

DOI: 10.5846/stxb201905291125

王雅芸, 隆彦昕, 李岩, 王妍, 吕光辉, 杨建军, 高兴旺, 常顺利, 杨晓东. 胡杨土壤理化性质与微生物群落结构空间和分布的关系. 生态学报, 2021, 41(14): 5669-5684.

Wang Y Y, Long Y X, Li Y, Wang Y, Lü G H, Yang J J, Gao X W, Chang S L, Yang X D. Relationships of soil physicochemical properties to the distribution and the composition of microbial community under *Populus euphratica*'s crown. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14): 5669-5684.

胡杨土壤理化性质与微生物群落结构空间和分布的关系

王雅芸^{1,2}, 隆彦昕^{1,2}, 李岩^{1,2}, 王妍^{1,2}, 吕光辉^{1,2}, 杨建军^{1,2}, 高兴旺^{1,2}, 常顺利^{1,2}, 杨晓东^{2,3,*}

1 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046

2 新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046

3 宁波大学地理与空间信息技术系, 宁波 315211

摘要: 土壤理化性质是微生物群落结构变化和空间分布的主要驱动力, 揭示土壤与微生物之间关系是当前生态学和土壤学的研究热点之一。在大小胡杨树冠下少有植物生长的区域, 测定距离树干不同位置 (距离大胡杨树树干 0—3 m 和 3—6 m, 距离小胡杨树树干 0—3 m, 以及距离大小胡杨树树干至少 9 m 以上; 分别简称为 DB_{0-3 m}, DB_{3-6 m}, DS_{0-3 m} 和 CK) 的土壤理化性质和土壤微生物的群落组成, 之后运用微生物群落组间差异分析、典范对应分析和 Spearman 相关分析等方法, 探讨胡杨树冠下土壤理化性质与微生物群落分布组成之间的关系。结果显示: (1) 在 4 个采样位置, 细根生物量、土壤含水量、有机质、全氮、全磷和总盐均在 DB_{0-3 m} 最高, DB_{3-6 m} 居中, DS_{0-3 m} 和 CK 的含量最低 (DB_{0-3 m} ≥ DB_{3-6 m} ≥ DS_{0-3 m} ≥ CK) ($P < 0.05$)。DB_{0-3 m} 的这些理化性质的含量分别是 DS_{0-3 m} 的 3.97、1.13、3.71、3.03、1.49 和 1.95 倍; 相反, 土壤容重在 4 个采样位置没有显著性差别 ($P > 0.05$); (2) 网水平上, 丰度排名前十的细菌和真菌分布组成在 4 个采样位置明显不同。细菌方面, Rhodothermia 和 γ -变形菌纲为 DB_{0-3 m} 的优势纲 (相对丰度为 0.27 和 0.28), 拟杆菌纲为其他 3 个位置的优势种 (在 DB_{3-6 m}、CK 和 DS_{0-3 m} 的相对丰度为 0.37、0.26 和 0.26)。真菌方面, 粪壳菌纲为 DB_{0-3 m} 和 DS_{0-3 m} 的优势纲 (相对丰度为 0.27 和 0.10)。座囊菌纲为 DB_{3-6 m} 和 CK 的优势纲 (相对丰度为 0.09 和 0.16); (3) 细菌和真菌群落组成在 4 个采样位置存在显著差异。DB_{0-3 m} 的真菌和细菌群落组成和 DB_{3-6 m} 较相似, DS_{0-3 m} 和 CK 的真菌和细菌群落组成较为相似; (4) 典范对应分析与 Spearman 分析结果表明, 胡杨树冠下土壤微生物的群落组成受到土壤盐分、细根生物量、含水量、有机质、全氮和全磷的影响。其中, 土壤盐分的影响最大。综合可知, 在胡杨树冠下, 土壤微生物群落的组成于胡杨树树干下不同距离的位置上存在差异, 它是胡杨和土壤之间物质交换、营养流动及微生物的生境选择共同作用的后果。土壤微生物群落组成在空间上的变化, 可以负向影响树冠下幼苗的萌发和生长。在一定程度上, 这种负向作用使得胡杨树冠下少有植物生长。

关键词: 胡杨; 树冠; 细菌; 真菌; 土壤理化性质; 微生物群落; 干旱区荒漠

Relationships of soil physicochemical properties to the distribution and the composition of microbial community under *Populus euphratica*'s crown

WANG Yayun^{1,2}, LONG Yanxin^{1,2}, LI Yan, WANG Yan^{1,2}, LÜ Guanghui^{1,2}, YANG Jianjun^{1,2}, GAO Xingwang^{1,2}, CHANG Shunli^{1,2}, YANG Xiaodong^{2,3,*}

1 Key Laboratory of Oasis Ecology, Urumqi 830046, China

2 Institute of Resources and Environment Science, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31860111, 41871031)

收稿日期: 2019-05-29; 网络出版日期: 2021-05-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xjyangxd@sina.com

3 Department of Geography and Spatial Information Technology, Ningbo University, Ningbo 315211, China

Abstract: Soil physiochemical properties are considered as the main driving force for the changes of community and spatial distribution of soil microorganisms. Exploring the relationship between soil physiochemical properties and soil microorganisms is one of the hot topics in ecology and soil science. In this study, changes of soil physicochemical properties and the composition of soil microbial community were measured along four distances from two types of *Populus euphratica*'s trunk (big and small mature individuals) under their crown. Four distances included two positions that far from big *Populus euphratica*'s trunk within 3 m (DB_{0-3m}) and ranged from 3 to 6 m (DB_{3-6m}), the position far from small *Populus euphratica*'s trunk within 3 m (DS_{0-3m}), and control group (CK) that distance from both big and small *Populus euphratica*'s trunk at least larger than 9 m. Then, differences in microbial communities, canonical correspondence analysis and Spearman correlation analysis were used to explore relationships between soil physicochemical properties and distribution of soil microorganisms. The results showed that (1) among four sampling positions, fine root biomass, soil water content, soil organic matter, total nitrogen, total phosphorus and total salinity were the highest in DB_{0-3m} , the middle in DB_{3-6m} , and the lowest in DS_{0-3m} and CK ($DB_{0-3m} \geq DB_{3-6m} \geq DS_{0-3m} \geq CK$) ($P < 0.05$). The contents of these soil physicochemical properties in DB_{0-3m} were 3.97, 1.13, 3.71, 3.03, 1.49 and 1.95 times of these in DS_{0-3m} , respectively. On the contrary, soil bulk density did not show the significant difference among four sampling positions ($P > 0.05$). (2) At the class level, spatial distributions of the top 10 bacteria and fungi in abundance were significantly different in the four sampling positions. In bacteria, Rhodothermia and γ -metamorphosis were the dominant class in DB_{0-3m} (their relative abundances were 0.27 and 0.28, respectively), while Bacteroides were the dominant class in other positions (relative abundances were 0.37, 0.26, and 0.26 in DB_{3-6m} , CK, and DS_{0-3m} , respectively). In fungi, Sordariomycetes were the dominant class in DB_{0-3m} and DS_{0-3m} (relative abundances were 0.27 and 0.10, respectively), while Dothideomycetes were the dominant class in DB_{0-3m} and DS_{0-3m} (relative abundance were 0.09 and 0.16, respectively). (3) There were significant differences in bacterial and fungal community composition among four sampling positions. The fungal and bacterial communities in DB_{0-3m} were similar to those of DB_{3-6m} , while which were similar between DS_{0-3m} and CK. (4) The results of typical correspondence analysis and Spearman analysis showed that the community composition of soil microorganisms was mainly affected by soil salinity, fine root biomass, soil water content, soil organic matter, total nitrogen and total phosphorus. Compared with other factors, soil salinity had the greatest contribution to the change of community composition of soil microorganisms. To sum up, the composition and spatial distribution of soil microbial community vary along distances from *Populus euphratica*'s trunk, which is the result of the joint actions of material exchange and nutrient flow between plant root and soil, and habitat selection of soil microorganism. To some degree, the changes of composition and distribution of soil microbial community negatively affect the germination and growth of seedlings. As a result, this negative effect makes less plant growth under the crown of *Populus euphratica*.

Key Words: *Populus euphratica*; crown; bacteria; fungus; soil physicochemical properties; microbial communities; arid desert region

土壤微生物群落结构被认为是土壤生态系统的预警和敏感性指标之一^[1]。它在调节土壤养分和生态系统过程中起着重要的作用,是维持植物生长的关键^[2]。土壤微生物的空间分布与物种组成对植物和生境具有明显的选择性^[3]。它在很大程度上受到土壤环境条件,特别是土壤理化因子的影响^[4]。但是,这些研究成果均在不同海拔、群落类型、土地利用方式、气候等较大尺度梯度或局域样地水平上获得^[5-6]。在小尺度比如乔木的树冠下,土壤微生物群落组成和多样性是否受土壤理化因子的影响,仍然是一个需要讨论的热点话题。

胡杨(*Populus euphratica*)是干旱荒漠地区群落的建种群之一,其对盐碱、高温和干旱等极端环境条件具有很强的耐性和抗性^[7]。在中国它主要分布在新疆,且有研究表明,新疆维吾尔自治区拥有世界上规模最大、分布最集中、保存最完整和最具代表性的天然胡杨林^[8]。胡杨适应环境的特性及胡杨林的保育,一直是当地政府和学术界最为关心的问题之一^[9]。在新疆艾比湖湿地自然保护区,我们发现胡杨树冠下少有植物生长(图1)。甚至,在胡杨死亡的遗迹上,也很少生长植物。大胡杨树冠下未生长草本和灌木的面积远大于小胡杨(图1)。但在以往,少有研究分析过这一区域土壤微生物与土壤理化性质之间的关系。此外,由于

这一区域少有植物生长,土壤理化性质与土壤微生物分布格局之间的关系可能与当前国内外关注乔木树冠下这一微生境的研究有所不同^[10]。以往研究中,均证明乔木树冠下的植物多样性、土壤理化性质都能对微生物的空间分布格局产生影响^[11]。比如,在常绿阔叶林和温带森林中,乔木树冠下物种多样性与土壤微生物多样性正相关^[12]。土壤有机质含量和氮素含量对树冠下土壤微生物的空间分布起重要作用^[13]。胡杨树冠下很少生长植物,因此,其他物种对微生物空间分布的影响可能较弱。再者,干旱区荒漠森林的环境条件与湿润地区的森林差异较大,生态限制因子不同,影响胡杨树冠下土壤微生物空间分布的因素可能与这些地区明显不同^[14]。在胡杨树冠下,我们推测土壤微生物的分布格局可能与胡杨个体发育对土壤理化性质的影响、以及这一影响间接改变土壤微生物与土壤理化性质之间的关系有关。即:随胡杨个体发育,其根系分布的密度和范围发生变化,使得其与土壤在物质交换和营养流动上的联系(比如树冠截留和“肥岛效应”)在不同个体大小胡杨的树冠下,以及距离胡杨树干的不同位置产生差异,故而土壤理化性质在胡杨树冠下发生空间变化^[15]。其次,微生物类群分布对生境具有明显的选择性,随土壤理化性质的变化,其组成与分布在树冠下不同空间位置上可能存在差异性^[16]。



