

DOI: 10.5846/stxb201907151496

孙沛沛, 钱朝菊, 尹晓月, 范兴科, 王进, 燕霞, 马小飞, 王涛. 半干旱区沙地蒿类植被建成对土壤细菌的影响. 生态学报, 2020, 40(16): 5783-5792.  
Sun P P, Qian C J, Yin X Y, Fan X K, Wang J, Yan X, Ma X F, Wang T. Effects of *Artemisia* vegetation built on soil bacteria in semi-arid sandy land. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(16): 5783-5792.

## 半干旱区沙地蒿类植被建成对土壤细菌的影响

孙沛沛<sup>1,2</sup>, 钱朝菊<sup>1</sup>, 尹晓月<sup>1,2</sup>, 范兴科<sup>1,2</sup>, 王进<sup>1,3</sup>, 燕霞<sup>4</sup>, 马小飞<sup>1,\*</sup>, 王涛<sup>5</sup>

1 中国科学院西北生态环境资源研究院 甘肃省逆境生理生态重点实验室, 兰州 730000

2 中国科学院大学, 北京 101408

3 中国科学院西北生态环境资源研究院 沙坡头沙漠研究试验站, 兰州 730000

4 南通大学生命科学学院, 南通 226019

5 中国科学院西北生态环境资源研究院 沙漠与沙漠化重点实验室, 兰州 730000

**摘要:** 半干旱区沙地土壤发育早期依赖固沙植被建成, 油蒿和差巴嘎蒿作为我国北方半干旱区沙地半灌木植物群落的主要先锋种和建群种, 研究其建成对土壤细菌群落变化的影响对沙质草原生态系统稳定性有重要意义。因此, 围绕两个典型的半干旱区(科尔沁沙地和毛乌素沙地), 通过高通量测序的方法探讨了蒿类群落生长前后两个阶段(流动沙丘和藓类结皮)的土壤细菌多样性和群落组成变化规律, 结果表明: (1) 植被建成前后, 土壤总碳、总氮、全磷、电导率和含水率均有显著差异, 而 pH 值在不同阶段变化不显著; (2) 植被建成前后, 土壤细菌多样性变化不显著, 但是细菌群落组成在不同阶段具有较大差异。在门类水平上, 厚壁菌门(Firmicutes)、拟杆菌(Bacteroidetes)、变形菌门(Proteobacteria)和放线菌(Actinobacteria)均是两个阶段的优势菌, 但随着蒿类植被建成和土壤养分的积累, 厚壁菌门的相对丰度降低, 变形菌门和放线菌门的相对丰度增加; (3) 两个阶段, 不同深度土壤理化性质和优势菌的相对丰度均存在变化; (4) 两种典型沙地土壤理化特性和细菌群落在植被建成前后的变化规律存在共性。通过空间代替时间序列的方法, 阐明了土壤细菌群落随着半干旱沙地同类型植被建成的变化模式, 可为总结半干旱区植被恢复与成土过程的关系提供参考和思路。

**关键词:** 半干旱区; 沙地土壤; 蒿类植被; 植被恢复; 土壤发育; 细菌群落

## Effects of *Artemisia* vegetation built on soil bacteria in semi-arid sandy land

SUN Peipei<sup>1,2</sup>, QIAN Chaoju<sup>1</sup>, YIN Xiaoyue<sup>1,2</sup>, FAN Xingke<sup>1,2</sup>, WANG Jin<sup>1,3</sup>, YAN Xia<sup>4</sup>, MA Xiaofei<sup>1,\*</sup>, WANG Tao<sup>5</sup>

1 Key Laboratory of Adversity Physiology and Ecology of Gansu Province, Northwest Institute of Eco-Environmental and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China

3 Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest Institute of Eco-Environmental and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

4 School of Life Science, Nantong University, Nantong 226019, China

5 Key Laboratory of Desert and Desertification, Northwest Institute of Eco-Environmental and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

**Abstract:** In semi-arid regions, the early development of sandy soil relies on the building of sand-fixing vegetation. As one of the main pioneer and constructive species of plant community in the semi-arid area of China, it is of great significance to study the impact of establishment of *Artemisia ordosica* and *A. halodendron* on the changes of soil bacterial community and

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0500903); 甘肃省科技支撑计划(1604NKCA049)

收稿日期: 2019-07-15; 修订日期: 2020-06-12

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: maxiaofei@lzb.ac.cn

further on the stability of sandy grassland ecosystem. Thus, focused on two typical semi-arid areas (Horqin Sandy Land and Mu Us Sandy Land), this study explored the soil bacteria diversity and community composition changes in two stages (mobile sand dunes and moss crusts) before and after the growth of *Artemisia* community through high-throughput sequencing. Results showed that: (1) Before and after vegetation built, the soil total carbon, total nitrogen, total phosphorus, electrical conductivity and moisture content all had significant differences, while the pH value did not change at different stages. (2) Before and after vegetation built, the soil bacterial diversity did not change significantly, but the bacterial community composition varied greatly at different stages. At the phylum level, Firmicutes, Bacteroidetes, Proteobacteria and Actinobacteria were the dominant bacteria in these two stages, however, with the building of *Artemisia* vegetation and the accumulation of nutrients in soil, the relative abundance of Firmicutes was decreased, and the relative abundance of Proteobacteria and Actinobacteria were increased. (3) In both of the two stages, the physicochemical properties and the relative abundance of dominant bacteria were all found to be varied between the different depth samples. (4) The variation trends of the physicochemical properties and bacterial community were quite similar between the two typical sandy lands. By using the method of space instead of time, this study clarified the changes of soil bacterial community along with the same type of vegetation built in semi-arid sandy lands, which could further support data and ideas for summarizing the relationship between vegetation restoration and soil formation in semi-arid areas.

