie E, Connolly J, Clipson N. Impact of lime, nitrogen and plant species on bacterial community structure in grassland microcosms. Environmental Microbiology, 2004, 6(10): 1070-1080.

[7] Nemergut D R, Anderson S P, Cleveland C C, Martin A P, Miller A E, Seimon A, Schmidt S K. Microbial community succession in an unvegetated, recently deglaciated soil. Microbial Ecology, 2007, 53(1): 110-122.

[8] Ohtonen R, Fritze H, Pennanen T, Jumpponen A, Trappe J. Ecosystem properties and microbial community changes in primary succession on a glacier forefront. Oecologia, 1999, 119(2): 239-246.

[9] Bardgett R D, Kandeler E, Tscherko D, Hobbs P J, Bezemer T M, Jones T H, Thompson L J. Below-ground microbial community development in a high temperature world. Oikos, 1999, 85(2): 193-203.

[10] del Moral R, Wood D M. Early primary succession on a barren volcanic plain at Mount St. Helens, Washington. American Journal of Botany, 1993, 80(9): 981-991.

[11] Huang Q Y, Wang J F, Zhu D G, Ni H W. Species composition and succession discipline on lava flow of different periods volcano, Wudalianchi China. Applied Mechanics and Materials, 2014, 496-500: 3005-3008.
[12] 周胜男, 梁宇, 贺红士, 吴志伟. 火山喷发后植被演替的影响因子. 生态学杂志, 2016, 35(1): 234-242.
[13] 周志强, 徐丽娇, 张玉红, 夏春梅, 李洪光, 刘彤, 马克平. 黑龙江五大连池的生态价值分析. 生物多样性, 2011, 19(1): 63-70.
[14] 福英, 白学良, 张乐, 毕庚辰, 冯超, 寇瑾, 萨如拉. 五大连池火山熔岩地貌苔藓植物对土壤养分积累的作用. 生态学报, 2015, 35(10): 3288-3297.
[15] 谢立红, 黄庆阳, 曹宏杰, 倪红伟. 五大连池新期火山熔岩台地维管束植物物种多样性. 西北植物学报, 2017, 37(4): 790-796.
[16] 谢立红, 曹宏杰, 黄庆阳, 王继丰, 倪红伟. 五大连池新期火山熔岩台地 3 种共有植物的叶功能性状及其相互关系. 西北植物学报, 2018, 38(5): 967-775.
[17] 姜明月, 张文天, 魏晓雪. 五大连池矮曲林土壤微生物量碳、氮对季节变化的动态响应特征. 生态科学, 2017, 36(5): 96-103.
[18] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业出版社, 2000.
[19] 国家林业局. LY/T 1210-1275-1999 森林土壤分析方法. 北京: 中国标准出版社, 1999.
[20] 郑华, 欧阳志云, 方治国, 赵同谦. BIOLOG 在土壤微生物群落功能多样性研究中的应用. 土壤学报, 2004, 41(3): 456-461.
[21] Zak J C, Willig M R, Moorhead D L, Wildman H G. Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach. Soil Biology and Biochemistry, 1994, 26(9): 1101-1108.
[22] 郑华, 欧阳志云, 王效科, 方治国, 赵同谦, 苗鸿. 不同森林恢复类型对土壤微生物群落的影响. 应用生态学报, 2004, 15(11): 2019-2024.
[23] Garland J L, Mills A L. Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole-carbon-source utilization. Applied and Environmental Microbiology, 1991, 57(8): 2351-2359.
[24] Garland J L. Analytical approaches to the characterization of samples of microbial communities using patterns of potential C source utilization. Soil Biology and Biochemistry, 1996, 28(2): 213-221.
[25] Salomo S, Münch C, Röske I. Evaluation of the metabolic diversity of microbial communities in four different filter layers of a constructed wetland with vertical flow by Biolog™ analysis. Water Research, 2009, 43(18): 4569-4578.