图1 新疆艾比湖湿地自然保护区内胡杨树冠下植物分布图

Fig.1 Plant distribution under *Populus euphratica*'s crown in Ebinur Lake Wetland National Nature Reserve

基于以上,于新疆艾比湖湿地自然保护区,在大小胡杨树冠下分别采集土壤样本,测定土壤理化性质和微生物群落的结构和组成;分析土壤理化性质与微生物结构和组成之间的关系,旨在解决以下2个问题:(1)胡杨树冠下的土壤微生物群落组成和结构、土壤理化性质是否存在空间差异?(2)胡杨树冠下土壤理化性质对微生物群落组成存在怎样的影响?回答这2个问题,对于揭示胡杨树冠下的土壤理化性质与土壤微生物之间关系、探索胡杨树冠下少有植物生长的原因提供理论依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

艾比湖湿地自然保护区位于新疆维吾尔自治区博尔塔拉蒙古自治州精河县与阿拉山口的交界处(43°38'—45°52' N, 79°53'—85°02' E)。保护区总面积 2670.85 km²,气候极端干燥,降水稀少,属典型的北温带大陆性干旱气候年降水量约 100 mm,蒸发量 1600 mm 以上,日照时数约 2800 h,极端最高气温 44℃,极端最低气温-33℃,年平均温度 6—8℃^[17]。西北部阿拉山口是全国著名的风口,盛行西北风,全年 8 级以上大风达 165 d,多集中在 4—6 月,年平均大风(>17 m/s)日数高达 162 d。艾比湖保护区土壤主要有灰棕漠土、盐化草甸土、盐土、风沙土等类型。植物群落主要以极耐旱的荒漠植物构成,最常见的物种有胡杨、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、怪柳(*Tamarix chinensis*)、琵琶柴(*Reaumuria soongorica*)、盐节木(*Halocnemum strobilaceum*)、盐穗木(*Halostachys caspica*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、白麻(*Poacynum pictum*)和碱蓬(*Suaeda glauca*)等^[18]。

1.2 土壤样品采集与处理

2018 年的胡杨生长旺季的 7 月初,在新疆艾比湖国家级湿地自然保护区的东大桥管护站附近,在新疆大

学建立的 100 m×100 m 长期观测胡杨林样地内,随机选择大小胡杨个体各 3 棵(大胡杨的树高 ≥ 8.5 m 且胸径 ≥ 60 cm;小胡杨树高 ≤ 4.5 m 且胸径 ≤ 20 cm)的胡杨,分别利用树高测量仪(Vertex-IV, Haglöf Haglof, Dalarna, Sweden)和皮尺测量树高和胸径(1.3 m 高位置)。在大胡杨树冠下,以离大胡杨树干距离 3 m 和 6 m 为半径,分别设置圆形和环形采样区域。在小胡杨树冠下,按照离树干距离 3 m 设置圆形样地。在距离大小胡杨树干至少 9 m 远的地方,随机设置对照样地。共计 12 个样地。包含 4 种处理:距离大胡杨树干 0—3 m ($DB_{0-3\text{ m}}$)、距离大胡杨树干 3—6 m ($DB_{3-6\text{ m}}$)、距离小胡杨树干 0—3 m ($DS_{0-3\text{ m}}$)、以及对照样地(CK)。本文设置样地距离大胡杨树干最远 6 m 是因为当地大部分大胡杨的冠幅直径 <12 m。同样,大部分小胡杨的冠幅直径 <6 m。每个样地内,随机选择 5 个点,每个点用土壤取样器(土钻法)取 0—20 cm 的土壤样品 1 个。随后,将 5 个点的土壤样品合并成一个混合样。之后,将混合样分成 2 份。1 份装入自封袋,带回实验室内自然风干,并挑拣出植物根系及枯枝落叶后过筛,用于土壤理化性质的测定;另 1 份装入消毒的采样瓶内,放入 -5°C 的冰箱内保存。为了减小采样工作对土壤样品,尤其是土壤微生物影响,采样过程全部用酒精消毒。

本文选择的土壤理化性质包括土壤容重、细根生物量、含水量、有机质、全氮、全磷和盐分。其中,土壤容重用环刀法测定;土壤有机质用重铬酸钾密度法测定;土壤全氮用半微量凯氏定氮法测定;土壤全磷用酸溶—钼锑抗比色法测定;土壤含水量用烘干法测定;细根生物量用直接称重法测定;土壤盐分用质量法测定^[19]。测定土壤微生物的样品从冰箱取出后,采用 CTAB 法提取土壤样品基因组总 DNA^[20],用 1.0% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的纯度和浓度,将 DNA 稀释至 1 ng/ μL ,装入 5 mL 的冷冻管后在液氮罐保存,交于北京诺禾致源测序公司采用 Illumina HiSeq (300 bp 成对端读)测序平台对真菌的 18S rDNA 的 ITS1 区域,及细菌 16S rDNA 的 V3—V4 区域进行扩增子测序和文库构建。其中将所有样品分为三份,整个过程中没有模板对照。PCR 产物用 1.5% 琼脂糖凝胶电泳显示,并用 GeneJET 凝胶提取试剂盒纯化。细菌 16S rDNA 的 V3—V4 区域使用通用引物 341F/806R,真菌的 18S rDNA 的 ITS1 区域使用通用引物 ITS5—1737F 和 ITS2—2043R。测序结果显示,各土壤样品序列的稀释曲线逐渐趋于平缓(图 2),同时测序覆盖度在 0.99 以上,说明本文的取样量基本合理,能真实反应土壤微生物的群落组成。

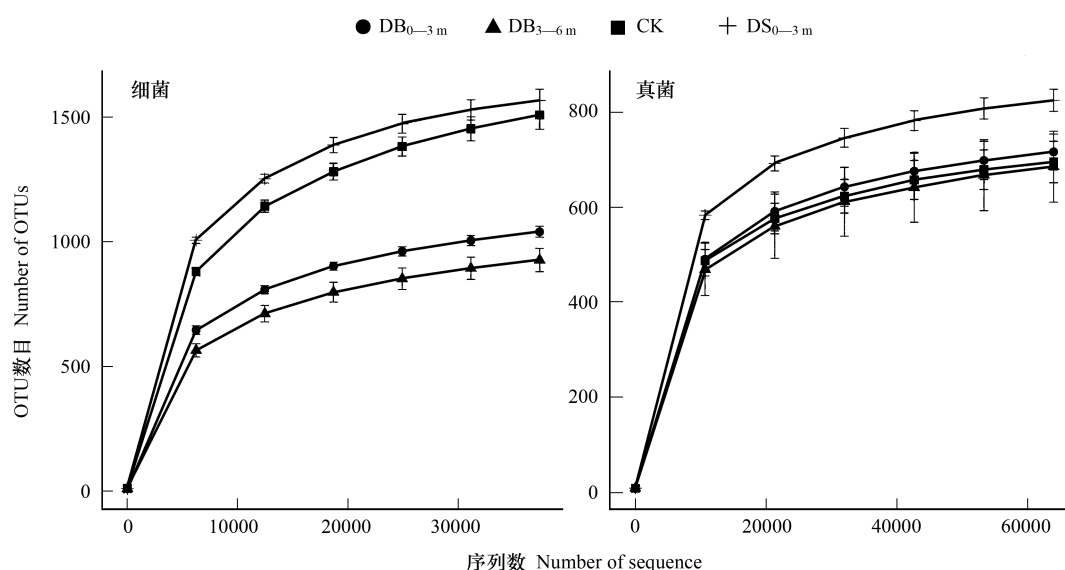


图 2 基于 OTU 丰度的土壤样品微生物群落的稀释曲线

Fig.2 Rarefaction curves of soil microbial communities based on OTU richness

1.3 数据处理

通过对测序结果进行拼接和质控得到有效序列,基于有效序列利用 Uparsepipeline (v7.0.1001) 对所有样

品的全部有效标签序列聚类,以 97% 的一致性将序列聚类成为 OTUs (Operational Taxonomic Units), 获得 OTUs 聚类代表序列。之后,依据 OTUs 聚类结果,分析微生物群落组成和多样性在胡杨树冠下不同采样位置的差别,在本文中,一方面用 QIIME 软件 (Version 1.7.0) 对每个 OTU 的代表序列做物种注释,得到相应的物种信息和基于物种的相对丰度分布情况。同时,对 OTUs 进行相对丰度和微生物多样性 (香浓维纳指数和物种丰富度 Chao1 指数) 的分析,以及计算比较 OTUs 相对丰度和微生物多样性在胡杨树冠下不同采样位置间的差别。另一方面,传统典型相关性分析 (Classical canonical correlation analysis; CCA) 检验微生物群落在胡杨树冠下不同采样位置是否有组间差异,并利用 LEfse (LDA Effect Size; LEfse) 分析 (LEfse 在线分析软件) 和 LDA (Linear Discriminant Analysis, LDA) 阐释引起微生物群落结构组间差异的主要贡献类群。最后,利用单因素方差 (One-way ANOVA) 分析土壤理化性质在大小胡杨树冠下、以及离大胡杨主干不同距离处的差别。利用 Spearman 相关性分析和 CCA 分析研究微生物群落物种组成与环境因子间的关系。方差齐性时不同处理间采用 Tukey HSD 进行检验;相反,方差不齐性时用 Tamhane's T3 检验。所有数据分析过程均在 R3.3.3 中完成。

2 结果分析

2.1 胡杨个体大小和树干距离对土壤理化性质的影响

大胡杨树冠下,距离树干 0—3 m 范围内 (DB_{0-3m}) 的细根生物量、土壤全氮、总盐和有机质均显著高于 3—6 m 范围 (DB_{3-6m}) ($P < 0.05$); 相反,土壤容重、土壤含水量和全磷在这两个样地间没有显著差别 ($P > 0.05$)。大小胡杨之间,距离小胡杨树干 0—3 m 样地 (DS_{0-3m}) 的细根生物量、全氮、全磷、总盐和有机质均显著低于 DB_{0-3m} ($P < 0.05$), 但土壤容重没有显著性差别 ($P > 0.05$)。在 DB_{3-6m} 和 DS_{0-3m} 之间,除总盐在 DB_{3-6m} 显著高于 DS_{0-3m} 外 ($P < 0.05$), 其他土壤理化因子均没有显著差异 ($P > 0.05$)。对照样地 (CK) 的细根生物量、土壤含水量、全氮、全磷、总盐和有机质均显著低于 DB_{0-3m} ($P < 0.05$), 除土壤总盐外,细根生物量、土壤含水量、全氮、全磷和有机质与 DB_{3-6m} 和 DS_{0-3m} 之间未有显著性差异 ($P > 0.05$)。CK 的土壤容重与 DB_{0-3m} 、 DB_{3-6m} 和 DS_{0-3m} 的土壤容重数值上均没有显著差异 ($P > 0.05$) (表 1)。概括后发现,大胡杨树冠下,随离树干距离的增加,除土壤容重外,所有土壤理化因子均呈减小趋势。大胡杨树冠下土壤理化性质的数值普遍高于小胡杨冠下。小胡杨冠下土壤理化因子的数值和对照样地较为接近 (表 1)。

表 1 土壤理化性质在 4 种实验处理之间的差别

Table 1 Differences in soil physicochemical properties between different sampling treatments