**Key Words:** semi-arid area; sandy land soil; *Artemisia*; vegetation restoration; soil formation; bacterial community

半干旱区作为全球生态系统最脆弱的区域,退化土壤修复和环境问题解决是治理半干旱区生态系统所面临的巨大挑战。研究表明,植被建成是半干旱区沙地生态恢复的有效方法之一,能够有效的提高土壤活性和植被多样性<sup>[1-3]</sup>,并且植被生长作为沙地恢复的主要驱动力,其凋落物和根系分泌物的输入,不仅可以为微生物提供营养,而且通过土壤细菌的有效分解,可以显著促进土壤碳循环和氮循环<sup>[4-6]</sup>,并由此形成了地上与地下相互依存的可持续系统<sup>[7]</sup>。目前关于此类系统在草地、森林和裸荒地等生态系统中的相互关系得到了较多关注和研究<sup>[2, 8]</sup>,研究表明,随着植被恢复的进行,不同地区土壤微生物随着植物多样性的变化而变化<sup>[3, 8-9]</sup>。然而,对于单一优势植物物种建成前后对土壤细菌多样性和群落组成变化影响的系统研究寥寥无几<sup>[10]</sup>。因此,本研究选取了半干旱区沙地单一优势物种油蒿 (*Artemisia ordosica*) 和差巴嘎蒿 (*Artemisia halodendron*) 植被,它们作为半干旱区优良的固沙半灌木,也是我国北方部分沙地半灌木植被群落的主要建群种,而且蒿类作为固沙先锋植物,存在于从沙丘到藓藻类土壤结皮发育的完整过程中,在沙地的固定、沙区生态系统的恢复与重建、生物多样性的保护等方面具有重要作用,常作为荒漠群落恢复演替阶段的关键指示物种<sup>[11]</sup>。此外,单一优势种油蒿和差巴嘎蒿是分布于半干旱区的两个姊妹种,生境差异很小<sup>[12]</sup>。因此通过研究其植被建成前后对土壤细菌的影响,对于揭示地下与地上系统的相互影响机制,深入理解植物与微生物之间的协同关系具有重要意义<sup>[13]</sup>。然而之前对沙地生态系统中油蒿和差巴嘎蒿的研究,主要集中于蒿属植物的固沙作用、种子萌发、水分胁迫及叶片浸提液对其他植物种子的影响等<sup>[14-17]</sup>,而蒿类植被建成对土壤细菌影响的相关报道较少。

本研究利用空间代替时间序列的研究方法<sup>[18]</sup>,选取了半干旱区不同地理位置的两种沙地(科尔沁沙地和毛乌素沙地)和植被建成前后的两种土壤类型,包括:流动沙丘(无植被生长)和藓类结皮(植被建成后期,土壤发育成熟阶段),旨在系统地解决油蒿和差巴嘎蒿植被建成前后土壤细菌多样性和群落组成的变化规律,揭示半干旱区单一优势植被的生长对土壤细菌的影响,为进一步研究半干旱区植被建成过程与土壤微生物的相互影响机制提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究地点分别选取了内蒙古东部科尔沁沙地(宝古图旅游沙漠,43°11' N, 120°38' E)和西部毛乌素沙地

(乌审旗沙漠, 38°27' N, 108°42' E) 的部分区域, 所选区域仅生长差巴嘎蒿或油蒿。依照油蒿和差巴嘎蒿群落建成下的土壤发育初期和后期进行取样, 两采样地的地理特征<sup>[19-20]</sup> 比较如表 1 所示。

## 1.2 样地选择与采样方法

研究所需土壤样品采集时间为 2017 年 6 月, 分别于乌审旗沙漠 (38°27' N, 108°42' E) 和宝古图旅游沙漠 (43°11' N, 120°38' E) 中生长油蒿和差巴嘎蒿的区域取样。根据空间代替时间的方法, 以蒿类植被建成的两种阶段来代替建成时间的差异, 分别采集了土壤发育初期和成熟期两个阶段的样品, 即蒿类植被建成前期的流动沙丘 (S1) (无植被覆盖) 土壤样品和建成后期的藓类结皮 (S2) (两沙地中半灌木油蒿和差巴嘎蒿均生长旺盛, 株高约 80 cm, 株距约 100 cm; 叶羽状细裂, 小裂片呈线状或丝状, 为绿色; 地表由枯落叶等物形成一层黑色的结皮) 土壤样品<sup>[21-22]</sup>, 这样设计实验, 一方面能够研究蒿类植被群落建成对不同发育程度土壤的影响, 另一方面也能调查蒿类植被恢复对不同沙地土壤的影响有无共性。

在取样时, 在每个研究区地势相对较为平坦的地方先设置 3 个 20 m × 20 m 的纯蒿类生长的样地, 在每个样地中针对所需两种土壤类型, 分别再选择 20 cm × 20 cm 的样方, 从样方中利用土钻采集土壤样品 (每个样品 3 个重复)。对于两沙地中流动沙丘取样时, 分别采集沙地迎风坡深度为 0—10 cm 的土壤样品, 其中 0—2 cm 记为上层土样, 2—10 cm 记为下层土样; 对于两沙地发育成熟阶段土壤, 由于均有结皮的存在, 我们分三层取样, 总深度依然为 0—10 cm, 其中 0—1 cm 记为结皮层土样, 1—3 cm 记为中层土样, 3—10 cm 记为下层土样。最后两沙地共获得 30 个土壤样品, 将所取得土壤样品装入自封袋中, 并立即放入干冰保存, 最后以快递的形式立即送回实验室, 一部分风干保存, 用于测定土壤理化性质, 另一部分置于 -80℃ 的冰箱中保存, 用于后续细菌测序分析。

表 1 科尔沁沙地与毛乌素沙地地理特征比较

Table 1 Comparison of geographical features between Horqin Sandy Land and Mu Us Sandy Land

