

DOI: 10.5846/stxb202203290769

赵树兰, 侯旭姣, 吴晓, 丁梦嘉, 多立安. 机场草坪植被调控对土壤细菌群落结构与功能的影响. 生态学报, 2023, 43(12): 5072-5083.

Zhao S L, Hou X J, Wu X, Ding M J, Duo L A. Lawn vegetation regulation changes the structure and function of soil bacterial community at airport. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(12): 5072-5083.

## 机场草坪植被调控对土壤细菌群落结构与功能的影响

赵树兰, 侯旭姣, 吴 晓, 丁梦嘉, 多立安\*

天津市动植物抗性重点实验室, 天津师范大学生命科学学院, 天津 300387

**摘要:** 为了探究植被调控对土壤细菌群落结构和功能的影响, 对天津滨海国际机场草地植被进行单一草坪植物建植和高强度刈割, 在调控后第 3 年的春、夏、秋季节取调控区土壤样本, 利用 16S rRNA 基因高通量测序和 PICRUSt 软件, 分析了不同植被调控方式下土壤细菌组成、多样性及季节性变化, 预测细菌功能特征。结果表明, 各样地共有的优势菌门(相对丰度>5%)有变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteria)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)和绿弯菌门(Chloroflexi)。与对照区相比, 刈割调控区土壤放线菌门相对丰度显著增加; 单一草坪建植调控区, 夏季土壤芽单胞菌门相对丰度显著增加( $P<0.05$ )。刈割调控、高羊茅及黑麦草调控区, 土壤细菌门之间相关性较对照分别减弱 21.4%、46.4% 和 67.9%, 使细菌网络结构更为简单。夏季和秋季 3 个调控区土壤细菌群落的 Shannon 指数和 Chao1 指数显著高于对照区, 而秋季 Simpson 指数显著低于对照区( $P<0.05$ )。KEGG 代谢途径差异分析可知, 刈割调控、高羊茅和黑麦草调控区, 土壤细菌分别有 25、24 和 23 个代谢通路的功能基因丰度显著低于对照区, 主要体现在聚糖的生物合成与代谢、细胞运动、细胞生长与死亡、核苷酸代谢等通路上。可见, 机场植被调控改变了土壤细菌群落的组成, 简化了细菌网络结构, 代谢功能也明显下降。

**关键词:** 植被调控; 刈割; 单一草坪建植; 高通量测序; 土壤细菌群落

## Lawn vegetation regulation changes the structure and function of soil bacterial community at airport

ZHAO Shulan, HOU Xujiao, WU Xiao, DING Mengjia, DUO Li'an\*

Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, College of Life Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China

**Abstract:** In order to explore the effects of vegetation regulation on the structure and function of soil bacterial community, a natural plant community at Tianjin Binhai International Airport was subjected to single turfgrass establishment or high-intensity mowing. Soil samples were collected during the spring, summer and autumn in the third year of the regulation measure. The composition, diversity and seasonal changes of soil bacterial community under different vegetation regulations were analyzed, and the functional characteristics of bacteria were predicted by using 16S rRNA gene high-throughput sequencing and PICRUSt software. The results showed that Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria, Gemmatimonadetes and Chloroflexi were the dominant phyla (relative abundance >5%) in all sampling plots. Compared with the control area, the relative abundance of soil Actinobacteria phylum significantly increased in the mowing area whereas the relative abundance of soil Gemmatimonadetes significantly increased in *Festuca arundinacea* and *Lolium perenne* areas in summer ( $P<0.05$ ). The correlations between soil bacterial phyla were reduced by 21.4%, 46.4% and 67.9%, respectively, in the mowing, *F. arundinacea* and *L. perenne* plots compared with the control plot, which made bacterial networks simpler. The Shannon and Chao1 indices of the soil bacterial community in the regulated plots were significantly

基金项目: 天津滨海国际机场委托项目(53H15007)

收稿日期: 2022-03-29; 网络出版日期: 2023-02-10

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: duolian\_tjnu@163.com

higher than those in the control plot in summer and autumn, whereas the Simpson index was significantly lower ( $P < 0.05$ ) in autumn. Difference analysis of the Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (KEGG) metabolic pathways revealed that 25, 24 and 23 pathways in soil bacteria had significantly lower functional gene abundance in the mowing, *F. arundinacea* and *L. perenne* plots, respectively, compared with the control plot, mainly in glycan biosynthesis and metabolism, cell motility, cell growth and death, nucleotide metabolism. The findings suggest that vegetation regulation altered the structure of soil bacterial community, simplified bacterial network, and decreased the metabolic function.

**Key Words:** vegetation regulation; mowing; single-species turf establishment; high-throughput sequencing; soil bacterial community

在陆地生态系统中,微生物群落结构和物种多样性影响物质循环和能量流动,对维持生态系统的功能至关重要<sup>[1]</sup>。细菌是土壤微生物的主要群落之一,其数量最大、种类最多、功能最丰富<sup>[2]</sup>。目前,关于土壤细菌群落结构与多样性的研究较多,主要集中在环境因素和调控措施的影响方面<sup>[3-5]</sup>。有研究发现,在半干旱草地中,重度放牧明显降低土壤细菌生物量<sup>[6]</sup>。对宁夏不同地区盐碱化土壤细菌群落多样性分布特征的研究中,发现土壤含水量和电导率值是影响宁夏地区盐碱化土壤细菌群落结构的主要因子<sup>[7]</sup>。不同种植方式对土壤细菌群落结构的影响较大,棉花连作会导致农田土壤细菌多样性降低,轮作可以提高土壤细菌群落多样性<sup>[8]</sup>。耕地长期施用不平衡 N-P-K 比例的肥料,显著降低了酸杆菌门和硝化螺旋菌门的丰度,从而改变了土壤细菌群落的组成,但对多样性指数没有显著影响<sup>[9]</sup>。

土壤微生物对环境的变化非常敏感,环境因子或地上植被类型的变化对土壤微生物群落和多样性产生显著影响<sup>[10-11]</sup>。地上植被可通过根系分泌物、植物凋落物或植物次生代谢物和植物诱导的土壤环境变化而影响土壤微生物的演变<sup>[1, 12]</sup>。已有报道,不同植被类型的土壤理化因子(如 pH 值、土壤水分、温度、有机质和氮含量等)存在显著差异<sup>[13]</sup>,而土壤的理化性质是土壤细菌群落组成和结构的主要驱动因子<sup>[14-16]</sup>。王亚妮等<sup>[17]</sup>研究了人工植被重建对高寒草地土壤细菌群落特征的影响,发现植被重建显著改变了土壤细菌群落结构,植被属性对其群落结构变化的解释度比土壤物理属性和化学属性更高。另有研究发现,沿植物的地带性分布细菌群落组成存在显著差异,土壤水分和盐分是限制土壤细菌多样性的主要因素,地上植物多样性通过影响土壤理化性质进一步影响土壤细菌的结构和组成<sup>[18]</sup>。地上植被和地下微生物间具协同作用和正负反馈效应,地上植被的减少会恶化土壤生态系统的功能<sup>[19]</sup>。