土壤理化性质 Soil physicochemical properties	大树 Mature trees			小树 Sapling	F	P
	DB_{0-3m}	DB_{3-6m}	CK	DS_{0-3m}		
土壤容重 Soil bulk density/(g/cm ³)	508.72±5.41a	512.83±10.94a	577.93±77.41a	510.43±12.49a	1.07	0.42
细根生物量 Fine root biomass/(t/hm ²)	3.49±0.86a	0.66±0.42b	0.54±0.34b	0.88±0.06b	17.87	<0.01
土壤含水量 Soil water content/%	0.17±0.01a	0.16±0.02ab	0.15±0.01b	0.15±0.02b	6.82	<0.05
土壤有机质 Soil organic matter/(g/kg)	28.09±17.18a	6.88±3.64b	7.57±4.3b	7.57±0.69b	6.99	<0.05
土壤全氮 Soil total nitrogen/(g/kg)	1.12±0.73a	0.29±0.07b	0.24±0.13b	0.37±0.16b	7.34	<0.05
土壤全磷 Soil total phosphorus/(g/kg)	1.80±0.44a	1.40±0.16ab	1.29±0.08ab	1.21±0.26b	4.20	<0.05
土壤总盐 Soil salinity/(g/kg)	99.72±7.8a	74.75±13.57b	48.56±3.79c	51.19±7.28c	23.86	<0.01

DB:样地与大树主干之间的距离 Distance between sample group and trunk of big tree; DS:样地与小树主干之间的距离 Distance between sample group and trunk of small tree; CK:对照组 control group; DB_{0-3m} 、 DB_{3-6m} 、CK 和 DS_{0-3m} 分别表示距离大树主干 3 m 之内、3—6 m 之内、距离小树主干 3 m 之内以及没有胡杨生长的样地

2.2 胡杨个体大小和树干距离对土壤微生物物种分布的影响

一般认为,微生物主要有细菌、真菌和放线菌共 3 个类别。其中,细菌是三者中数量分布最多的微生物,其群落多样性是反映土壤质量的一项重要指标^[21]。土壤真菌主要负责分解土壤中的有机物,为植物提供养分,尤其是土壤中植物残体的降解,且与细菌相比,真菌因其结构方面的特性使其在适应干旱环境方面具有一

定的优势^[16]。所以基于二者在微生物中的重要地位,本文检测了真菌和细菌,并分析其在 4 种实验处理之间的变化。

从多样性指数可以看出,真菌和细菌的物种丰富度指数(Chao1 指数)和多样性指数(Shannon-Wiener 指数)在 4 种实验处理之间存在明显差别(表 2)。对细菌,随离大胡杨主干距离的增加,Chao1 指数和 Shannon-Wiener 指数减小($DB_{0-3\text{ m}} > DB_{3-6\text{ m}}$)。比较大胡杨冠下的 Chao1 指数和 Shannon-Wiener 指数发现,小胡杨树冠下的 Shannon-Wiener 指数和 Chao1 指数均高于大胡杨树冠下的 2 个样地($DS_{0-3\text{ m}} > DB_{0-3\text{ m}} > DB_{3-6\text{ m}}$) ($P < 0.05$)。CK 的 Shannon-Wiener 指数和 Chao1 指数均高于大胡杨树冠下的 2 个样地,同时也高于小胡杨树冠下的样地($CK > DS_{0-3\text{ m}} > DB_{0-3\text{ m}} > DB_{3-6\text{ m}}$) ($P < 0.05$)。对真菌,在大胡杨树冠下,Shannon-Wiener 指数和 Chao1 指数在 $DB_{0-3\text{ m}}$ 和 $DB_{3-6\text{ m}}$ 之间没有显著差别($P > 0.05$)。小胡杨树冠下的 Chao1 指数和 Shannon-Wiener 指数均高于大胡杨树冠下样地。CK 样地真菌的 Shannon-Wiener 指数和 Chao1 指数略高于大胡杨树冠下的 $DB_{3-6\text{ m}}$,但 CK 样地真菌的 Chao1 略低于大胡杨树冠下的 $DB_{0-3\text{ m}}$ 且两种指数同时低于小胡杨树冠下样地(表 2)。物种数据在 4 种实验处理之间存在差别。具体表现为小胡杨树冠下和对照样地土壤的细菌种数显著高于大胡杨树冠下样地($DS_{0-3\text{ m}} \geq CK > DB_{0-3\text{ m}} > DB_{3-6\text{ m}}$) ($P < 0.05$);而真菌种数却是在小胡杨树冠下的样地显著高于大胡杨树冠下和对照样地($DS_{0-3\text{ m}} \geq DB_{0-3\text{ m}} \geq CK > DB_{3-6\text{ m}}$)。

表 2 土壤样品测序统计结果及胡杨树冠下 4 种实验处理之间微生物多样性的差别

Table 2 Sequence statistics and the difference in microbial diversity among different sampling treatments

微生物 Microorganism	采样个体 Sampling individuals	实验处理 Experimental treatments	物种数 (N) Number of the observed species	香浓维纳指数 Shannon-Wiener index	Chao1 指数 Chao1 index	测序覆盖度 Goods coverage
细菌 Bacteria	大胡杨	$DB_{0-3\text{ m}}$	$1040 \pm 27.18\text{b}$	$7.58 \pm 0.12\text{c}$	$1158.72 \pm 51.82\text{b}$	$0.995 \pm 0.001\text{a}$
		$DB_{3-6\text{ m}}$	$927 \pm 57.47\text{c}$	$7.19 \pm 0.07\text{d}$	$1051.92 \pm 81.82\text{b}$	$0.996 \pm 0.001\text{a}$
		CK	$1509 \pm 70.15\text{a}$	$8.31 \pm 0.14\text{b}$	$1726.49 \pm 150.30\text{a}$	$0.992 \pm 0.002\text{b}$
	小胡杨	$DS_{0-3\text{ m}}$	$1567.67 \pm 54.93\text{a}$	$8.80 \pm 0.04\text{a}$	$1651.78 \pm 50.85\text{a}$	$0.995 \pm 0.001\text{a}$
		统计结果	$F = 105.49$ $P < 0.001$	$F = 25.42$ $P < 0.001$	$F = 16.52$ $P < 0.001$	$F = 6.06$ $P < 0.05$
真菌 Fungi	大胡杨	$DB_{0-3\text{ m}}$	$716.33 \pm 46.52\text{ab}$	$5.93 \pm 0.44\text{b}$	$772.68 \pm 36.67\text{ab}$	$0.999 \pm 0.001\text{a}$
		$DB_{3-6\text{ m}}$	$685.33 \pm 91.88\text{b}$	$6.17 \pm 0.11\text{ab}$	$747.13 \pm 84.83\text{b}$	$0.999 \pm 0.001\text{a}$
		CK	$695 \pm 53.36\text{b}$	$6.40 \pm 0.08\text{ab}$	$753.36 \pm 60.57\text{b}$	$0.999 \pm 0.001\text{a}$
	小胡杨	$DS_{0-3\text{ m}}$	$825 \pm 28.51\text{a}$	$7.19 \pm 0.45\text{a}$	$871.10 \pm 24.05\text{a}$	$0.999 \pm 0\text{a}$
		统计结果	$F = 3.49$ $P = 0.07$	$F = 3.25$ $P < 0.05$	$F = 3.52$ $P < 0.05$	$F = 0.33$ $P = 0.80$

根据检测得到物种信息和基于物种的相对丰度分布情况,本文发现,在纲水平上,胡杨树冠下丰度排名前十的细菌纲为生氧光细菌门未确认纲(Unidentified_Oxyphotobacteria)、嗜热油菌纲(Thermoleophilia)、 δ -变形菌纲(Deltaproteobacteria)、放线菌门未确认纲(unidentified_Actinobacteria)、脲基降解菌纲(Nitiliruptoria)、酸微菌纲(Acidimicrobiia)、 α -变形菌纲(Alphaproteobacteria)、当前中文未命名纲(Rhodothermia)、 γ -变形菌纲(Gammaproteobacteria)和拟杆菌纲(Bacteroidia)(图 3)。比较它们相对丰度之后发现,排名前 10 的细菌纲在 4 种实验处理之间的分布均存在差别(图 3)。具体地,在大胡杨树冠下距离树干 0—3 m 内,Rhodothermia 和 γ -变形菌纲为优势纲,相反,在其他 3 个采样位置($DB_{3-6\text{ m}}$ 、CK 和 $DS_{0-3\text{ m}}$),拟杆菌纲为优势纲。大胡杨树冠下,随离主干距离增加,脲基降解菌纲的相对丰度不断增加($DB_{0-3\text{ m}} < DB_{3-6\text{ m}}$),相反,当前 Rhodothermia 和 γ -变形菌纲在不断减小($DB_{0-3\text{ m}} > DB_{3-6\text{ m}}$)。小胡杨树冠下样地($DS_{0-3\text{ m}}$)与对照样地(CK)的细菌分布较为类似,其和 $DB_{0-3\text{ m}}$ 、 $DB_{3-6\text{ m}}$ 的差别较大。比如,小胡杨冠下土壤的拟杆菌纲、酸微菌纲和 δ -变形菌纲的相对丰度均接近于其在对照样地的数值(图 3)。

在纲水平上,本文得到丰度排名前十的真菌为茶渍纲(Lecanoromycetes)、当前中文未命名纲

(Rhizophydiomycetes)、银耳纲(Tremellomycetes)、锤舌菌纲(Leotiomycetes)、盘菌纲(Pezizomycetes)、被孢霉纲(Mortierellomycetes)、伞菌纲(Agaricomycetes)、散囊菌纲(Eurotiomycetes)、座囊菌纲(Dothideomycetes)、粪壳菌纲(Sordariomycetes)(图3)。比较相对丰度之后发现,它们在4种实验处理之间的分布也存在差别。具体地,在 DB_{0-3m} 和 DS_{0-3m} 内,粪壳菌纲为优势菌群。相反,座囊菌纲为 DB_{3-6m} 和对照样地内的优势菌群。随离树干距离增加,大胡杨树冠下土壤中茶渍纲、座囊菌纲、伞菌纲、被孢霉纲、锤舌菌纲和银耳纲不断增加($DB_{0-3m} < DB_{3-6m}$)(图3)。两两比较发现,大胡杨树冠下样地,小胡杨与对照样地的真菌的分布较为类似,相反, DB_{0-3m} 与CK, DB_{3-6m} 和 DS_{0-3m} 差别较大(图3)。比如,小胡杨冠下土壤的伞菌纲、散囊菌纲、被孢霉纲、锤舌菌纲和Rhizophydiomycetes均接近于对照样地的土壤(图3)。