沙地 Sandy land	海拔 Altitude/m	年降水量 Annual precipitation	年蒸发量 Annual evaporation/mm	年均温 Annual mean temperature/℃	植被类型 Vegetation type	土壤类型 Soil type
科尔沁沙地 Horqin sandy land	1200—1500	年降水量 350—500mm, 其中 70%集中于夏季	1500—2500	3—7	差巴嘎蒿	栗钙土、黑钙土和栗褐土为主
毛乌素沙地 Mu Us sandy land	1000—1600	年降水量 250—440mm, 集中于 7—9 月, 占全年降水 60%—75%	2500—4000	6.0—8.5	油蒿	棕钙土和灰钙土为主

## 1.3 实验方法

### 1.3.1 土壤理化性质测定

在测定土壤理化性质的过程中, 将采集的样品自然风干后, 磨碎后过 20 目的筛后保存, 用于含水率 (Moisture content, %)、pH 值 (土:水 = 1:2.5)、总碳 (TC, g/kg)、总氮 (TN, g/kg)、全磷 (TP, g/kg) 和电导率 (Conductivity, 土:水 = 1:5, us/m) 的测定。采用 1:5 (w:v 重量:体积) 的水溶液测定电导率; 用 pH 计测 1:2.5 的水溶液记为 pH 值; 总氮采用凯氏定氮仪 (KDY-9830) 进行测定; 采用 C/N 分析仪 (LECO Truspec, MI, USA) 测定土壤总碳。

### 1.3.2 土壤微生物多样性测定

采用 OMEGA Soil DNA kit (200)<sup>[23]</sup> 的方法从 0.5g 土壤样品中提取 DNA, 用 1% 琼脂糖凝胶电泳和 NanoDrop 微量核酸蛋白浓度测定仪检测土壤样品 DNA 纯度和浓度, 质检结果符合分析要求, 随后送往上海欧易生物医学科技有限公司进行细菌 16s rRNA 测序分析。由 Illumina Miseq<sup>[24]</sup> 平台测序所得数据, 其中测序区域为 V3 - V4; 引物序列分别为: 前端引物: 343F - 5'- TACGGRAGGCAGCAG -3'; 后端引物: 798R - 5'- AGGGTATCTAATCCT-3'。在微生物多样性测序分析中, 原始双端测序数据首先需要进行去杂 (去杂步骤可以进一步提高拼接率, 去掉 3' 端或 5' 端一些模糊碱基或者低质量碱基) 并拼接, 随后对拼接后的 paired end 数

据进行进一步去杂,进一步去除低质量的碱基序列以及模糊碱基序列,将获取的序列定义为 clean tags,之后需要对 clean tags 进行去嵌合体序列处理,最终得到较优质的序列即 valid tags,并进行后续分析。

### 1.3.3 统计和生物信息学分析

对获得的 valid tags 数据首先进行分类 Operational Taxonomic Unit<sup>[25]</sup> (OTU),即对所有的优质序列使用 VSEARCH (v2.4.2)<sup>[26]</sup> 软件以 97% 相似度进行 OTU 划分。随后从 OTU 中挑选丰度最大的序列作为代表序列。与 Silva 数据库 (v123)<sup>[27]</sup> 进行比对后最终得到系统发育树和 OTU 分类表格。最终执行之后的 alpha 和 beta 多样性分析。在 alpha 多样性分析时,可通过 6 种指标(Observed Species 稀释曲线、Chao<sup>[28]</sup> 指数、Shannon Wiener 指数、Simpson<sup>[29]</sup> 指数、Good's Coverage<sup>[30]</sup> 指数、进化距离指数<sup>[31]</sup>)来分析生境内的样本多样性。使用蒙特卡罗排列(999 次重复)的 Pearson 相关分析和冗余分析(RDA)来测试土壤性质与细菌群落之间的关系;该研究中的土壤理化性质和细菌群落数据统计分析运用软件 IBM SPSS Statistics 22<sup>[32]</sup> (SPSS Inc, Chicago, USA)进行,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和 LSD 比较土壤发育不同阶段和不同深度土壤性质和微生物多样性的差异性,显著性水平设定为  $\alpha = 0.05$ ,用 Origin Pro 7.5 作图。运用 R 软件 3.5.2 版本<sup>[33]</sup> 中的 vegan 包(<https://www.r-project.org/>)进行相关性和 RDA 分析。

## 2 结果分析

### 2.1 土壤理化性质

随油蒿和差巴嘎蒿群落建成前后沙地土壤部分理化性质的测定结果如表 2 所示,结果表明,土壤中总氮、总碳和全磷在土壤发育成熟阶段 S2 的含量显著大于发育早期阶段 S1 的含量;电导率也随着土壤发育而逐渐增大;含水率在植被建成后期稍高于前期;而 pH 值在不同阶段中没有明显差异。在不同深度上,S1 时期,两种沙地土壤中总氮表现为随着深度的增加,含量逐渐增加;S2 时期,随着深度的增加,含量表现为:中层 > 下层 > 结皮层;总碳、全磷和电导率在不同深度上的含量表现与前者稍有差异,具体表现为 S1 时期,它们的含量均随着深度的增加而降低,S2 时期,含量变化与总氮在 S2 期的变化相同;pH 值在整个演替过程中,与总氮在 S2 期的变化相同;pH 值在整个演替过程中,随着深度的变化不显著;含水率在植被建成前后表现出相同的规律,均随着深度的增加,含水率上升。

表 2 植被建成前后土壤的理化性质

Table 2 Soil physical and chemical properties under different stages of vegetation built

阶段类型 Stage types	样品编号 Sample numbers	总碳 Total carbon/ (g/kg)	总氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)	pH	电导率 Electrical conductivity/ ( $\mu\text{S}/\text{m}$ )	含水率 Moisture content/%
流动沙丘	BGT1.u1.s	0.09c	0.27c	0.07c	7.53a	26.0c	1.44c
Mobile dunes	BGT1.u1.b	0.15bc	0.23c	0.06c	7.45a	22.1c	1.82bc
	WSQ1.u1.s	0.07c	0.51c	0.22bc	8.42a	90.0b	1.98bc
	WSQ1.u1.b	0.10bc	0.38c	0.07c	8.43a	54.0bc	2.23b
	藓类结皮	BGT2.u2.s	0.16b	1.01bc	0.33b	7.70a	110.1ab
Moss crusts	BGT2.u2.m	0.51ab	2.92b	0.18bc	7.71a	98.9ab	2.24b
	BGT2.u2.b	0.26b	1.73bc	0.10c	7.16ab	94.1ab	2.44b
	WSQ2.u2.s	0.18b	1.52bc	0.96a	7.82a	208.3a	1.98bc
	WSQ2.u2.m	1.12a	12.54a	0.84ab	7.97a	204.3a	3.64ab
	WSQ2.u2.b	0.79ab	7.79ab	0.63ab	8.18a	101.7ab	4.77a