[26] Frostegård Å, Tunlid A, Bååth E. Phospholipid fatty acid composition, biomass, and activity of microbial communities from two soil types experimentally exposed to different heavy metals. Applied and Environmental Microbiology, 1993, 59(11): 3605-3617.
[27] 黄元元, 曲来叶, 曲秀春, 杜淑芹. 镜泊湖岩溶台地不同植被类型土壤微生物群落特征. 生态学报, 2012, 32(9): 2827-2836.
[28] Ratcliff A W, Busse M D, Shestak C J. Changes in microbial community structure following herbicide (glyphosate) additions to forest soils. Applied Soil Ecology, 2006, 34(2/3): 114-124.
[29] 吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 方长旬, 张志兴, 吴林坤, 周明明, 陈婷. 中亚热带森林土壤微生物群落多样性随海拔梯度的变化. 植物生态学报, 2013, 37(5): 397-406.
[30] Lee J A. Unintentional experiments with terrestrial ecosystems: ecological effects of sulphur and nitrogen pollutants. Journal of Ecology, 1998, 86(1): 1-12.
[31] 刘学炎, 肖化云, 刘丛强, 李友谊. 碳氮稳定同位素指示苔藓生境特征以及树冠对大气氮沉降的吸收. 地球化学, 2007, 36(3): 286-294.
[32] 吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 方长旬, 张志兴, 吴林坤, 周明明, 沈荔花. 武夷山国家自然保护区不同植被类型土壤微生物群落特征. 应用生态学报, 2013, 24(8): 2301-2309.
[33] Waid J S. Does soil biodiversity depend upon metabiotic activity and influences? Applied Soil Ecology, 1999, 13(2): 151-158.
[34] 马玲, 马琨, 汤梦洁, 代晓华. 间作与接种 AMF 对连作土壤微生物群落结构与功能的影响. 生态环境学报, 2013, 22(8): 1341-1347.
[35] 李骁, 王迎春. 土壤微生物多样性与植物多样性. 内蒙古大学学报: 自然科学版, 2006, 37(6): 708-713.
[36] Kowalchuk G A, Buma D S, de Boer W, Klinkhamer P G L, van Veen J A. Effects of above-ground plant species composition and diversity on the diversity of soil-borne microorganisms. Antonie van Leeuwenhoek, 2002, 81(1/4): 509-520.
[37] 陈法霖, 郑华, 阳柏苏, 欧阳志云, 张凯, 屠乃美. 外来种湿地松凋落物对土壤微生物群落结构和功能的影响. 生态学报, 2011, 31(12): 3543-3550.
[38] Urbanová M, Šnajdr J, Baldrian P. Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 84: 53-64.
[39] Innangi M, Schenk M K, d'Alessandro F, Pinto S, Menta C, Papa S, Fioretto A. Field and microcosms decomposition dynamics of European beech leaf litter: influence of climate, plant material and soil with focus on N and Mn. Applied Soil Ecology, 2015, 93: 88-97.
[40] Ushio M, Kitayama K, Balser T C. Tree species effects on soil enzyme activities through effects on soil physicochemical and microbial properties in a tropical montane forest on Mt. Kinabalu, Borneo. Pedobiologia, 2010, 53(4): 227-233.
[41] 金裕华. 武夷山不同海拔土壤微生物多样性的变化特征[D]. 南京: 南京林业大学, 2012.
[42] 王晓峰, 汪思龙, 张伟东. 杉木凋落物对土壤有机碳分解及微生物生物量碳的影响. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2393-2398.
[43] 杨慧, 曹建华, 孙蕾, 栾会妮, 侯彦林. 岩溶区不同土地利用类型土壤无机磷形态分布特征. 水土保持学报, 2010, 24(2): 135-140.
[44] 曹永昌, 杨瑞, 刘帅, 王紫泉, 和文祥, 耿增超. 秦岭典型林分夏秋两季根际与非根际土壤微生物群落结构. 生态学报, 2017, 37(5): 1667-1676.