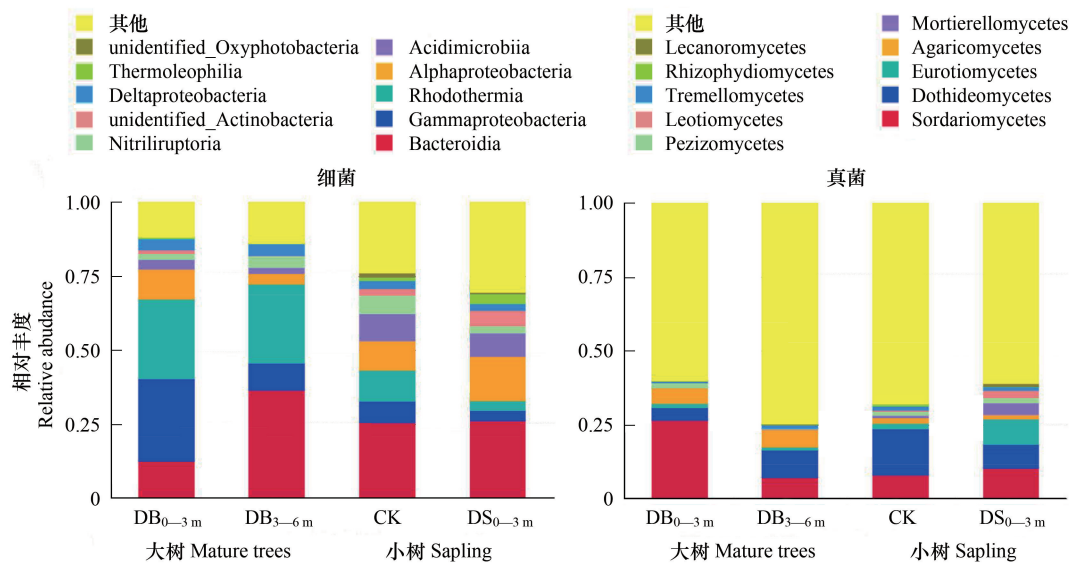


图3 4实验处理之间土壤微生物纲水平组成的差异

Fig.3 Difference in relative abundance of top10 species at class level among four sampling treatments

DB_{0-3m} 、 DB_{3-6m} 、 DS_{0-3m} 和 CK 的含义见表1; Unidentified_Oxyphotobacteria: 生光氧细菌门未确认纲; Thermoleophilia: 嗜热油菌纲; Deltaproteobacteria: δ -变形菌纲; unidentified_Actinobacteria: 放线菌门未确认纲; Nitriliruptoria: 腈基降解菌纲; Acidimicrobiia: 酸微菌纲; Alphaproteobacteria: α -变形菌纲; Rhodothermia: 当前中文未命名纲; Gammaproteobacteria: γ -变形菌纲; Bacteroidia: 拟杆菌纲; Lecanoromycetes: 茶渍纲; Rhizophydiomycetes: 当前中文未命名纲; Tremellomycetes: 银耳纲; Leotiomycetes: 锤舌菌纲; Pezizomycetes: 盘菌纲; Mortierellomycetes: 被孢霉纲; Agaricomycetes: 伞菌纲; Eurotiomycetes: 散囊菌纲; Dothideomycetes: 座囊菌纲; Sordariomycetes: 粪壳菌纲

2.3 胡杨个体大小和树干距离对细菌和真菌群落组成的影响

CCA 结果表明,4种实验处理之间的细菌和真菌群落存在显著的组间差异。对真菌和细菌,对照样地的采样点(CK^1 、 CK^2 和 CK^3)与小胡杨树冠下 DS_{0-3m} 的采样点($(DS_{0-3m})^1$ 、 $(DS_{0-3m})^2$ 、 $(DS_{0-3m})^3$)距离最短(均在右边),说明这两个样地的细菌和真菌的群落组成的差异性较小(图4)。对细菌群落,大胡杨树冠下 DB_{0-3m} 的采样点与 DB_{3-6m} 、 DS_{0-3m} 和CK的距离较远,表明 DB_{0-3m} 处的细菌群落组成与其他3个位置差异较大(图4);但对于真菌, DB_{0-3m} 的采样点与 DB_{3-6m} 的排序距离较小,但与对照和 DS_{0-3m} 的排序距离均较远,说明 DB_{0-3m} 处的真菌群落组成和 DB_{3-6m} 较相似,但和 DS_{0-3m} 和CK差异较大(图4)。

为了进一步分析组间差异并寻找各组之间具有统计学差异的物种,对4个实验样地进行了LEfSe分析。由分枝图可知,细菌群落在4个实验样地上发生了变化(图5),即:冠下土壤中主要存在的酸杆菌门、放线菌门、拟杆菌门和变形菌门,以及与它们有从属关系的菌群在纲、目、科三个单位上的组合方式均在4个采样位置发生了变化(图5)。从数量种类分布上看,在大胡杨树冠下,变形菌门主要分布在 DB_{0-3m} 位置,且在细菌群落中起到主导作用;拟杆菌门主要分布在 DB_{3-6m} 位置,且在细菌群落中占主导作用。在小胡杨树冠下,酸

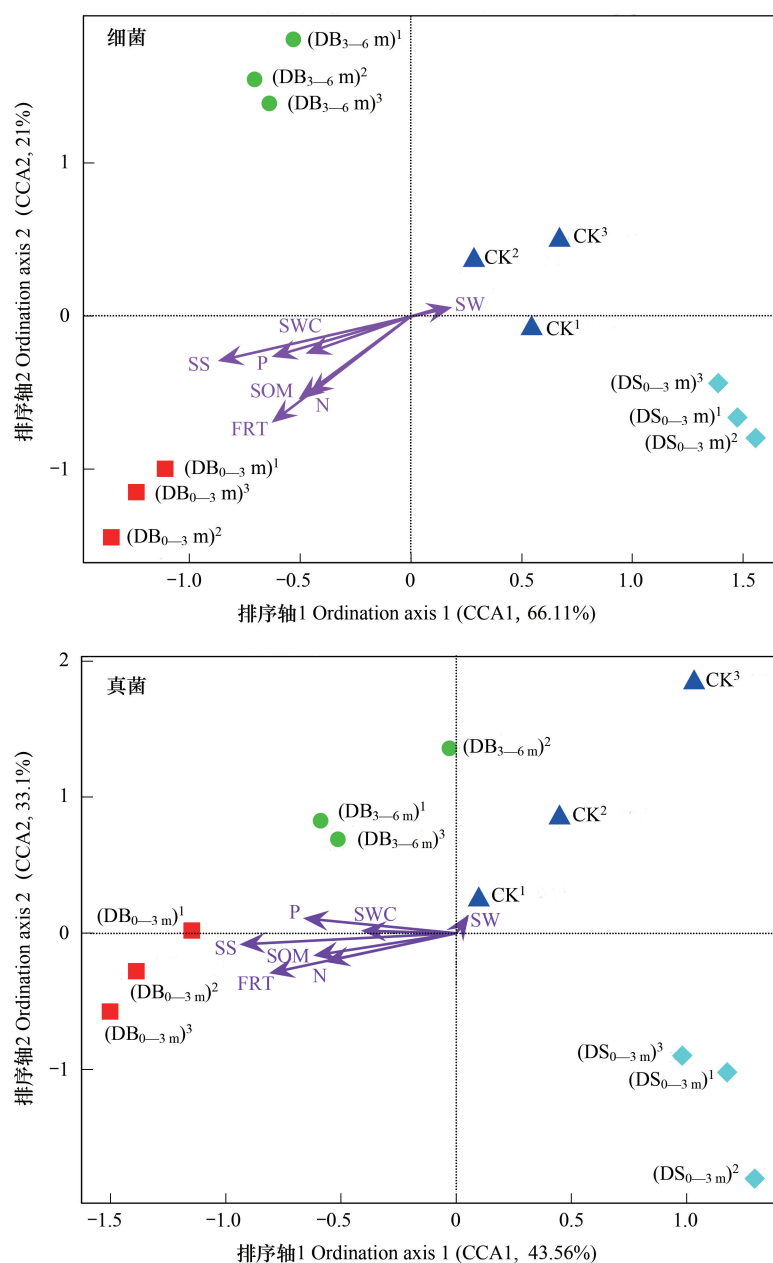


图4 微生物群落组成与土壤理化因子的典范对应分析

Fig.4 Relationship between soil physicochemical properties and the composition of microbial community tested using classical canonical correlation analysis

DB_{0-3 m}、DB_{3-6 m}、DS_{0-3 m} 和 CK 的含义见表 1。1, 2, 3 为每种样方的实验编号;每种样方重复 3 次

杆菌门及其从属菌在群落中起主导作用。放线菌门主要分布在 CK 样地,起到主导作用。

另外,已有研究的结果表明利用 LDA score 值的大小可判断出各样地起主导作用的菌群对样地影响力大小的差别^[22]。在本文中,我们发现 DB_{0-3 m} 中影响力最大和最小的分别是变形菌门(Proteobacteria)和盐单胞菌科未命名属(*Aidingimonas*); DB_{3-6 m} 样地影响力最大和最小的分别是拟杆菌门(Bacteroidetes)和慢单胞菌科(Bradyonadaceae);CK 样地影响力最大和最小的分别是酸微菌纲(Acidimicrobiia)和 α -变形菌纲未命名种(*bacterium_YC_ZSS_LKJ108*);DS_{0-3 m} 样地影响力最大和最小分别是放线菌门(Actinobacteria)和全噬菌纲(图 6)。