近年来,国内外学者致力于土壤细菌群落结构与多样性及其驱动因素的研究,并取得丰硕成果<sup>[3, 20]</sup>。随着分子生物技术的快速发展,土壤细菌功能研究受到重视,通过细菌功能预测与分析,揭示土壤细菌在陆地生态系统过程中发挥的重要作用<sup>[21-22]</sup>。杜宇佳等<sup>[2]</sup>研究表明,呼伦贝尔沙地樟子松天然林核苷酸代谢、酶家族、氨基酸代谢、碳水化合物代谢功能基因较为丰富,使土壤细菌具有较高的多样性。在生态系统中,微生物以复杂的网络结构共存和相互作用;物种间的相互作用对生态系统的功能可能比物种多样性和丰富度更为重要,通过共生、竞争或捕食来实现其生态功能<sup>[23-24]</sup>。环境干扰会影响土壤细菌网络,改变细菌间的相关性。郑远等<sup>[25]</sup>研究发现,与不种植物的对照相比,种植大豆和玉米增加了细菌之间的相互作用,使其网络结构更为复杂。

关于不同植被类型、植被恢复与土壤微生物群落关系的研究报道较多,但有关机场植被调控如何影响土壤细菌群落结构与功能的研究还鲜有报道。因此,在天津机场地被区建植原生境没有的草坪植物—高羊茅(*Festuca arundinacea*)和多年生黑麦草(*Lolium perenne*),采用单一草坪建植和高强度刈割两种植被调控措施来研究人工植被调控对土壤细菌群落的影响,旨在从土壤微生物的角度为机场草地的生态调控提供科学依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于天津市东丽区(117°20'E, 39°07'N), 地处中国华北平原东北部, 海拔高度 3 m, 属暖温带半湿润性大陆季风气候。该地区四季分明, 春季多风, 干旱少雨; 夏季炎热多雨; 秋季气爽, 温度适中; 冬季寒冷, 干燥少雪。年平均气温为 11.8 °C, 年平均降水量为 598 mm, 无霜期 188 d。生长季内, 该区域雨水充沛; 自然环境下该地区植被生长繁盛, 覆盖率高<sup>[26]</sup>。植物群落主要为一年生或多年生草本植物, 主要优势种有禾本科的狗尾草(*Setaria viridis*), 菊科的阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、刺儿菜(*Cirsium setosum*)、中华小苦荬(*Ixeridium chinense*)、泥胡菜(*Hemistepta lyrata*), 蓼科的巴天酸模(*Rumex patientia*), 藜科的灰绿藜(*Chenopodium glaucum*), 十字花科的独行菜(*Lepidium apetalum*)等。研究区土壤为壤土, 其理化性质如下: 含水量 11.7%, pH 7.95, 容重 1.46 g/cm<sup>3</sup>, 有机质 28.7 g/kg, 速效磷 21.43 mg/kg, 全氮 2.37 g/kg。

### 1.2 试验设计与样品采集

2015 年 8 月, 在研究区选取典型地段进行单一草坪植物建植及高强度刈割扰动调控, 共设 4 个处理: 刈割调控、高羊茅建植、黑麦草建植和原植被区, 以原植被区为对照。各区大小为 20 m×15 m 依次排列, 间距为 2 m, 每个区域又分成三个小区, 作为三次重复。其中, 对照区(C): 植被不实施任何干扰, 为原来的植物群落; 刈割调控区(M): 每年对植物群落进行 6 次高强度刈割, 即在每年的 6—8 月, 每月进行 2 次刈割, 植物留茬高度为 5 cm; 高羊茅(F)和黑麦草(L)建植区: 将原植物群落耕翻彻底毁坏后, 在原裸地上重新建植单一的草坪植丛, 分别播种高羊茅(*Festuca arundinacea*)和黑麦草(*Lolium perenne*), 播种量为 3.3 kg/100 m<sup>2</sup>, 采用条播方式, 行距为 30 cm。

草坪植物建植和刈割调控第 3 年的春季(4 月)、夏季(7 月)和秋季(10 月), 分别在各试验小区用直径 5 cm 的土钻采集土壤样品, 取样方法采用蛇形法随机选取 5 点, 然后混合均匀, 去除石块、根系等杂物后保存在冰盒中, 带回实验室, 并将土壤样品分成两份, 一份样品风干后用于土壤理化性质分析, 另一份用于高通量测序分析。

### 1.3 土壤物理性质指标测定

土壤含水量采用烘干法测定: 取干燥铝盒称重为  $W_1$ , 加土样约 10 g 于铝盒中称重为  $W_2$ ; 将铝盒放入烘箱, 在 105 °C 下烘干至恒重, 重量记为  $W_3$ 。含水量( $W\%$ )按以下公式计算:

$$W\% = (W_2 - W_3) / (W_3 - W_1) \times 100\%$$

土壤 pH 值采用电位法测定: 称取 10 g 风干土壤置于烧杯, 取 25 mL 无 CO<sub>2</sub> 去离子水, 倒入烧杯(土:水=1:2.5), 振荡约 0.5 h, 静置 0.5 h 后用 pH 计测量。

土壤的电导率用电导率仪进行测定: 称取风干土壤 4.00 g, 过 1 mm 筛, 置于 50 mL 离心管中, 加入 20 mL 无 CO<sub>2</sub> 的去离子水, 180 rpm 下振荡 30 min, 静置 30 min 后用电导率仪进行测定。