(1)表中样品编号一栏中,“BGT”代表宝古图旅游沙漠区域样品,“WSQ”代表乌审旗沙漠区域样品;字母后面数字代表样本两个不同阶段,“1”代表流动沙丘类型,“2”代表藓类结皮类型;(2)“s, m, b”代表不同的采样深度,依次为“上层,中层,下层”;(3)表中“u1, u2”分别表示同一地区的不同阶段的样品;(4)采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和 LSD 检验,不同数据后的字母表示土壤中各单项变量之间存在显著差异( $P < 0.05$ )

## 2.2 土壤细菌群落随植被建成前后的变化

土壤细菌 16s rRNA 测序数据经质控和去嵌合体后,得到 valid tags (最终用于分析)数据量分布在 12535—48385 之间,各样本 OTU 个数分布在 975—3468 之间。对不同样本的 Shannon-Wiener 指数利用 ANOVA 单因素方差分析,结果表明,油蒿和差巴嘎蒿群落植被建成对土壤细菌 alpha 多样性的总体影响不显著(图 1),但蒿类建成对土壤细菌群落结构的影响显著,细菌群落相对丰度在门类水平上的变化如图 2 所示。所有土壤样品中优势种群分别是:厚壁菌门(Firmicutes)、拟杆菌(Bacteroidetes)、变形菌门(Proteobacteria)和放线菌(Actinobacteria)。另外,两沙地中不同阶段优势菌的相对丰度变化具有差异性,如拟杆菌在成熟期土壤中的相对丰度高于植被建成前流动沙丘中的相对丰度(图 2)。从不同阶段来看,在 S1 期,厚壁菌门、拟杆菌和变形菌门的相对丰度随着采样深度增加,在两种沙地土壤中均呈下降趋势,而放线菌相对丰度随着采样深度的增加,在两沙地土壤中变化不显著(图 3)。在 S2 期,在不同沙地中,土壤中厚壁菌门相对丰度随着采样深度的增加而增加;拟杆菌的相对丰度在宝古图(BGT)沙漠土壤中表现为随着深度的增加,先降低后增加,而在乌审旗(WSQ)沙漠土壤中,其相对丰度则随着深度的增加而增加。变形菌门的相对丰度随着采样深度的增加,在两沙地中具有相同的变化规律,均随着深度的增加而降低;放线菌的相对丰度在宝古图沙漠土壤中,中间层的相对丰度最高,而在乌审旗沙漠土壤中,随着深度的增加,相对丰度依次减少(图 4)。由以上结果证明,油蒿和差巴嘎蒿群落作为荒漠恢复的先锋种,其恢复建成对土壤细菌的群落组成具有显著影响。

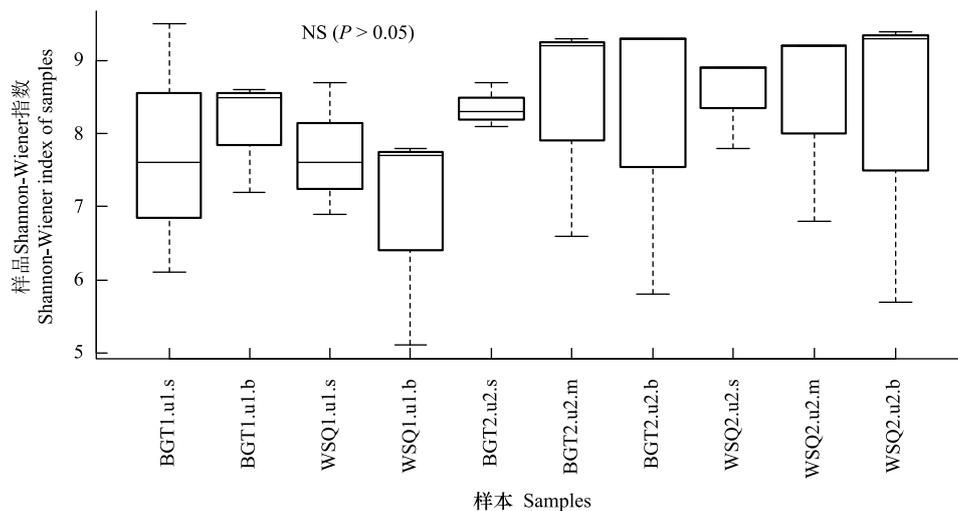


图 1 土壤细菌 Shannon 指数在不同阶段的变化

Fig.1 Changes of Shannon index of soil bacteria in different stages

样品编号一栏中,“BGT”代表宝古图旅游沙漠区域样品,“WSQ”代表乌审旗沙漠区域样品;字母后面数字代表样本两个不同阶段,“1”代表流动沙丘类型,“2”代表藓类结皮类型;(2)“s, m, b”代表不同的采样深度,依次为“上层,中层,下层”;(3)表中“u1, u2”分别表示同一地区的不同阶段的样品