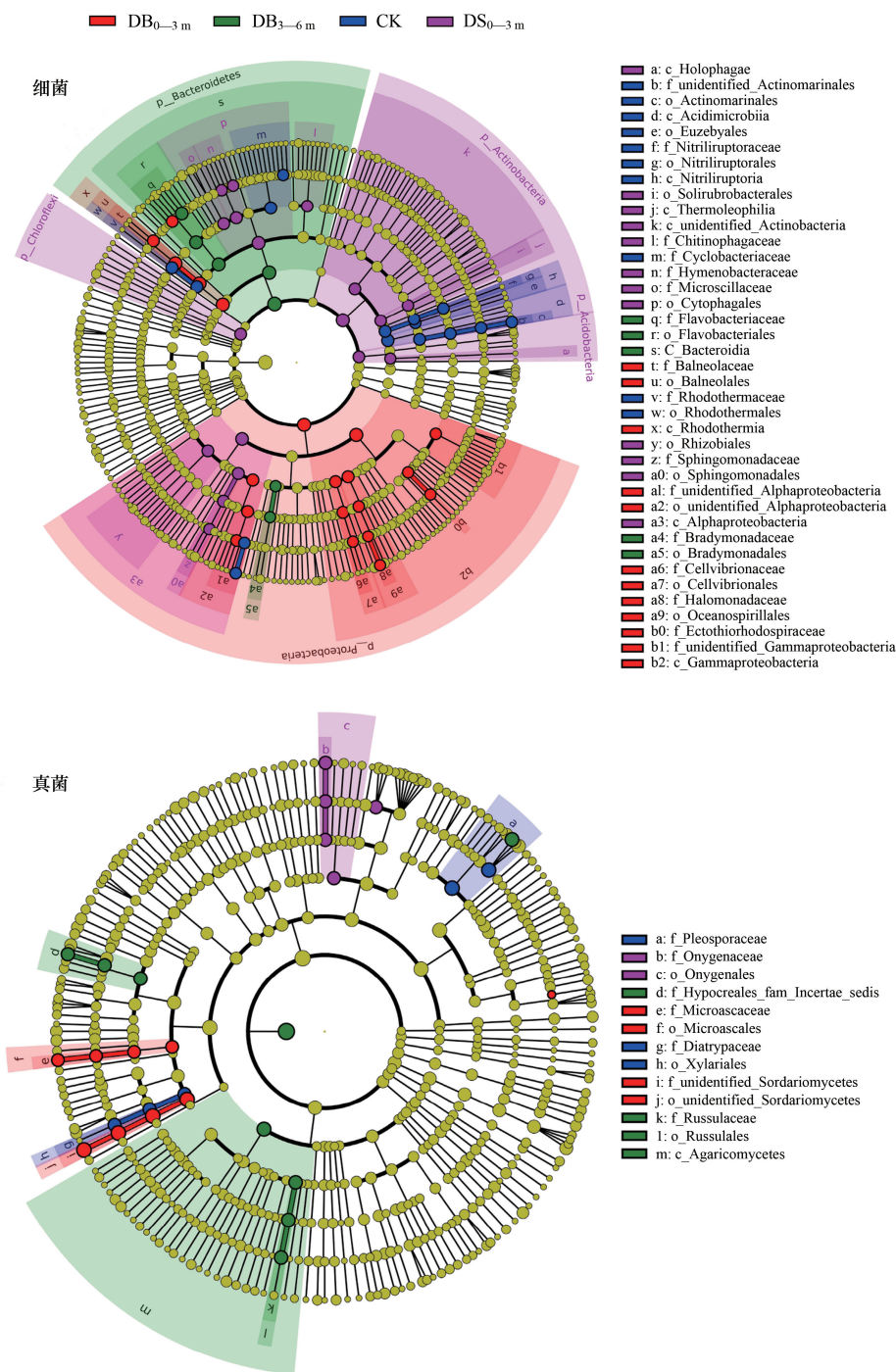


图5 各样地微生物组间差异的进化分枝图

Fig.5 Differences between the various microorganisms based on cladogram

DB_{0-3m}、DB_{3-6m}、DS_{0-3m}和CK的含义见表1;c:纲 class;f:科 family;o:目 order;Holophagae:全噬菌纲;Unidentified_Actinomarinales:放线菌目未确认科;Actinomarinales:放线菌目;Euzebyales:尤泽比氏菌科;Nitriliruptoraceae:腈基降解菌科;Nitriliruptorales:腈基降解菌目;Solirubrobacterales:土壤红杆菌目;Chitinophagaceae:噬几丁质菌科;Cyclobacteriaceae:圆杆菌科;Hymenobacteraceae:薄层杆菌科;Microscillaceae:微颤菌科;Cytophagales:噬纤维菌目;Flavobacteriaceae:黄杆菌科;Flavobacteriales:黄杆菌目;Balneolaceae:当前中文未命名科;Balneolales:当前中文未命名目;Rhodothermaceae:当前中文未命名科;Rhodothermales:当前中文未命名目;Rhizobiales:根瘤菌目;Sphingomonadaceae:鞘脂单胞菌科;Sphingomonadales:鞘脂单胞菌目;Unidentified_Alphaproteobacteria:α-变形菌纲未确认科;Unidentified_Alphaproteobacteria:α-变形菌纲未确认目;Bradymonadaceae:慢单胞菌科;Bradymonadales:慢单胞菌目;Cellvibrionaceae:当前中文未命名科;Cellvibrionales:当前中文未命名目;Halomonadaceae:盐单胞菌科;Oceanospirillales:海洋螺菌目;Ectothiorhodospiraceae:外硫红螺旋菌科;Unidentified_Gammaproteobacteria:γ-变形菌纲未确认科;Pleosporaceae:格孢腔菌科;Onygenaceae:爪甲团囊菌科;Onygenales:爪甲团囊菌目;Hypocreales_fam_Incertae_sedis:当前中文未命名科;Microascaceae:小囊菌科;Microascales:小囊菌目;Diatrypaceae:穿皮壳科;Xylariales:炭角菌目;Unidentified_Sordariomycetes:粪壳菌纲未确认科;Unidentified_Sordariomycetes:粪壳菌纲未确认目;Russulaceae:红菇科;Russulales:红菇目

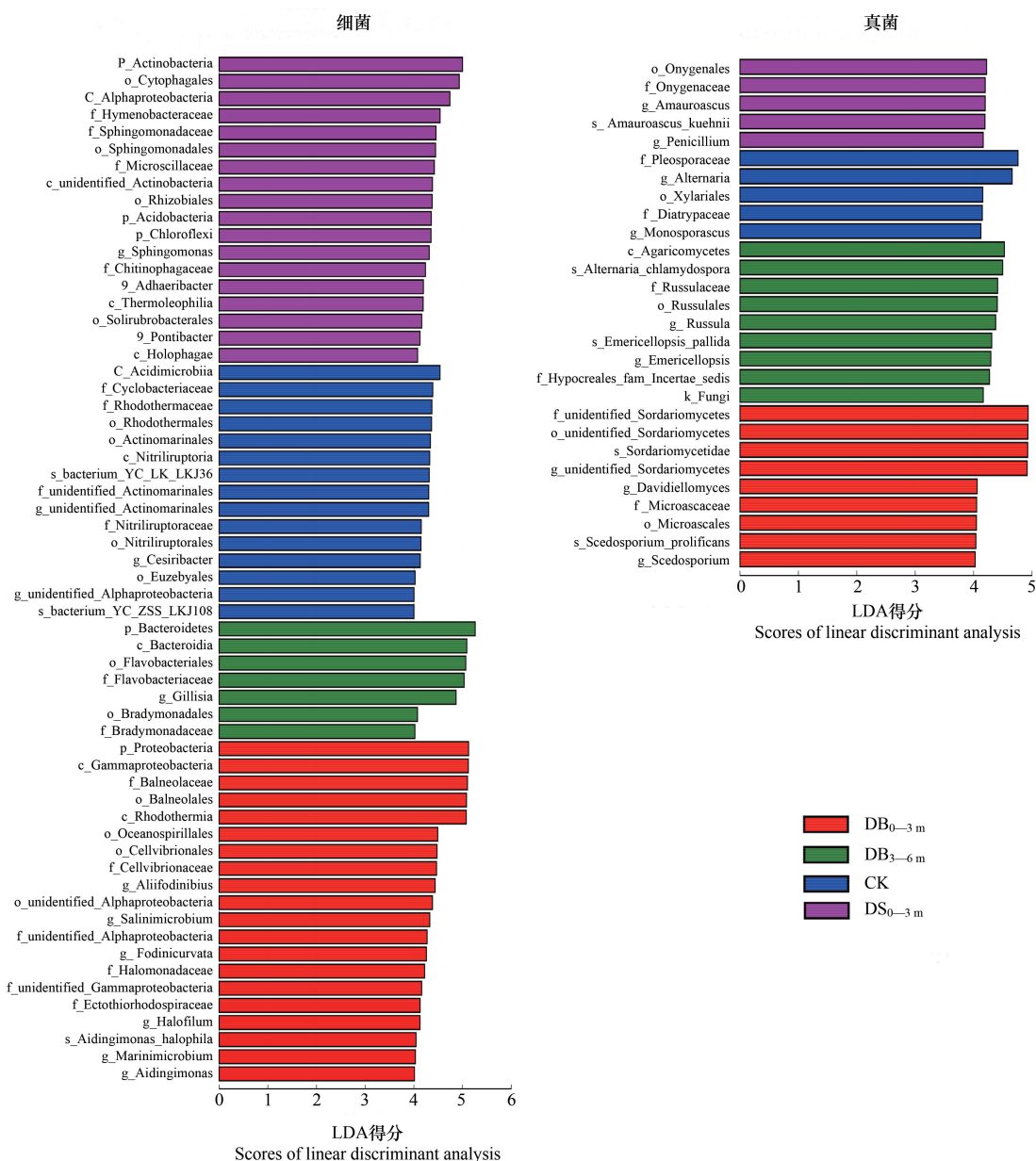


图6 各样地微生物组间差异的LDA值分布柱状图

Fig.6 Differences between the various microorganisms distribution of LDA values

DB₀₋₃ m、DB₃₋₆ m、DS₀₋₃ m 和 CK 的含义见表1; p: 门 phylum; g: 属 genus; s: 种 species; Actinobacteria: 放线菌门; Acidobacteria: 酸杆菌门; Chloroflexi: 绿弯菌门; Sphingomonas: 鞘氨醇单胞菌属; Adhaeribacter: 噬纤维菌科未命名属; Pontibacter: 拟杆菌科未命名属; bacterium_YC_LK_LKJ36: 酸微菌目未命名种; Unidentified_Actinomarinales: 放线菌目未确认属; Cesiribacter: 圆杆菌科未命名属; Unidentified_Alphaproteobacteria: α-变形菌纲未确认属; bacterium_YC-ZSS-LKJ108: α-变形菌纲未命名种; Bacteroidetes: 拟杆菌门; Gillisia: 黄杆菌科未命名属; Proteobacteria: 变形菌门; Aliifodinibius: 拟杆菌门未命名属; Salinimicrobium: 黄杆菌科未命名属; Fodinicurvata: α-变形菌纲未命名属; Halofilum: 外硫红螺旋菌科未命名属; Aidingimonas_halophila: 盐单胞菌科未命名种; Marinimicrobium: γ-变形菌纲未命名属; Aidingimonas: 盐单胞菌科未命名属; Amauroascus: 爪甲团囊菌科未命名属; Amauroascus_kuehnii: 爪甲团囊菌科未命名种; Penicillium: 青霉属; Alternaria: 链格孢属; Monosporascus: 穿皮壳科未命名属; Alternaria_chlamydospora: 链格孢属; Russula: 红菇属; Emericellopsis_pallida: 灰白翅孢壳属; Emericellopsis: 翅孢壳属; Fungi: 真菌; Sordariomycetidae: 粪壳菌纲未命名种; unidentified_Sordariomycetes: 粪壳菌纲未确认属; Davidiellomyces: 枝孢霉科未命名属; Scedosporium_prolificans: 丝孢菌属未命名种; Scedosporium: 丝孢菌属

由真菌的分枝图可知,小囊菌科 (Microascaceae)、小囊菌目 (Microascales)、粪壳菌纲未确认目 (Unidentified_Sordariomycetes)、当前中文未命名科 (Hypocreales_fam_Incertae_sedis)、红菇目 (Russulales)、红菇科

(Russulaceae)、伞菌纲 (Agaricomycetes)、格孢腔菌科 (Pleosporaceae)、穿皮壳科 (Diatrypaceae)、炭角菌目 (Xylariales)、爪甲团囊菌科 (Onygenaceae)、爪甲团囊菌目 (Onygenales) 是 4 个处理样地中真菌群落的主导物种 (图 5)。它们的组合方式均在 4 种处理之间发生了变化 (图 5)。从数量种类分布上看,在大胡杨树冠下,小囊菌科在 DB_{0-3m} 样地起主导作用;伞菌纲在 DB_{3-6m} 样地起主导作用。穿皮壳科和炭角菌目在对照样地起主导作用。爪甲团囊菌目和爪甲团囊菌科在 DS_{0-3m} 样地起到主导作用。从真菌的柱状图可知,通过 LDA score 值的大小可判断出各样地起主要作用的菌群对样地影响力大小的差别 (图 6)。其中, DB_{0-3m} 样地影响力最大和最小的分别是粪壳菌纲未命名种 (*Sordariomycetidae*) 和丝孢菌属 (*Scedosporium*); DB_{3-6m} 样地影响力最大和最小的分别是伞菌纲和翅孢壳属 (*Emericellopsis*)。对照样地 (CK) 影响力最大和最小的分别是格孢腔菌科和穿皮壳科未命名属 (*Monosporascus*); DS_{0-3m} 样地影响力最大和最小的分别是爪甲团囊菌目和青霉属 (*Penicillium*)。