土壤容重采用环刀法测定<sup>[27]</sup>。

### 1.4 土壤总 DNA 提取和高通量测序

土壤样品的 DNA 提取和 PCR 扩增由北京百迈克生物科技有限公司完成。采用 PowerSoil DNA 提取试剂盒(MoBio Inc., USA), 称取 0.3—0.5 g 土壤样品, 按试剂盒操作手册提取土壤总 DNA。利用引物 338F(5'-ACTCTACGGGAGGCAGCA-3')和 806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')扩增其 V3—V4 区基因片段。PCR 反应体系为 5×*FastPfu* Buffer 4.0 μL, dNTPs(2.5 mmol/L) 2.0 μL, 正、反向引物(5 μmol/L) 各 0.8 μL, *FastPfu* Polymerase(2.5 U/μL) 0.4 μL, BSA 0.2 μL, Template DNA 10 ng, ddH<sub>2</sub>O 补充至 20 μL。PCR 反应条件为 95°C 5 min; 95°C 30 s, 55°C 30 s, 72°C 40 s, 25 个循环; 72°C 7 min, 4°C 无穷保育。扩增产物均取 3 μL 于 3% 的琼脂糖凝胶中, 在凝胶成像系统中检测。参照电泳初步定量结果, 使用 Qubit 荧光定量系统对 PCR 产物进行检测定量, 之后按照每个样本的测序量要求, 根据精确定量结果进行相应比例的混合。随后进行 MiSeq

文库构建,使用 Illumina HiSeq 2500 进行上机测序。

### 1.5 生物信息处理

根据 Barcode 序列拆分各样品数据,然后使用 FLASH (V1.2.7) 对截取 Barcode 和引物的序列进行拼接<sup>[28]</sup>;采用 QIIME (v1.7.0) 对原始序列进行过滤、拼接和嵌合体去除<sup>[29]</sup>。利用 UPARSE (V7.0.1001) 对全部有效序列进行聚类,默认以 97% 序列相似度获得 OTUs (operational taxonomic units, 操作分类单元)<sup>[30]</sup>。从每个 OTUs 选取一个代表性序列,以 Greengenes 数据库<sup>[31]</sup>为参考,使用 RDP Classifier 对 OUT 进行物种注释;最后对样品数据均一化处理,以样品中数量最少的为标准。通过计算 Shannon 指数、Simpson 指数和 Chao1 指数来表示土壤细菌群落的  $\alpha$  多样性<sup>[29]</sup>。

### 1.6 数据分析

土壤理化性质、优势菌门、纲相对丰度和细菌群落多样性数据采用平均值 $\pm$ 标准差的方法表示。数据采用 SPSS17.0 软件进行单因素方差分析,用 Tukey HSD 进行多重比较 ( $P < 0.05$ )。

根据各个物种的丰度以及变化情况,使用 Sparcc 法进行相关分析(包括正相关和负相关),并进行统计检验,基于 Python 语言绘制相关性网络分析图<sup>[32]</sup>。

采用 PICRUST 软件,基于 KEGG 功能数据库,预测不同样品间微生物群落的功能基因在代谢途径上的差异和变化,是研究群落样本为适应环境变化发生的代谢功能改变的有效手段。本研究在第二层级下分析各调控区与对照区土壤细菌 KEGG 代谢途径的功能基因差异<sup>[33]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 机场植被调控对土壤主要物理性质的影响

机场植物群落经草坪重建和刈割干扰,不同季节土壤物理性质如表 1 所示。草坪建植区土壤含水量呈现夏季>秋季>春季的趋势,其中夏、秋季节刈割调控区土壤含水量显著低于对照区 ( $P < 0.05$ )。研究区土壤偏碱性,pH 值在 7.56—8.18 之间,各调控区随季节变化幅度不大,相比春、秋两季,夏季 pH 有所下降,且 3 个调控区的 pH 值均显著低于对照区 ( $P < 0.05$ )。各调控区土壤电导率值的变化趋势与 pH 值相同。土壤容重随季节变化不大,在夏、秋季节,刈割调控区的土壤容重显著高于对照区 ( $P < 0.05$ )。

表 1 不同季节各调控区土壤物理性质

Table 1 Soil physical properties of four sampling areas in different seasons

季节 Seasons	调控区 Regulated area	含水量 SWC/%	pH	电导率 EC/(mS/cm)	容重 BD/(g/cm <sup>3</sup> )
春 Spring	C	10.25 $\pm$ 0.93a	8.17 $\pm$ 0.04a	0.25 $\pm$ 0.01a	1.40 $\pm$ 0.04a
	M	9.05 $\pm$ 1.12a	8.05 $\pm$ 0.04b	0.24 $\pm$ 0.02a	1.45 $\pm$ 0.03a
	F	9.34 $\pm$ 0.90a	8.01 $\pm$ 0.04b	0.21 $\pm$ 0.02a	1.38 $\pm$ 0.07a
	L	9.39 $\pm$ 1.30a	8.05 $\pm$ 0.04b	0.23 $\pm$ 0.02a	1.40 $\pm$ 0.06a
夏 Summer	C	14.86 $\pm$ 1.84a	7.74 $\pm$ 0.01a	0.16 $\pm$ 0.01a	1.46 $\pm$ 0.12b
	M	12.12 $\pm$ 1.50b	7.57 $\pm$ 0.03b	0.13 $\pm$ 0.02b	1.65 $\pm$ 0.10a
	F	13.34 $\pm$ 1.48a	7.59 $\pm$ 0.02b	0.14 $\pm$ 0.01b	1.45 $\pm$ 0.07b
	L	13.12 $\pm$ 1.53a	7.56 $\pm$ 0.04b	0.13 $\pm$ 0.01b	1.45 $\pm$ 0.09b
秋 Autumn	C	11.25 $\pm$ 0.81a	8.18 $\pm$ 0.04a	0.25 $\pm$ 0.02a	1.40 $\pm$ 0.03b
	M	8.30 $\pm$ 0.83b	8.07 $\pm$ 0.03b	0.20 $\pm$ 0.01b	1.49 $\pm$ 0.05a
	F	10.34 $\pm$ 0.95a	8.06 $\pm$ 0.04b	0.18 $\pm$ 0.01b	1.30 $\pm$ 0.10b
	L	10.75 $\pm$ 0.91a	8.07 $\pm$ 0.04b	0.21 $\pm$ 0.01b	1.32 $\pm$ 0.04b

C:对照 Control;M:刈割调控区 Mowing area;F:高羊茅调控区 *F. arundinacea* area;L:黑麦草调控区 *L. perenne* area;SWC:土壤含水量 Soil water content;EC:电导率 Electric conductivity;BD:容重 Bulk density;表中不同小写字母表示同一季节不同样地间差异显著 ( $P < 0.05$ )