## 2.3 土壤理化性质与细菌群落之间的关系

通过冗余分析,考察环境变量(优势菌门类群)和土壤理化性质(总碳(TC)、总氮(TN)、全磷(TP)、电导率(EC)含水率(MC)和 pH)之间的关系(图 5)。可以看出,大部分优势菌群与土壤理化性质间存在显著相关性。具体来说,拟杆菌(Bacteroidetes)与土壤理化性质存在显著正相关性,变形菌门(Proteobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteria)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)和放线菌(Actinobacteria)的组成变化主要受电导率的影响,并在两沙地土壤结皮样品中盐类含量最高。另外,全磷、总碳、pH、和总氮是影响细菌丰度变化的主要土壤因子。这些结果表明,土壤性质与细菌群落组成存在较强的相关性,并且土壤理化性质驱动着细菌群落的组成。

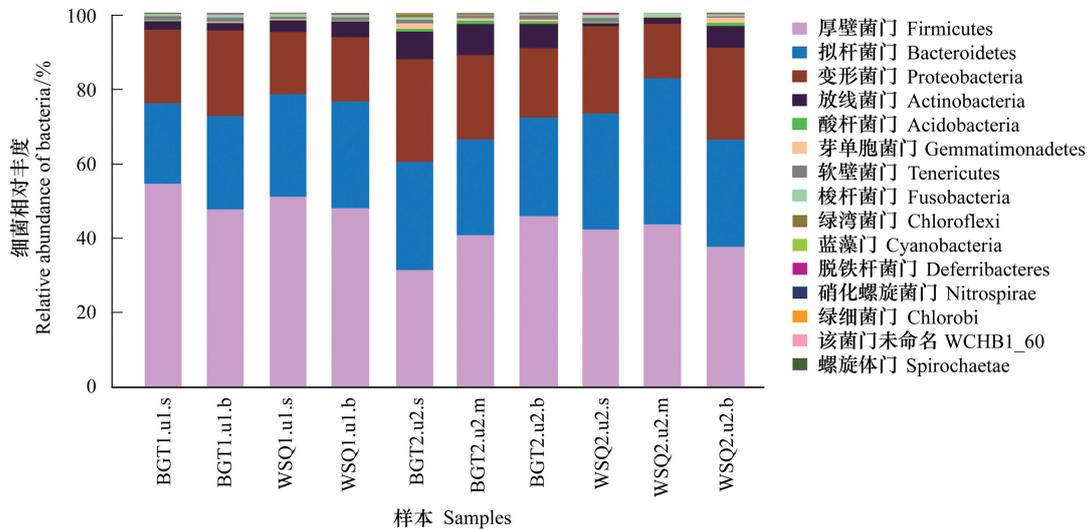


图2 门类(phylum)水平下土壤细菌群落结构组成  
Fig.2 Community composition of soil bacteria in phylum

### 3 讨论

#### 3.1 土壤性质与细菌随蒿类植被建成前后的变化

通过研究发现,油蒿和差巴嘎蒿群落恢复显著提高了土壤养分(表2),尤其是提高了总碳、总氮的含量和电导率值,并且在不同的沙地中变化规律基本一致。另外,pH值在植被阶段中,变化不显著,这也与之前研究不同年代土壤恢复下的pH值变化结果相同<sup>[34-35]</sup>,由此表明单一优势种蒿类植被群落建成不改变土壤酸碱度。而从采样深度来看,不同阶段下垂直分布上具有差异性,出现这一结果可能的原因:在蒿类植被建成前后,土壤表层植被覆盖率差异显著,在流动沙丘土壤中,由于土壤表面无植被覆盖,所以表层土壤很容易被风带走,不利于土壤养分的累积,随着深度的增加,土壤养分在不同沙地中均有提高。而发育成熟的藓类结皮土壤中,在越靠近地表的土壤中,由于细菌对油蒿和差巴嘎蒿植被凋落物的分解作用,使得土壤养分显著提高,并且植被能够有效的抵御风沙的侵蚀,故利于土壤养分的沉积,进一步说明油蒿群落不仅能防风治沙,也能促进土壤发育<sup>[12]</sup>。

从16s rRNA测序数据来看,随着蒿类植被建成,不同阶段下细菌多样性没有显著差异(图1),这与之前的研究不一致<sup>[3, 36]</sup>,前期对废弃土壤演替发育过程的研究表明,其细菌群落alpha多样性指数随着时间序列逐渐增大。相反,关于保护区草地、森林和稻田土壤次生演替的细菌alpha多样性没有发生变化<sup>[1, 37-38]</sup>。这些研究结果与我们的研究结果相同(表2),可能与植被覆盖率和多样性有关,即在无干扰因素下的单一植物种建成对土壤细菌alpha多样性影响。然而,尽管细菌多样性指数在不同阶段没有显著变化,但是细菌群落组成在不同阶段具有较大差异(图2),优势菌的相对丰度随着油蒿和差巴嘎蒿群落建成发生了变化,并且不同阶段的优势菌的相对丰度在垂直分布上也发生了变化(图3和图4)。本研究中细菌群落结构发生的变化