2.4 土壤理化性质对细菌和真菌群落物种分布的影响

土壤理化性质与细菌物种两两之间的 Spearman 相关性热图表明,在相对丰度前十的优势纲类群中,土壤盐分影响的优势类群最多,它可以对 Unidentified_Oxyphotobacteria 和酸微菌纲的分布产生显著的负向作用 ($P<0.05$),而对 Rhodothermia 和 γ -变形菌纲的分布产生显著的正向作用 ($P<0.05$)。其次,土壤全磷也可分别对 Unidentified_Oxyphotobacteria 和 Rhodothermia 的分布产生显著的负向和正向作用 ($P<0.05$)。土壤全氮对脒基降解菌纲有显著的负向作用 ($P<0.05$);细根生物量对脒基降解菌纲和拟杆菌纲有显著的负向作用 ($P<0.05$);土壤有机质仅对拟杆菌纲有显著的负向作用 ($P<0.05$)。相反,土壤容重和土壤含水量对排名前 10 细菌的分布未有显著影响 ($P>0.05$) (图 7)。

类似于细菌,在相对丰度前十的优势真菌纲类群中,土壤盐分影响的优势类群最多,它可以对座囊菌纲、被孢霉纲和 Rhizophydiomycetes 的分布产生显著的负向作用 ($P<0.05$),而对伞菌纲产生显著的正向作用 ($P<0.05$)。土壤全磷和全氮分别对粪壳菌纲和座囊菌纲的分布有显著的正向和负向作用 ($P<0.05$)。细根生物量对银耳纲和粪壳菌纲的分布分别有显著的负向和正向作用 ($P<0.05$)。土壤有机质对座囊菌纲和被孢霉纲的分布产生显著的负向作用 ($P<0.05$)。相反,土壤容重和土壤含水量对排名前 10 细菌的分布未有显著影响 ($P>0.05$) (图 7)。

细菌群落和土壤理化性质的 CCA 分析结果显示,土壤理化性质对细菌群落组成的影响可集合在 2 个排序轴上,它们分别解释了细菌群落在空间分布的 66.11% 和 21.00%。其中,第一轴主要代表了土壤有机质、土壤全磷和盐分;第二轴主要与细根生物量和土壤全氮有关 (图 7)。从土壤理化性质的箭头长短可知,土壤盐分和细根生物量对细菌群落在胡杨冠下的分布影响力最大,土壤容重影响最小 (图 7)。对于真菌群落,土壤理化性质对群落组成的影响同样可集合在 2 个排序轴上,它们分别解释了真菌群落在空间分布的 43.56% 和 33.10%。排序的第一轴主要代表了盐分和细根生物量,第二轴主要代表了土壤容重 (图 7)。从土壤理化性质的箭头长短可看出,土壤盐分和细根生物量对真菌群落的影响力最大,土壤容重影响最小 (图 7)。

3 讨论

3.1 土壤理化性质、微生物群落结构在胡杨树冠内外的差别

本文结果显示,除土壤水分含量与容重外,土壤理化性质在 4 个实验处理之间均存在差别。具体为离大胡杨主干越近,其与小胡杨冠下土壤的理化性质差别越大;相反,对照样地处和小胡杨树冠下未有显著差别。这说明,胡杨个体发育会改变其冠下的土壤理化性质。另外,胡杨“树冠截留”和根系的“肥岛效应”也使得盐分、有机质、营养物质 (氮、磷等) 在其冠下富集,使其树冠下的数值高于冠外^[23]。距离大胡杨主干的距离可以间接反映胡杨的个体发育阶段,因为胡杨根系优先从距离主干最近位置发育,其后,胡杨根系在空间分布逐渐从里向外延伸。因此,在个体发育的过程中,“树冠截留”和根系“肥岛效应”的累积作用应该随主干逐渐向树冠外围减弱,进而造成盐分、有机质和营养物质等随离主干距离增加不断减小^[24]。这一点也可以从大小胡

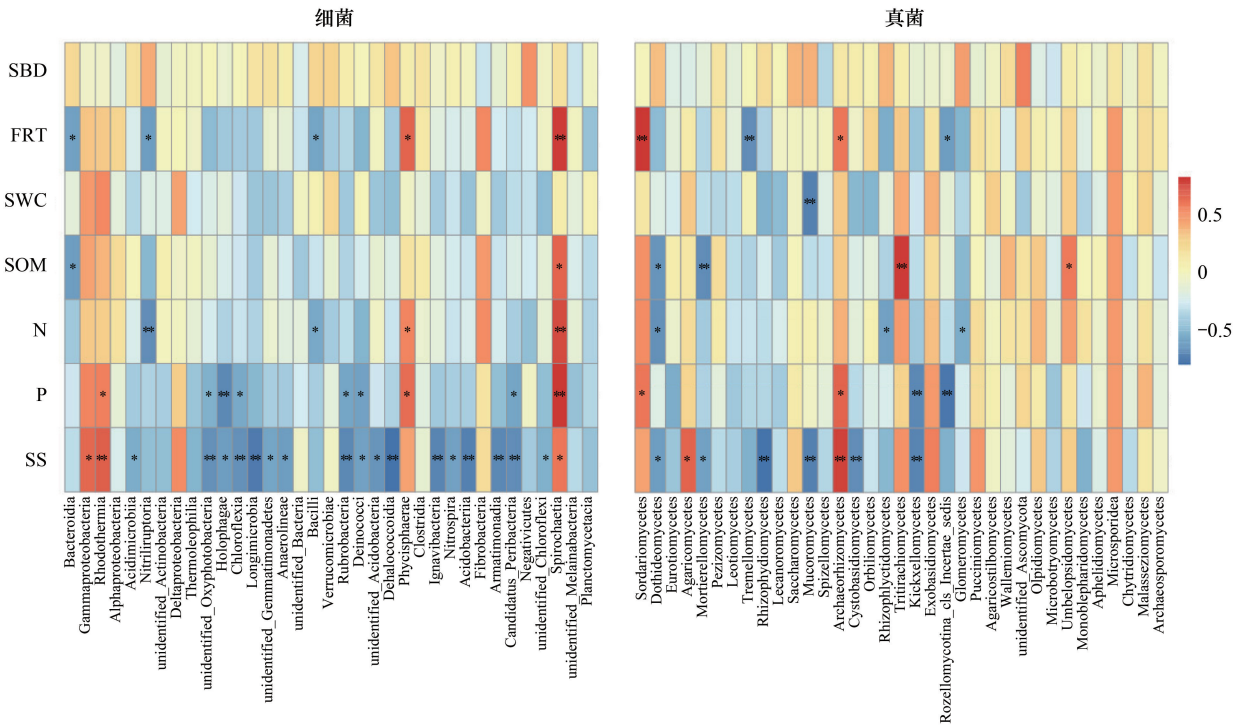


图 7 微生物群落物种分布与土壤理化因子的 Spearman 相关性分析

Fig.7 Spearman correlation between soil physicochemical properties and the composition of microbial community

SBD:土壤容重 Soil bulk density; FRT:细根生物量 Fine root biomass; SWC:土壤含水量 Soil water content; SOM:土壤有机质 Soil organic matter; N:土壤全氮 Soil total nitrogen; P:土壤全磷 Soil total phosphorus; SS:土壤总盐 Soil salinity; Planctomycetacia:浮霉菌纲; unidentifed_Melainabacteria:黑水仙门未确认纲; Spirochaetia:螺旋体纲; unidentifed_Chloroflexi:绿弯菌门未确认纲; Negativicutes:厚壁菌纲; Candidatus_Peribacteria:异域菌门未命名纲; Armatimonadia:装甲菌门未命名纲; Fibrobacteria:纤维杆菌纲; Acidobacteria:嗜酸杆菌纲; Nitrospira:硝化螺旋菌纲; Ignavibacteria:绿菌门未命名纲; Clostridia:梭菌纲; Physcisphaerae:浮霉菌门未命名纲; Dehalococcoidia:脱卢球菌纲; unidentifed_Acidobacteria:酸杆菌门未确认纲; Deinococci:异常球菌纲; Rubrobacteria:红杆菌纲; Verrucomicrobiae:疣微菌纲; Bacilli:芽孢杆菌纲; unidentifed_Bacteria:细菌未确认纲; Anaerolineae:厌氧绳菌纲; unidentifed_Gemmatimonadetes:芽孢杆菌门未确认纲; Longimicrobia:芽孢杆菌门未命名纲; Chloroflexia:绿弯菌门未命名纲; Archaeosporomycetes:球囊菌门未命名纲; Malasseziomycetes:马拉色菌纲; Chytridiomycetes:壶菌纲; Microsporidia:微孢子虫纲; Aphelidiomycetes:当前中文未命名纲; Monoblepharidomycetes:单毛菌纲; Umbelopsidomycetes:伞形霉纲; Microbotryomycetes:微球黑粉菌纲; Olpidiomycetes:油壶菌纲; unidentifed_Ascomycota:子囊菌门未确认纲; Wallemiomycetes:节担菌纲; Agaricostilbomycetes:伞型束梗孢菌纲; Pucciniomycetes:柄锈菌纲; Glomeromycetes:球囊菌纲; Rozellomycetina_cls_Incertae_sedis:当前中文未命名纲; Exobasidiomycetes:外担菌纲; Kickxellomycetes:梳霉纲; Tritirachiomycetes:麦轴梗霉纲; Rhizophlyctidomycetes:当前中文未命名纲; Orbiliomycetes:圆盘菌纲; Cystobasidiomycetes:囊担菌纲; Archaeorhizomycetes:子囊菌门未命名纲; Spizellomycetes:壶菌门未命名纲; Mucoromycetes:毛霉纲; Saccharomycetes:酵母纲

杨树冠下土壤理化性质的对比中得到验证:小胡杨树冠下的盐分、有机质、营养物质和大胡杨树冠下离主干 3—6 m 位置(DB_{3-6m})的差异较小、与 0—3 m 位置较大(DB_{0-3m})。

在本文中,土壤水分含量和容重与其他理化性质的变化不同,其在 DB_{3-6m} 和 DB_{0-3m} 之间,以及 CK 和 DS_{0-3m} 之间未有差别,说明胡杨的个体发育和土壤水分含量、容重之间的关系并不显著。这可能是水分与营养代谢过程在群落水平权衡的结果。具体地,胡杨是干旱荒漠区最典型的深根系植物,在夜间存在明显水分再分配现象,即:在胡杨树冠下,深根从深层土壤或地下水中吸收水分,随后通过木质部将水分提升至浅层土壤释放^[25]。这一过程可能使得离主干越近位置,从深层土壤和地下水获取的水分越多。离主干越近,意味着胡杨根系越发达,水分多在白天被胡杨自身利用。与之相反,离主干越远位置,水分再分配提升水分量较少,但胡杨根系并不像较近位置发达,水分消耗较低^[26]。在这两种过程的权衡之下,土壤水分在大胡杨树冠下不同采样位置的变化不大。大小胡杨的差别亦同。小胡杨水分再分配能力较小,但其水分消耗少,两者权衡结果同样会引起其和对照样地之间的水分含量差别不大。对土壤容重,其可能是凋落物分解与营养吸收利用两者权衡的结果。离主干较近位置,存在大量的胡杨凋落物,其分解以后被胡杨发达的根系大量吸收,但在主干