### 2.2 机场植被调控对土壤细菌 Alpha 多样性的影响

在去除嵌合体和低质量的序列后,共获得 794987 条有效序列。覆盖率从 99.69% 到 99.90%,表明在土壤

样品中检测到大多数细菌。所有的稀释曲线均趋于平缓,表明本次测序深度能够反映土壤细菌群落的真实情况(图1)。

不同季节各试验区土壤细菌群落 Chao1 指数变化范围为 2937—3400, Shannon 指数在 6.4—6.8 之间, Simpson 指数 0.003—0.006, 各调控区土壤细菌群落多样性数值波动范围较大(图2)。在春季,刈割和高羊茅调控区 Shannon 指数显著低于对照区, Simpson 指数高于对照区 ( $P < 0.05$ )。在夏季,刈割和黑麦草调控区 Shannon 和 Chao1 指数显著高于对照区 ( $P < 0.05$ )。在秋季,3 个调控区 Shannon 指数和 Chao1 指数均显著高于对照区, Simpson 指数则较低 ( $P < 0.05$ )。

### 2.3 机场植被调控对土壤细菌组成及群落结构的影响

所有土壤样品中共检测到细菌 22 门、63 纲、135 目、200 科和 329 属。在门和纲水平上各调控区不同季节土壤细菌群落结构如图 3 所示。植物群落经植被重建和刈割干扰后,相对丰度超过 5% 的土壤优势菌门为变形菌门 (Proteobacteria, 24.3%—33.5%)、放线菌门 (Actinobacteria, 17.7%—34.0%)、酸杆菌门 (Acidobacteria, 18.3%—25.3%)、芽单胞菌门 (Gemmatimonadetes, 7.4%—13.8%) 和绿弯菌门 (Chloroflexi, 5.3%—6.7%)。在春季,和对照区相比,刈割调控区变形菌门和高羊茅调控区放线菌门的相对丰度显著增加 ( $P < 0.05$ )。在夏

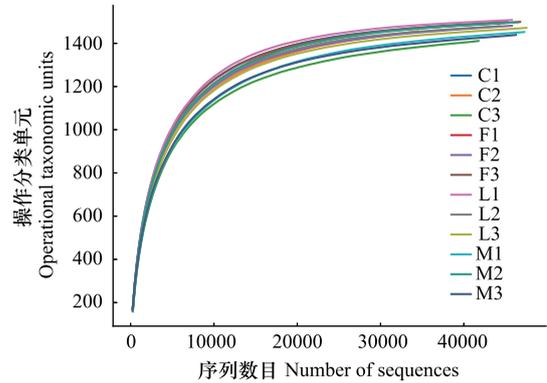


图1 细菌群落稀释曲线

Fig.1 Rarefaction curve of bacterial communities

C:对照 Control;M:刈割调控区 Mowing area;F:高羊茅调控区 *F. arundinacea* area;L:黑麦草调控区 *L. perenne* area;1:春季 Spring;2:夏季 Summer;3:秋季 Autumn

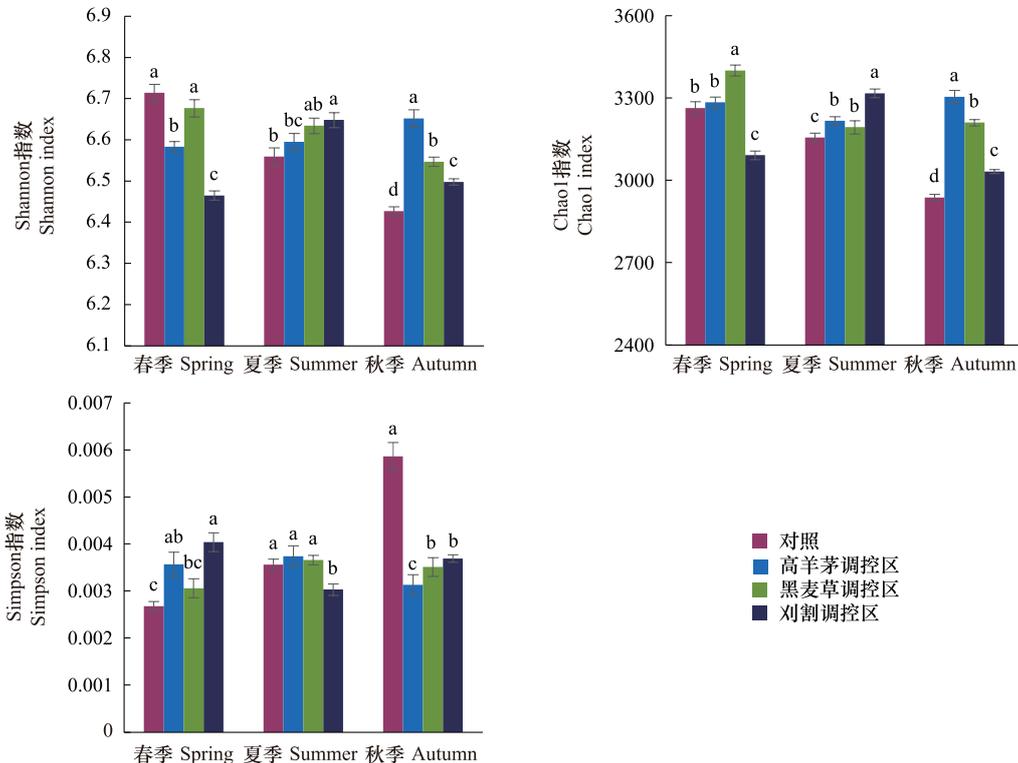


图2 土壤细菌群落 Alpha 多样性指数

Fig.2 Alpha diversity indices of soil bacterial community

图中不同小写字母表示同一季节不同样地间差异显著 ( $P < 0.05$ )

季,刈割调控增加了放线菌门相对丰度,草坪调控增加了芽单胞菌门的相对丰度。在秋季,与对照区相比,3个调控区放线菌门相对丰度显著增加,而刈割调控降低了芽单胞菌门相对丰度,草坪建植调控区酸杆菌门相对丰度也降低。

在纲水平上,土壤  $\alpha$ -变形菌 (Alphaproteobacteria) 相对丰度最高,为 10.9%—16.3%;其次是  $\gamma$ -变形菌 (Gammaproteobacteria, 9.0%—13.7%)、放线菌 (Actinobacteria, 7.2%—14.6%)、芽单胞菌 (Gemmatimonadetes, 5.2%—8.4%)、嗜热菌 (Thermoleophila, 5.1%—9.3%)、酸微菌 (Acidimicrobiia, 3.8%—6.5%) 和类杆菌 (Bacteroidia, 3.8%—5.1%)。在春季,刈割调控区  $\gamma$ -变形菌和高羊茅调控区放线菌的相对丰度都高于对照区。在夏季,草坪调控区  $\gamma$ -变形菌和芽单胞菌的相对丰度高于对照区。