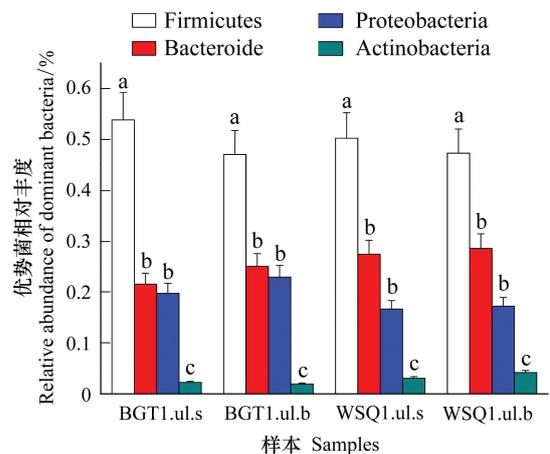


图3 两沙地S1阶段土壤中优势细菌  
Fig.3 Soil dominant bacteria of S1 stage in two sandy lands

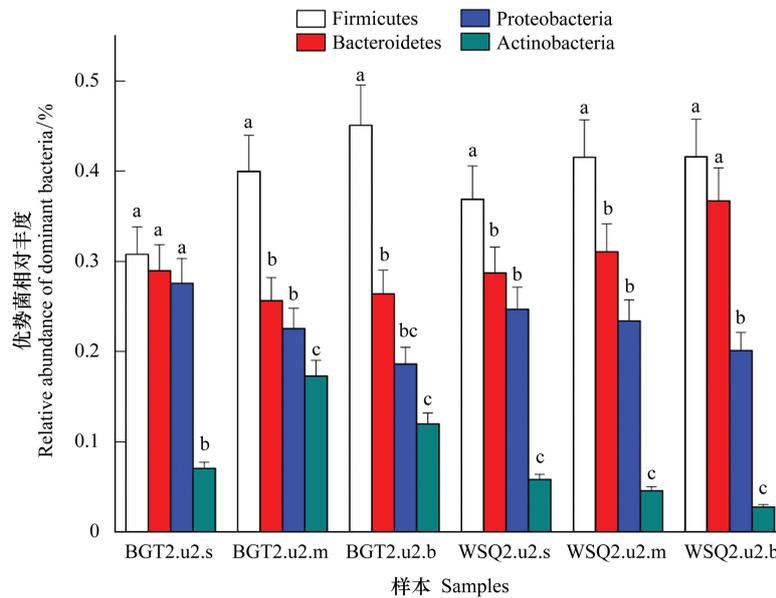


图4 两沙地 S2 阶段土壤中优势细菌

Fig.4 Soil dominant bacteria of S2 stage in two sandy lands

结果与 Lozano 等<sup>[2]</sup>人研究干旱区次生演替过程中土壤微生物和植被群落间相互关系的研究结果相似。细菌群落结构在演替初期和后期的变化,可能与不同细菌的主要功能有关,例如后期藻类细菌能够进行光合作用,并能够降低土壤水分蒸发速率<sup>[39]</sup>,故在演替后期的相对丰度高于早期,从而也能保持后期土壤中含水率。另外,本项研究揭示了不同地理位置的沙地在同种土壤类型下细菌群落结构组成变化具有相同的变化规律,由此证明油蒿和差巴嘎蒿群落对沙地土壤细菌群落结构的影响具有相似性。

细菌群落结构结果表明,拟杆菌、变形菌门、放线菌是优势菌门,这在其他不同环境条件下也有类似的结果<sup>[36, 40]</sup>。然而,本研究中厚壁菌门是土壤发育初期和后期中相对丰度最高的菌门,该结果与其他环境土壤中优势菌有差异,这主要与厚壁菌门的特性相关,在半干旱区土壤养分匮乏的条件下,厚壁菌门吸收营养的能力远大于拟杆菌等其他菌门,故其相对丰度较高。我们的研究结果显示在土壤不同发育阶段和不同深度下优势菌的相对丰度具有不同的变化,例如厚壁菌门在流动沙丘土壤中随着深度的增加,相对丰度降低,在藓类结皮土壤中,随着深度的增加,相对丰度逐渐升高。出现这种结果,很大程度上可能与土壤养分有关,地上部分为地下细菌群落提供了丰富的养分,而地下细菌群落通过对地上部分凋落物的分解,增加了土壤总碳、总氮等土壤养分,土壤养分又会影响地下细菌群落的组成,从而组成地上与地下相互影响的完整系统,也进一步证实土壤养分和植被组成是土壤群落形成的两个主要驱动力<sup>[41-42]</sup>。

### 3.2 土壤性质和细菌群落间随蒿类植被建成的相互关系

本研究发现,油蒿和差巴嘎蒿群落植被建成显著增加了土壤养分,改变了细菌群落组成,这也与很多其他土壤发育类型的研究结果相同<sup>[43-44]</sup>。一般来说,土壤细菌群落随着土壤性质和植被群落的变化而变化,因为植被凋落物能够影响土壤理化性质,进而影响微生物群落结构,植物通过影响土壤养分的变化来改变细菌群落组成<sup>[2]</sup>。相似的,从研究结果来看,土壤理化性质对细菌群落多样性没有显著影响,而是影响了细菌的群落组成,其他研究也有相似结果<sup>[45]</sup>。细菌群落的发育与其生活的土壤条件密切相关,在本研究中,部分菌的相对丰度在蒿类植被建成后明显高于前期(图2),例如变形菌和放线菌在后期的相对丰度高于前期,这很可能是由于土壤中总碳、总氮、总磷和盐分的含量变化引起的。由冗余分析(RDA)也能够看出变形菌门、拟杆菌门、酸杆菌门和芽单胞菌门与土壤养分呈正相关,而部分优势菌(如厚壁菌门)与土壤养分呈负相关(图5),这一结果也正好与土壤理化性质和优势菌的相对丰度随植被建成不同阶段的变化结果相吻合。细菌

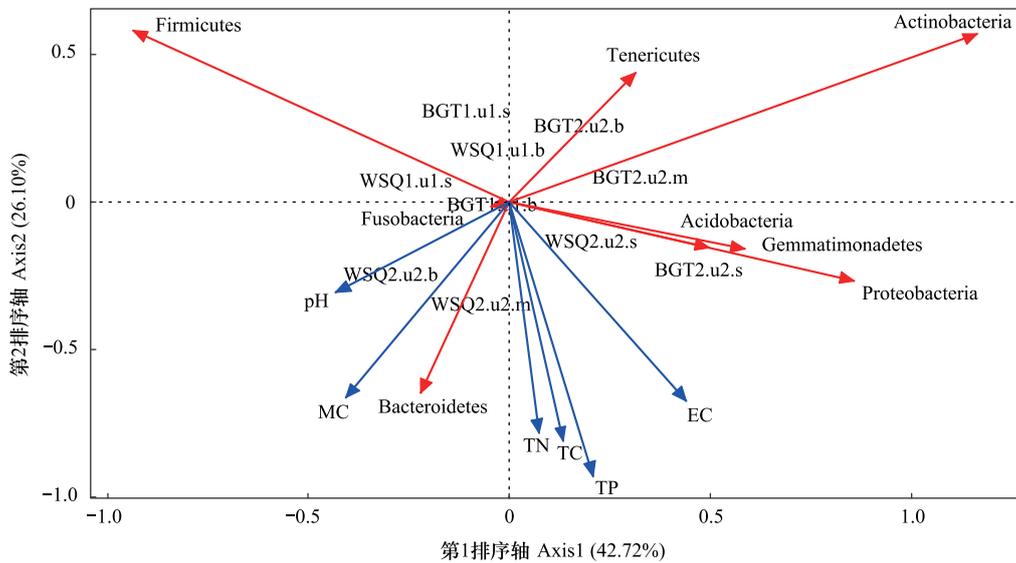


图5 细菌优势菌群与土壤理化因子关系的 RDA 二维排序图

Fig.5 RDA two-dimensional diagram of the relationship between dominant bacteria and soil physicochemical factors