较远位置,凋落物数量较少,但胡杨根系稀疏^[27]。两者权衡结果可能使得容重在采样位置的变化不大。

土壤微生物群落结构在空间变化受土壤理化性质、植物根系分泌物和凋落物等的影响^[28]。随着个体发育阶段进行,树冠下凋落物和根系分泌物逐年积累,使得土壤理化性质在离主干距离不同位置迥异^[29]。微生物的生长活性通常受到土壤理化性质的限制,在土壤理化性质不同的区域微生物群落组成也不同^[30]。本文中,大胡杨树冠下不同距离的样地中细菌的丰富度与多样性比真菌的要高,这主要与细菌种类多、分布广这一特性有关^[21]。小胡杨样地的多样性和丰富度在细菌与真菌中相对其他样地均是最高。原因可能小胡杨处于生长发育时期,与土壤之间的循环与交流频繁,改变了一些土壤的性质指标更适宜微生物的生存^[31]。同时,微生物的多样性也会影响小胡杨的生长^[32]。

其次,在纲水平上,相对丰度 TOP10 细菌和真菌分布均在大胡杨树冠下 DB_{0-3 m} 和 DB_{3-6 m}、对照、以及小胡杨树冠下 DS_{0-3 m} 明显不同。同样,树冠下在各采样位置的群落中起主要作用的菌群也明显不同。对细菌,在大胡杨树冠下 DB_{0-3 m} 处, *Rhodothermia* 和 γ -变形菌纲数量分布上为优势菌群,相反,小胡杨树冠下 DS_{0-3 m} 处,拟杆菌纲数量分布上为优势菌群。通常认为, γ -变形菌纲是变形菌门最大的亚群,也是盐碱土壤中的优势类群,很多拟杆菌纲的细菌生活在人或者动物的肠道内,是肠道内的常在菌,但有些时候也会成为病原菌^[33]。此外,本文结果中,我们发现,变形菌门、拟杆菌门、放线菌门、酸杆菌门为胡杨树冠下土壤中主要的类群。变形菌门主要是大胡杨树冠下 DB_{0-3 m} 的优势种,在 DB_{3-6 m} 和对照的优势种分别是拟杆菌门和放线菌门。以及在小胡杨树冠下 DS_{0-3 m} 处,酸杆菌门为优势菌群。按照不同环境和营养需求将细菌分为富营养型细菌和寡营养型细菌之后发现,变形菌门的绝大多数和拟杆菌门属于富营养型细菌^[34],它们在营养状况良好采样位置的细菌群落中占优势。相反,酸杆菌门和放线菌门属于寡营养型^[34],其在营养贫瘠的土壤中更占优势。这一点和前人的研究较为类似,细菌在空间上分布主要由养分所驱动^[35]。本文中,营养物质在大胡杨树冠下随离主干距离增加不断减小,可能是细菌群类在空间变化的主要原因。

真菌方面,粪壳菌纲为大小胡杨树冠下距离树干 0—3 m 范围内的优势菌群。相反,座囊菌纲为大胡杨树冠下 DB_{3-6 m} 和对照样地的优势菌。通常认为,粪壳菌纲是作为真菌重要的二级代谢的生产者在生态系统中起着重要的作用。座囊菌纲是真菌中具有重要经济价值的一类真菌,但包括了许多重要的植物病原真菌。另外,本文结果中,我们发现,粪壳菌纲、伞菌纲、格孢腔菌科、爪甲团囊菌目为胡杨树冠下土壤中起主要作用的菌群。除伞菌纲从属担子菌门外,其余三个从属子囊菌门。他们均属于更依赖木质组分腐化来获取碳源并拓展生存空间、或者通过形成外生菌根与植物共栖的菌群^[36]。在胡杨树冠下,离主干距离越近,凋落物产生的木质越多、根系越发达,越符合它们生存条件,使其相对丰度越高。小胡杨树冠下距离树干 0—3 m 内和对照样地的真菌与细菌分布较类似,其和大胡杨树冠下 DB_{0-3 m}、DB_{3-6 m} 的差别较大。这一结果同土壤理化性质的分布趋势一致,也可以从侧面说明,微生物的生长活性主要受到土壤理化性质的限制。此外,这一结果也可以通过微生物群落在空间的排序结果进行佐证。CCA 结果显示,细菌和真菌群落中,小胡杨树冠下土壤细菌真菌群落 (DS_{0-3 m}) 与对照样地 (CK) 距离最近,与大胡杨树冠下 DB_{0-3 m} 相距甚远,表明小胡杨树冠下距离树干 0—3 m 内的细菌与真菌群落的组成和对照较为相似,相反与大胡杨树冠下距离树干 0—3 m 范围内土壤微生物的组成差异较大(图 4)。微生物群落组成在 4 个实验处理之间也存在差别。对细菌群落,变形菌门及其从属菌、拟杆菌门及其从属菌、放线门及其从属菌、酸杆菌门及其从属菌分别是小胡杨树冠下 DB_{0-3 m}、DB_{3-6 m}、对照样地和小胡杨树冠下 DS_{0-3 m} 土壤细菌群落的主导细菌。造成这样分布的原因可能是土壤理化环境的差异和细菌自身对养分的需求^[36]。真菌群落,小囊菌科、伞菌纲、穿皮壳科和炭角菌目、爪甲团囊菌目和爪甲团囊菌科分别为大胡杨树冠下 DB_{0-3 m}、DB_{3-6 m}、对照样地和小胡杨树冠下 DS_{0-3 m} 土壤中真菌群落的主导菌。真菌主要负责植物凋落物及其他物质的分解,其群落的分布会随着土壤理化性质的变化而发生改变^[37]。

3.2 胡杨树冠下土壤理化性质与微生物群落结构之间的关系

Spearman 相关分析的热图和 CCA 分析显示,土壤盐分是影响胡杨树冠下土壤真菌和细菌优势类群分布的最大因子。作为干旱荒漠地区的最主要限制因子之一,盐分不仅可以直接抑制微生物的活性,还能通过改

变土壤肥力影响微生物群落的生长环境^[38]。这一点在 Sardinha 等^[39]人研究结果中也有所证明。盐分是影响土壤中表征真菌数量的指标,在不同种类盐碱地区且盐渍化程度也不相同的条件下土壤微生物物种种类与数量比例大小不同^[40]。除了盐分外,本文结果显示,细根生物量也对微生物群落组成和空间分布产生影响。这是因为,细根的生长能有效促进植物与土壤之间的养分交流,而且细根分解和营养分泌也是森林生态系统土壤碳和养分的主要输入途径^[41]另外,细根存在又能影响土壤结构与土壤水文过程^[42]。这些均使得细根生物量通过影响土壤养分的组成配比和结构,从而达到影响土壤中微生物群落的数量及组成的结果^[43]。这一点也可以通过全氮、全磷、土壤有机质与微生物群落组成与分布之间的相互关系进行佐证。在本文中,全氮、全磷、土壤有机质与 Unidentified_Oxyphotobacteria、Rhodothermia、脘基降解菌纲、拟杆菌纲、粪壳菌纲、座囊菌纲和被孢霉纲的分布存在显著作用。

此外,图 1 中显示胡杨树冠下少有植物生长,一方面可能是,胡杨细根在大胡杨冠下 0—3 m 处分布最为密集使得细根生物量远远大于其他更远的距离上的数值,同时,因为干旱区土壤资源有效性较低,细根往往表现出较强的可塑性,通过改变自身形态及养分吸收策略,提高对养分的竞争优势^[42]。从而影响了其他树冠下植物根系的生长。另一方面本文推测,微生物群落组成和结构的变化可能是胡杨树冠下草本植物稀疏的另一个原因。根据 Janzen-Connell 假说,随群落建群种个体发育,寄生在该建群种身上的有害微生物日益增加,最终使得该建群种树冠下少有同种幼苗存在。在此过程中寄生微生物并不会对其他物种产生毒害作用,由此维持了森林物种多样性^[44]。胡杨树冠下少植物存在。这一现象与 Janzen-Connell 假说有部分相似之处,但亦有所不同。相同之处在于建群种寄生微生物对树冠下物种的毒害作用,不同之处为 Janzen-Connell 假说认为随个体发育日益增加的寄生微生物并不会其他物种有毒害作用。通过分析胡杨树冠下真菌和细菌群落的组成发现,格孢腔菌科等真菌的数量在大胡杨树冠下离主干较近数值较高,但在小胡杨树冠下数值较低。这些菌群多属于病原菌,多寄生在木本植物体内,后随个体发育不断增加^[45]。它会使植物患叶枯病等疾病,引起植物死亡^[45]。除此之外,林冠下小囊菌科、小囊菌目、红菇目、红菇科、伞菌纲、穿皮壳科、炭角菌目、爪甲团囊菌科和爪甲团囊菌目的数量均在距离主干较近位置较高。根据已有研究,小囊菌科和穿皮壳科也可能会影响植物的萌发、并引起疾病甚至可能造成植物死亡^[46]。这可能也说明微生物对植物的负反馈造成了胡杨树冠下的植物稀疏的现象。这一点亦可能是 Janzen-Connell 假说的扩展,在极端环境条件下,微生物食物来源有限,它们对寄主的选择并不像热带雨林、亚热带常绿阔叶林中表现出选择专一性,反而进化出广布的特点。正如生态位理论所述,资源充分条件下,种间竞争使得物种食物选择趋向于专一,与之相反,资源有限条件下,物种大多进化出广布的食物选择^[47]。但在本文中,并未检验树冠下优势微生物与胡杨、以及对其他伴生植物的毒害作用,它们之间的关系是否符合上述推测。此外,胡杨树冠下盐分含量较高也可能是伴生植物稀疏的一个重要方面。这是因为过高盐分容易抑制种子萌发和易造成幼苗失水死亡^[48]。同样,胡杨凋落物浸提液和根系分泌液也可能是造成树冠下植物稀疏的一个原因。胡杨凋落物的浸提液和根系分泌物中的萜类可对种子萌发和幼苗生长均具有抑制作用^[49]。在本文中,均未对盐分、胡杨凋落物浸提液和根系分泌液与种子萌发、幼苗存活的过程进行检验。因此,完全揭示胡杨树冠下少有植物生长的原理,还需在未来开展大量科研工作。

4 结论

本文结果表明,随着离大胡杨主干距离的增加,细根生物量、土壤盐分、全氮和全磷呈递减趋势,而且,小胡杨树冠下土壤的上述几个指标与大胡杨冠下距离树干较近位置差别最大,与对照样地的差别最小。以上均说明,胡杨个体发育会改变其冠下的理化性质。本文结果显示,细菌和真菌数量组成比例明显在 4 个实验处理之间不同;另外,各采样位置在群落中起主要作用的菌群也明显不同。这说明微生物的生长活性也受到胡杨个体发育的影响。典范对应分析与 Spearman 分析的结果可知,胡杨树冠内外细菌和真菌群落的物种组成和群落结构主要与土壤盐分和细根生物量有关。综合可知,微生物群落的组成和分布在离胡杨主干不同位置存在差异,它可能是植物和土壤之间的物质交换、营养流动及微生物对环境的适应性产生的后果。同时,从结