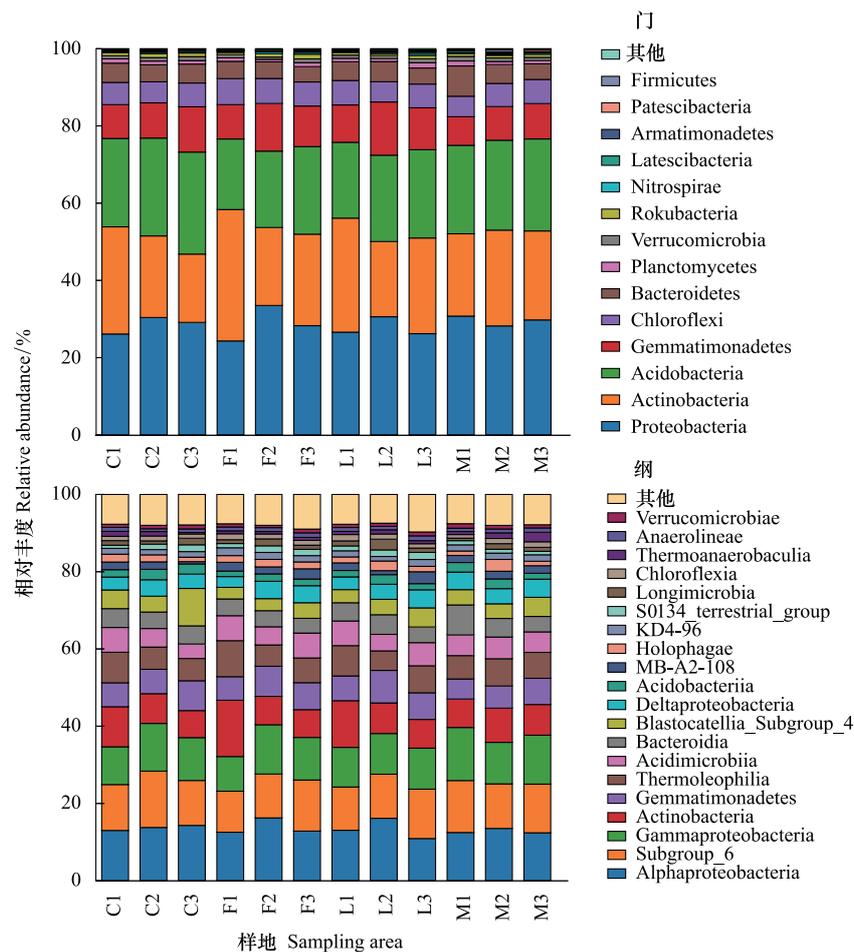


图 3 门和纲水平上土壤细菌群落结构

Fig.3 The structure of soil bacterial communities at the phylum and class level

土壤环境因子是影响土壤细菌的重要因素。在门分类水平下选取总丰度前 15 的物种对细菌群落组成与环境因子进行相关性热图分析,如图 4 所示。土壤 pH 与厚壁菌门 (Firmicutes) 呈极显著负相关,电导率与厚壁菌门、蓝藻菌门 (Cyanobacteria) 呈显著负相关,与浮霉菌门 (Planctomycetes) 呈显著正相关,土壤含水量与装甲菌门 (Armatimonadetes) 呈显著正相关。

#### 2.4 机场植被调控对土壤细菌间相关性的影响

根据各细菌门的丰度及变化情况,绘制网络分析图,如图 5 所示。图中每一个圈代表一个细菌门,圆圈的大小表示丰度;连线的粗细代表两物种之间相关性的大小,连线越粗,相关性越强。从相关连线数量上来说,刈割、高羊茅和黑麦草调控区土壤各细菌门之间,分别有 11、10、2 个显著的正相关和 11、5、7 个显著的负相

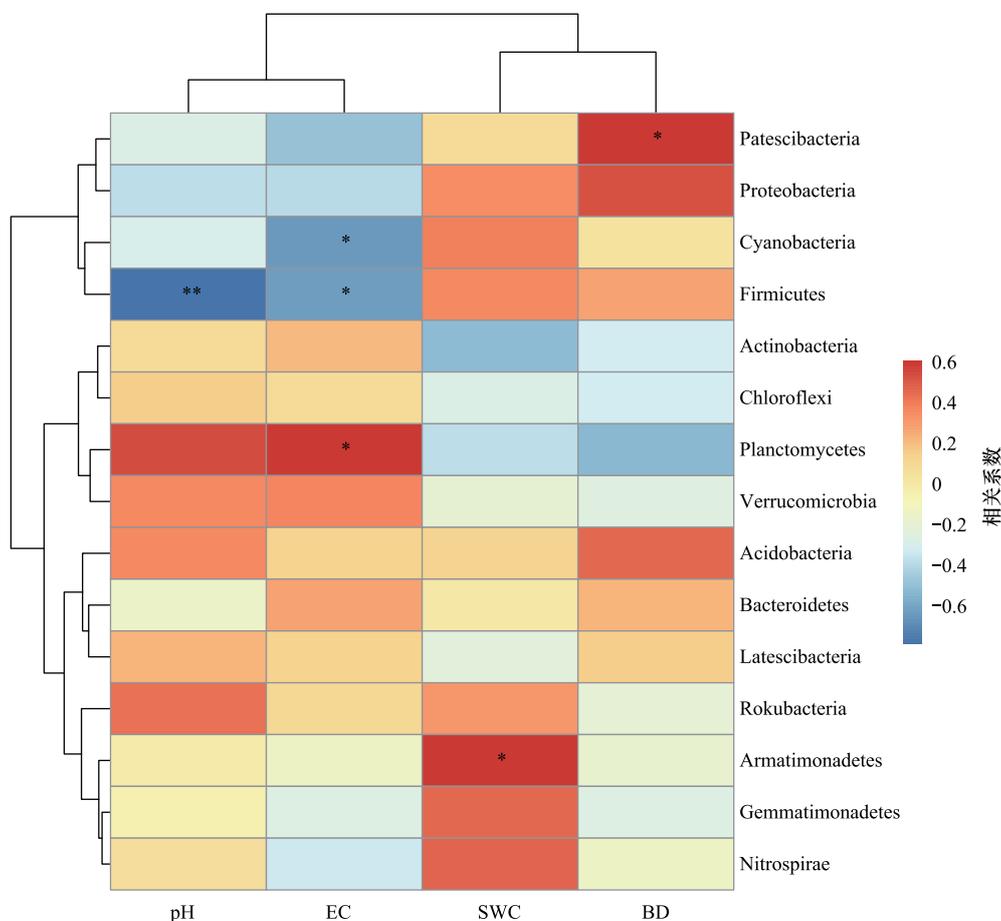


图4 门水平上土壤细菌相对丰度与土壤性质相关性热图

Fig.4 Heatmap map of correlation between the abundance of soil bacteria and soil properties at phylum level