TC: 总碳 Total carbon; TN: 总氮 Total nitrogen; TP: 总磷 Total phosphorus; EC: 电导率 Electrical conductivity; MC: 含水率 Moisture content

丰度随土壤养分的变化,主要是与其自身生长条件有关,例如变形杆菌是一种共生养菌,正如之前的研究报道的那样,当有不稳定的底物时,其生长迅速<sup>[46]</sup>。并且在不同沙地中,细菌群落结构随着土壤性质变化具有共性。

#### 4 结论

通过对半干旱区沙地油蒿和差巴嘎蒿植被建成对土壤细菌影响的研究表明,宝古图沙漠土壤和乌审旗沙漠土壤随着油蒿和差巴嘎蒿群落植被建成中,土壤细菌多样性没有明显变化,而对土壤理化性质和细菌群落结构具有显著变化。具体表现为:在蒿类植被建成不同时期,土壤养分含量在藓类结皮中明显高于流动沙丘样品中,而 pH 值变化不明显;土壤中总碳、总氮、全磷和电导率等因子在不同时期,随着深度的不同,也具有不同的变化规律。土壤细菌群落结构中优势菌分别为厚壁菌门、拟杆菌、变形菌门和放线菌,他们的相对丰度随着蒿类植被建成而发生了变化,并且同一深度不同植被建成时期下,优势菌相对丰度的变化有差异;可以得出油蒿和差巴嘎蒿群落建成显著提高了土壤养分,进一步影响了细菌群落结构的变化,因此地上与地下部分组成了一个相互依赖的系统。另外,从油蒿和差巴嘎蒿群落建成的两个阶段期和土壤采样不同深度来看,两种沙地同时期下土壤理化性质和细菌群落组成变化规律相似,由此说明油蒿和差巴嘎蒿群落建成对不同沙地土壤细菌的影响具有共性。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Knelman J E, Graham E B, Trahan N A, Schmidt S K, Nemergut D R. Fire severity shapes plant colonization effects on bacterial community structure, microbial biomass, and soil enzyme activity in secondary succession of a burned forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 90: 161-168.
- [ 2 ] Lozano Y M, Hortal S, Armas C, Pugnaire F I. Interactions among soil, plants, and microorganisms drive secondary succession in a dry environment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 78: 298-306.
- [ 3 ] Zhang C, Liu G B, Xue S, Wang G L. Soil bacterial community dynamics reflect changes in plant community and soil properties during the secondary succession of abandoned farmland in the Loess Plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 97: 40-49.
- [ 4 ] Van der Heijden M G A, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in

- terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296-310.
- [ 5 ] Cleveland C C, Nemergut D R, Schmidt S K, Townsend A R. Increases in soil respiration following labile carbon additions linked to rapid shifts in soil microbial community composition. *Biogeochemistry*, 2007, 82(3): 229-240.
- [ 6 ] Singh B K, Bardgett R D, Smith P, Reay D S. Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, 8(11): 779-790.
- [ 7 ] Chabrierie O, Laval K, Puget P, Desaire S, Alard D. Relationship between plant and soil microbial communities along a successional gradient in a chalk grassland in north-western France. *Applied Soil Ecology*, 2003, 24(1): 43-56.
- [ 8 ] Cline L C, Zak D R. Soil microbial communities are shaped by plant-driven changes in resource availability during secondary succession. *Ecology*, 2015, 96(12): 3374-3385.
- [ 9 ] Cutler N A, Chaput D L, van der Gast C J. Long-term changes in soil microbial communities during primary succession. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 69: 359-370.
- [ 10 ] Fierer N, Nemergut D, Knight R, Craine J M. Changes through time: integrating microorganisms into the study of succession. *Research in Microbiology*, 2010, 161(8): 635-642.
- [ 11 ] 范冬庆. 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段油蒿群落特征及种群动态[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- [ 12 ] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 王妍, 李晓松, 许彬. 油蒿(*Artemisia ordosica*)对半干旱区沙地生境的适应及其生态作用. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2004, 40(5): 684-690.
- [ 13 ] 高福元. 高寒退化草地甘肃臭草种群空间分布格局对土壤水分的响应[D]. 兰州: 西北师范大学, 2012.
- [ 14 ] 潘伯荣, 张强. 蒿属植物在中国沙漠治理中的应用//國際菊科艾蒿類植物學術研討會論文集——系統分類、資源與經濟利用. 广州: 中国植物学会, 广东省植物学会, 2005.
- [ 15 ] 罗永清, 赵学勇, 朱阳春, 李玉强, 陈银萍. 不同培养条件下差巴嘎蒿种子萌发与幼苗生长特征. *应用生态学报*, 2014, 25(1): 31-36.
- [ 16 ] 周海燕. 科尔沁沙地冷蒿和差巴嘎蒿对水分胁迫的反应及差异性. *中国草地*, 1999, (6): 13-17.
- [ 17 ] 丁杰萍, 闫志强, 陈银萍, 李玉强, 罗永清. 差巴嘎蒿叶浸提液对 4 种沙地草本植物种子萌发的化感作用. *干旱区研究*, 2018, 35(6): 1436-1443.
- [ 18 ] Cui J, Liu C, Li Z L, Wang L, Chen X F, Ye Z Z, Fang C M. Long-term changes in topsoil chemical properties under centuries of cultivation after reclamation of coastal wetlands in the Yangtze Estuary, China. *Soil and Tillage Research*, 2012, 123: 50-60.
- [ 19 ] 任鸿昌, 吕永龙, 杨萍, 陈惠中, 史雅静. 科尔沁沙地土地沙漠化的历史与现状. *中国沙漠*, 2004, 24(5): 544-547.
- [ 20 ] 龚维, 李俊, 姚源, 包军, 贾文龙. 毛乌素沙地现状、成因及治理对策. *防护林科技*, 2009, (3): 73-74, 97-97.
- [ 21 ] 迈克·费斯特. 土壤生物结皮在干旱半干旱地区退化生态系统恢复中的作用. *中国水土保持科学*, 2005, 3(4): 42-47.
- [ 22 ] Zhong Y Q W, Yan W M, Wang R W, Wang W, Shangguan Z P. Decreased occurrence of carbon cycle functions in microbial communities along with long-term secondary succession. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 123: 207-217.
- [ 23 ] Chen L, Zhang J B, Zhao B Z, Zhou G X, Ruan L. Bacterial community structure in maize stubble-amended soils with different moisture levels estimated by bar-coded pyrosequencing. *Applied Soil Ecology*, 2015, 86: 62-70.
- [ 24 ] Caporaso J G, Lauber C L, Walters W A, Berg-Lyons D, Huntley J, Fierer N, Owens S M, Betley J, Fraser L, Bauer M, Gormley N, Gilbert J A, Smith G, Knight R. Ultra-high-throughput microbial community analysis on the Illumina HiSeq and MiSeq platforms. *The ISME Journal*, 2012, 6(8): 1621-1624.
- [ 25 ] Blaxter M, Mann J, Chapman T, Thomas F, Whitton C, Floyd R, Abebe E. Defining operational taxonomic units using DNA barcode data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2005, 360(1462): 1935-1943.
- [ 26 ] Rognes T, Flouri T, Nichols B, Quince C, Mahé F. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ*, 2016, 4: e2584.
- [ 27 ] Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, Gerken J, Schweer T, Yarza P, Peplies J, Glöckner F O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 2013, 41(D1): 590-596.
- [ 28 ] Chao A N. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 1984, 11(4): 265-270.
- [ 29 ] Simpson E H. Measurement of diversity. *Journal of Cardiothoracic & Vascular Anesthesia*, 1972, 27(2): 261.
- [ 30 ] Esty W W. The efficiency of good's nonparametric coverage estimator. *The Annals of Statistics*, 1986, 14(3): 1257-1260.
- [ 31 ] Faith D P, Baker A M. Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatics challenges. *Evolutionary Bioinformatics*, 2006, 2: 121-128.
- [ 32 ] 张文彤, 邝春伟. 高等学校教材: SPSS 统计分析基础教程(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2011.
- [ 33 ] Team R C. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>, 2009, 14: 12-21.
- [ 34 ] An S S, Huang Y M, Zheng F L, Yang J G. Aggregate characteristics during natural revegetation on the Loess Plateau. *Pedosphere*, 2008, 18(6):

809-816.

- [35] Wang B, Liu G B, Xue S, Zhu B B. Changes in soil physico-chemical and microbiological properties during natural succession on abandoned farmland in the Loess Plateau. *Environmental Earth Sciences*, 2011, 62(5): 915-925.
- [36] Lei Y B, Zhou J, Xiao H F, Duan B L, Wu Y H, Korpelainen H, Li C Y. Soil nematode assemblages as bioindicators of primary succession along a 120-year-old chronosequence on the Hailuoguo Glacier forefield, SW China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 362-371.
- [37] Ding L J, Su J Q, Li H, Zhu Y G, Cao Z H. Bacterial succession along a long-term chronosequence of paddy soil in the Yangtze River Delta, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 59-67.
- [38] Zeng Q C, An S S, Liu Y. Soil bacterial community response to vegetation succession after fencing in the grassland of China. *Science of the Total Environment*, 2017, 609: 2-10.
- [39] 陈兰周, 刘永定, 宋立荣. 微鞘藻胞外多糖在沙漠土壤成土中的作用. *水生生物学报*, 2002, 26(2): 155-159.
- [40] Liu J J, Sui Y Y, Yu Z H, Shi Y, Chu H Y, Jin J, Liu X B, Wang G H. High throughput sequencing analysis of biogeographical distribution of bacterial communities in the black soils of northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 70: 113-122.
- [41] Bardgett R D. Causes and consequences of biological diversity in soil. *Zoology*, 2002, 105(4): 367-375.
- [42] Bokhorst S, Kardol P, Bellingham P J, Kooyman R M, Richardson S J, Schmidt S, Wardle D A. Responses of communities of soil organisms and plants to soil aging at two contrasting long-term chronosequences. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 106: 69-79.
- [43] Zhong Y Q W, Yan W M, Shanguan Z P. Impact of long-term N additions upon coupling between soil microbial community structure and activity, and nutrient-use efficiencies. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 91: 151-159.
- [44] Song W, Kim M, Tripathi B M, Kim H, Adams J M. Predictable communities of soil bacteria in relation to nutrient concentration and successional stage in a laboratory culture experiment. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(6): 1740-1753.
- [45] Leff J W, Jones S E, Prober S M, Barberán A, Borer E T, Firn J L, Harpole W S, Hobbie S E, Hofmockel K S, Knops J M H, McCulley R L, La Pierre K, Risch A C, Seabloom E W, Schütz M, Steenbock C, Stevens C J, Fierer N. Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(35): 10967-10972.
- [46] DeAngelis K M, Pold G, Topçuoğlu B D, van Diepen L T A, Varney R M, Blanchard J L, Melillo J, Frey S D. Long-term forest soil warming alters microbial communities in temperate forest soils. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 104.