果推测,由于离胡杨树冠下距离越近细根分布越密集,导致胡杨细根可能侵占其他植物根系的生长空间。以及微生物群落组成和分布的变化,可能对胡杨树冠下植物存活和种子萌发产生负反馈,造成胡杨树冠下少有植物生长。但这一推测目前数据支撑有限,在未来需要开展大量工作进一步佐证。本文首次阐述胡杨树冠下土壤理化性质与土壤微生物组成之间的关系,以及胡杨树冠下伴生植物稀少这种现象的潜在影响机制。本文结果对于揭示胡杨树冠下的土壤与微生物间关系,探索干旱荒漠区群落的维持过程提供理论依据。

参考文献 (References):

- [1] Schimel J P, Schaeffer S M. Microbial control over carbon cycling in soil. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 348.
- [2] Chaparro J M, Sheflin A M, Manter D K, Vivanco J M. Manipulating the soil microbiome to increase soil health and plant fertility. *Biology and Fertility of Soils*, 2012, 48(5): 489-499.
- [3] Shi Y, Grogan P, Su H B, Xiong J B, Yang Y F, Zhou J Z, Chu H Y. Multi-scale variability analysis reveals the importance of spatial distance in shaping Arctic soil microbial functional communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 86: 126-134.
- [4] Van Horn D J, Van Horn M L, Barrett J E, Gooseff M N, Altrichter A E, Geyer K M, Zeglin L H, Takacs-Vesbach C D. Factors controlling soil microbial biomass and bacterial diversity and community composition in a cold desert ecosystem: role of geographic scale. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66103.
- [5] 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.
- [6] Zechmeister-Boltenstern S, Michel K, Pfeffer M. Soil microbial community structure in European forests in relation to forest type and atmospheric nitrogen deposition. *Plant and Soil*, 2011, 343(1-2): 37-50.
- [7] Liu Y B, Li X R, Chen G X, Li M M, Liu M L, Liu D. Epidermal micromorphology and mesophyll structure of *Populus euphratica* heteromorphic leaves at different development stages. *PLoS One*, 2015, 10(9): e0137701.
- [8] 杨丽雯, 何秉宇, 黄培祐, 努尔巴依. 和田河流域天然胡杨林的生态服务价值评估. *生态学报*, 2006, 26(3): 681-689.
- [9] He F, Wang H L, Li H G, Su Y Y, Li S, Yang Y L, Feng C H, Yin W L, Xia X L. PeCHYR1, a ubiquitin E3 ligase from *Populus euphratica*, enhances drought tolerance via ABA-induced stomatal closure by ROS production in *Populus*. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(8): 1514-1528.
- [10] 邹莉, 于洋, 孙婷婷, 唐庆明, 郭静, 张国权, 任清政. 原始红松林土壤微生物量动态及其与土壤理化性质的关系. *草业科学*, 2014, 31(1): 15-21.
- [11] 陈法霖, 张凯, 王芸, 吴爱平, 李有志, 邹冬生, 郑华. 引进种桉树人工林取代天然次生林对土壤微生物群落结构和功能的影响. *生态学报*, 2018, 38(22): 8070-8079.
- [12] 丘庆添. 不同植被恢复方式下的土壤微生物群落组成与代谢特征及其主要影响因素研究[D]. 昆明: 云南大学, 2017.
- [13] 王晶苑, 张心昱, 温学发, 王绍强, 王辉民. 氮沉降对森林土壤有机质和凋落物分解的影响及其微生物学机制. *生态学报*, 2013, 33(5): 1337-1346.
- [14] 罗倩. 新疆干旱区三种不同植被类型土壤微生物多样性分析[D]. 南宁: 广西大学, 2012.
- [15] Ma H K, Pineda A, van der Wurff A W G, Bezemer T M. Synergistic and antagonistic effects of mixing monospecific soils on plant-soil feedbacks. *Plant and Soil*, 2018, 429(1-2): 271-279.
- [16] Barbi F, Prudent E, Vallon L, Buée M, Dubost A, Legout A, Marmeisse R, Fraissinet-Tachet L, Luis P. Tree species select diverse soil fungal communities expressing different sets of lignocellulolytic enzyme-encoding genes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 100: 149-159.
- [17] 杨晓东, 龚雪伟, 朱丽安, 吕光辉. 胡杨(*Populus euphratica*)水分再分配与其伴生种多样性和生态位的关系. *中国沙漠*, 2017, 37(5): 933-941.
- [18] 杨晓东, 吕光辉. 新疆艾比湖湿地自然保护区胡杨根系水分再分配的估算. *植物生态学报*, 2011, 35(8): 816-824.
- [19] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 1999.
- [20] 赵裕栋, 周俊, 何璟. 土壤微生物总 DNA 提取方法的优化. *微生物学报*, 2012, 52(9): 1143-1150.
- [21] Barberán A, Ramirez K S, Leff J W, Bradford M A, Wall D H, Fierer N. Why are some microbes more ubiquitous than others? Predicting the habitat breadth of soil bacteria. *Ecology Letters*, 2014, 17(7): 794-802.
- [22] Klaus B. Effect size estimation and misclassification rate based variable selection in linear discriminant analysis. *Journal of Data Science*, 2013, 11(3): 537-558.
- [23] Liu J T, Rong Q Q, Zhao Y Y. Variations in soil nutrients and salinity caused by *tamarisk* in the coastal wetland of the Laizhou Bay, China. *Ecosphere*, 2017, 8(2): e01672.
- [24] 瞿王龙, 杨小鹏, 张存涛, 魏冰. 干旱、半干旱地区天然草原灌木及其肥岛效应研究进展. *草业学报*, 2015, 24(4): 201-207.
- [25] Hao X M, Chen Y N, Guo B, Ma J X. Hydraulic redistribution of soil water in *Populus euphratica* Oliv. in a central Asian desert riparian forest. *Ecohydrology*, 2013, 6(6): 974-983.
- [26] Yang X D, Zhang X N, Lv G H, Ali A. Linking *Populus euphratica* hydraulic redistribution to diversity assembly in the arid desert zone of Xinjiang, China. *PLoS One*, 2014, 9(10): e109071.
- [27] Wang F C, Fang X M, Ding Z Q, Wan S Z, Chen F S. Effects of understory plant root growth into the litter layer on the leaf litter decomposition of two woody species in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2016, 364: 39-45.

- [28] Delgado-Baquerizo M, Reith F, Dennis P G, Hamonts K, Powell J R, Young A, Singh B K, Bissett A. Ecological drivers of soil microbial diversity and soil biological networks in the Southern Hemisphere. *Ecology*, 2018, 99(3): 583-596.
- [29] Rivest M, Whalen J K, Rivest D. Tree diversity is not always a strong driver of soil microbial diversity: a 7-yr-old diversity experiment with trees. *Ecosphere*, 2019, 10(4): e02685.
- [30] de Carvalho T S, da Conceição Jesus E, Barlow J, Gardner T A, Soares I C, Tiedje J M, de Souza Moreira F M. Land use intensification in the humid tropics increased both alpha and beta diversity of soil bacteria. *Ecology*, 2016, 97(10): 2760-2771.
- [31] Perkins L B, Nowak R S. Native and non-native grasses generate common types of plant-soil feedbacks by altering soil nutrients and microbial communities. *Oikos*, 2013, 122(2): 199-208.
- [32] Revillini D, Gehring C A, Johnson N C. The role of locally adapted mycorrhizas and rhizobacteria in plant-soil feedback systems. *Functional Ecology*, 2016, 30(7): 1086-1098.
- [33] Yitbarek A, Weese J S, Alkie T N, Parkinson J, Sharif S. Influenza A virus subtype H9N2 infection disrupts the composition of intestinal microbiota of chickens. *FEMS Microbiology Ecology*, 2018, 94(1): fix165.
- [34] 乔沙沙, 周永娜, 刘晋仙, 景炬辉, 贾彤, 李磊, 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.
- [35] Jankowski K, Schindler D E, Horner-Devine M C. Resource availability and spatial heterogeneity control bacterial community response to nutrient enrichment in lakes. *PLoS One*, 2014, 9(1): e86991.
- [36] Mali T, Kuuskeri J, Shah F, Lundell T K. Interactions affect hyphal growth and enzyme profiles in combinations of coniferous wood-decaying fungi of Agaricomycetes. *PLoS One*, 2017, 12(9): e0185171.
- [37] Li D H, Li X W, Su Y, Li X Z, Yin H F, Li X J, Guo M J, He Y X. Forest gaps influence fungal community assembly in a weeping cypress forest. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2019, 103(7): 3215-3224.
- [38] Yan N, Marschner P. Response of microbial activity and biomass to increasing salinity depends on the final salinity, not the original salinity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 53: 50-55.
- [39] Sardinha M, Müller T, Schmeisky H, Joergensen R G. Microbial performance in soils along a salinity gradient under acidic conditions. *Applied Soil Ecology*, 2003, 23(3): 237-244.
- [40] Rath K M, Fierer N, Murphy D V, Rousk J. Linking bacterial community composition to soil salinity along environmental gradients. *The ISME Journal*, 2019, 13(3): 836-846.
- [41] Reich P B, Luo Y J, Bradford J B, Poorter H, Perry C H, Oleksyn J. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(38): 13721-13726.
- [42] 王君龙. 亚热带人工林乔灌木间竞争对细根形态与分布的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [43] Li A, Fahey T J, Pawlowska T E, Fisk M C, Burtis J. Fine root decomposition, nutrient mobilization and fungal communities in a pine forest ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 83: 76-83.
- [44] Marhaver K L, Vermeij M J A, Rohwer F, Sandin S A. Janzen-Connell effects in a broadcast-spawning Caribbean *coral*: distance-dependent survival of larvae and settlers. *Ecology*, 2013, 94(1): 146-160.
- [45] Ariyawansa H A, Thambugala K M, Manamgoda D S, Jayawardena R, Camporesi E, Boonmee S, Wanasinghe D N, Phookamsak R, Hongsanan S, Singtripop C, Chukeatirote E, Kang J C, Jones E B G, Hyde K D. Towards a natural classification and backbone tree for Pleosporaceae. *Fungal Diversity*, 2015, 71(1): 85-139.
- [46] Owen-Smith N, Martin J, Yoganand K. Spatially nested niche partitioning between syntopic grazers at foraging arena scale within overlapping home ranges. *Ecosphere*, 2015, 6(9): 1-17.
- [47] 刘贵河, 王国杰, 汪诗平, 韩建国, 宛新荣, 郝树广. 内蒙古荒漠草原主要草食动物食性及其营养生态位. *生态学报*, 2013, 33(3): 856-866.
- [48] Yang F, Baskin J M, Baskin C C, Yang X J, Cao D C, Huang Z Y. Divergence in life history traits between two populations of a seed-dimorphic halophyte in response to soil salinity. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1028.
- [49] Preston C A, Baldwin I T. Positive and negative signals regulate germination in the post-fire annual, *Nicotiana attenuata*. *Ecology*, 1999, 80(2): 481-494.