SWC:土壤含水量 Soil water content; EC:电导率 Electric conductivity; BD:容重 Bulk density; \*  $0.01 < P < 0.05$ ; \*\*  $0.001 < P < 0.01$

关;而对照区土壤各细菌门之间有 22 个显著的正相关和 6 个显著的负相关。3 个调控区土壤各细菌门之间的相关性数量低于对照区,而且正相关连线数要明显少于对照,刈割区负相关数量增加;如作为优势菌的酸杆菌门在对照中有 9 个正相关和 2 个负相关,而在刈割调控区仅有 1 个正相关和 1 个负相关。另外细菌之间的相关关系也会发生变化,如装甲菌门(Armatimonadetes)和绿弯菌门由对照区的正相关变成了刈割调控区的负相关。黑麦草调控区土壤各细菌门之间的相关连线数最少,仅有 2 个正相关,细菌网络结构更为简单。

### 2.5 机场植被调控对土壤细菌功能的影响

秋季高羊茅调控区、黑麦草调控区、刈割调控区与对照区各组间存在显著差异的 KEGG 代谢途径第二层分类以及在各组的比例如图 6 所示。在各调控区和对照区土壤细菌群落中,参与碳水化合物代谢和氨基酸代谢的功能基因相对丰度最高,其次是与能量代谢、辅助因子和维生素合成代谢、外源生物降解与代谢、核苷酸代谢、脂质代谢和膜转运有关的功能基因。相比于对照区,3 个植被调控区外源生物降解与代谢、膜转运以及萜类和聚酮类化合物代谢的功能基因有较高的相对丰度( $P < 0.05$ )。刈割、高羊茅和黑麦草调控区分别有 25、24 和 23 条代谢通路的功能基因显著低于对照区,主要体现在聚糖生物合成代谢、细胞运动、细胞生长与死亡、核苷酸代谢、翻译等代谢通路中。

## 3 讨论

土壤细菌群落与地表植被共同进化,具有高度的植物特异性。地上植被通过根际环境和凋落物直接或间

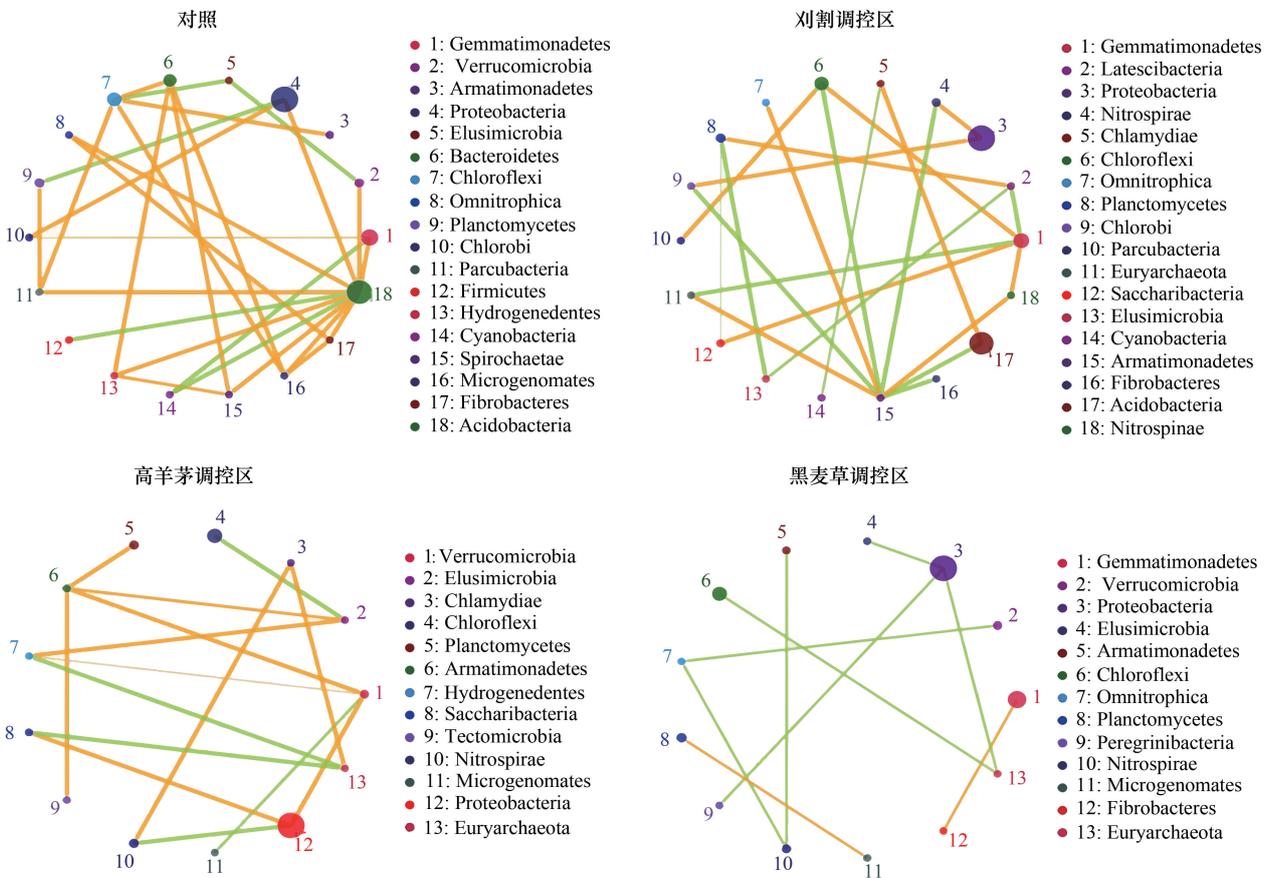


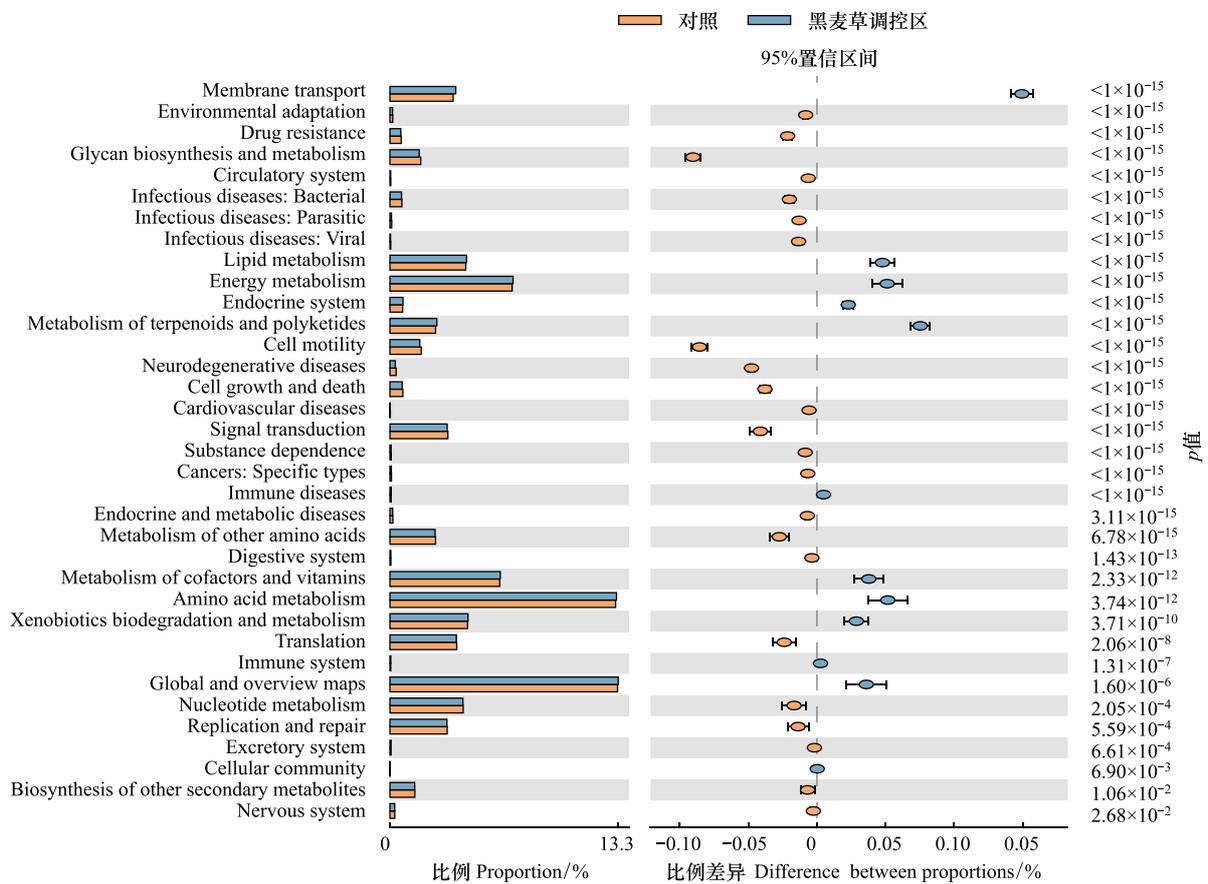
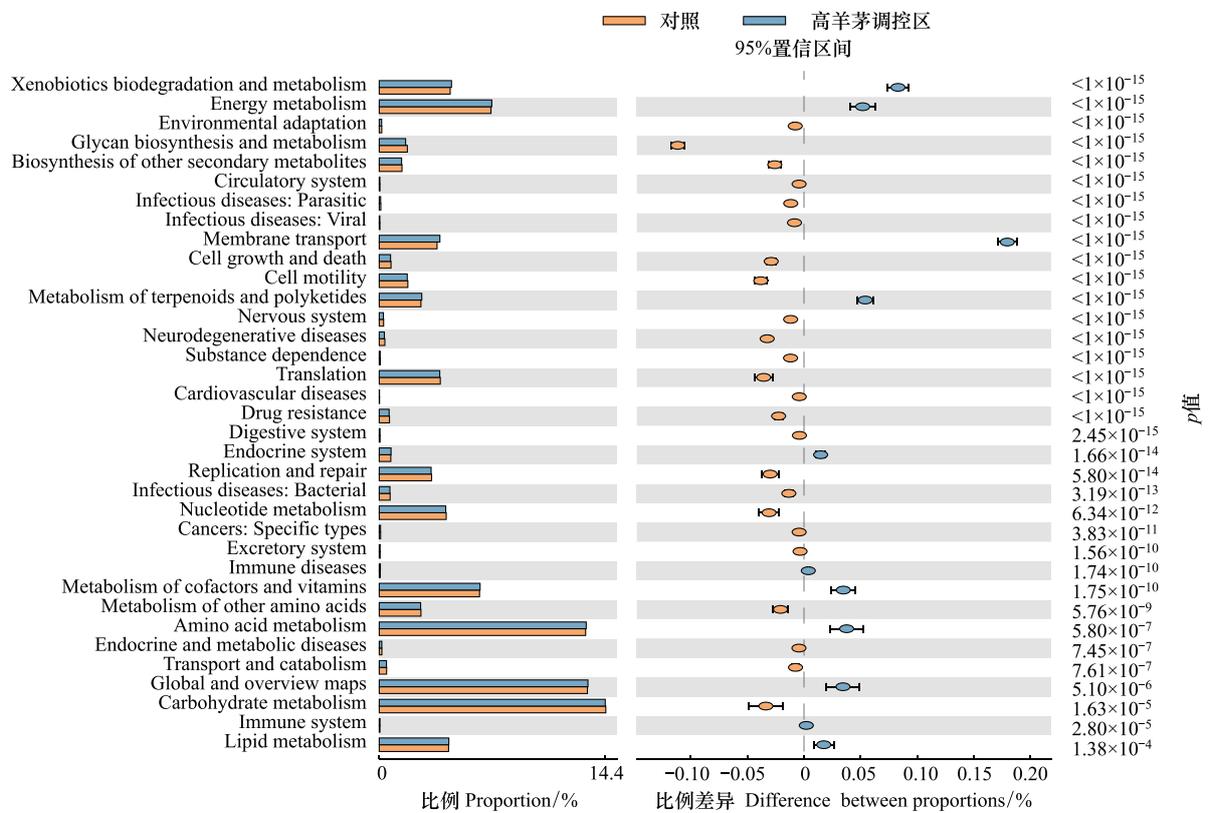
图5 土壤细菌门间的相关性

Fig.5 Correlations between soil bacterial phyla

图中圆圈代表细菌门类,圆圈的大小表示丰度;连线的粗细代表两物种之间相关性的强弱,连线越粗,相关性越强;橙色连线表示正相关,绿色表示负相关

接地影响土壤细菌群落<sup>[34—35]</sup>。凋落物的累积可以为细菌提供养分和环境,而凋落物的分解和植物根系分泌物则有利于细菌群落的发展<sup>[36]</sup>。本研究中,植被调控区主要优势菌门包括变形菌门、放线菌门、酸杆菌门和绿弯菌门,这几个菌门也是大多数土壤细菌群落中的主要优势菌<sup>[37]</sup>。夏季高羊茅和黑麦草调控区的芽单胞菌门相对丰度高于对照区,芽单胞菌门主要参与碳氮的固定,有研究发现其相对丰度与土壤含水量呈负相关<sup>[38]</sup>,也有研究表明,芽单胞菌门细菌具有耐盐碱和贫瘠的特性<sup>[39]</sup>,而草坪建植区芽单胞菌门相对丰度高可能是植物单一导致营养不如对照和刈割区丰富。地上植被经高强度刈割和单一草坪建植后,土壤放线菌门相对丰度显著增加,促进有机质的分解转化。也有研究表明,土壤中放线菌门的增加,说明土壤逆境增加<sup>[40]</sup>。夏季放线菌门的相对丰度低于春、秋两季,而夏季土壤水热条件处于最佳状态,也就是逆境胁迫处于较弱的时期。另外,放线菌门的少部分菌属有不同的适生特征,环境要素发生改变时,这些菌属会敏感地随着环境要素的改变发生相应的变化。不同植被调控区土壤细菌组成相似,但其菌门和纲的相对丰度有所不同,可能是不同植被调控下植物的根系分泌物不同,从而改变了细菌群落结构。植物凋落物是土壤细菌的营养主要来源,植被调控方式不同,则凋落物种类和数量差异很大,也会导致不同植被调控区土壤细菌群落差异<sup>[41]</sup>。

土壤细菌群落多样性一直以来被认为与植被类型密切相关,植被类型不同会影响细菌群落的多样性<sup>[42]</sup>。 $\alpha$ -多样性反映了微生物群落物种的丰富度和多样性,用 Chao1、Shannon 和 Simpson 指数来表示。本研究发现,植被调控区 Chao1 和 Shannon 指数显著高于对照区,而 Simpson 指数低于对照区,说明植被调控显著增加了土壤细菌的物种丰富度,同时降低了细菌群落的优势度。夏季刈割调控区的细菌多样性最高,可能是由于夏季



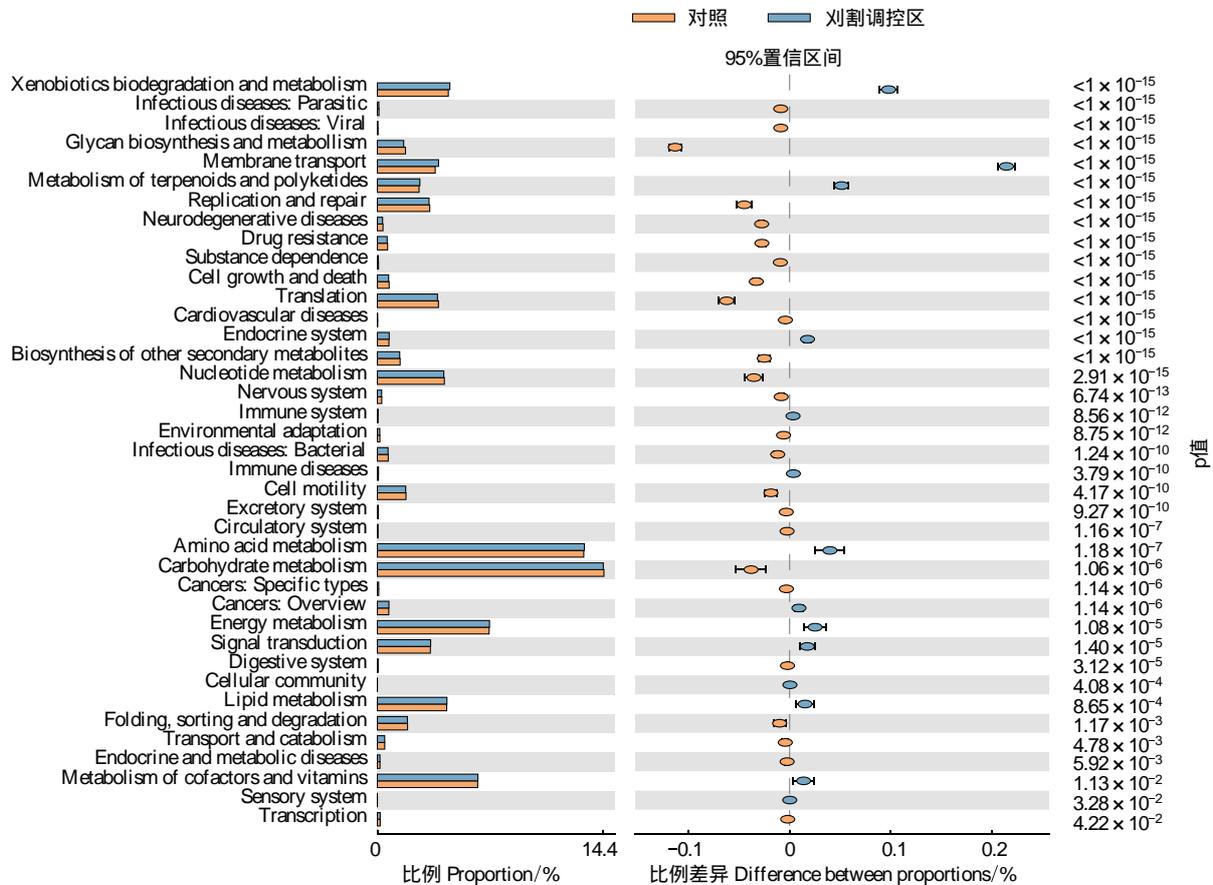


图 6 土壤细菌 KEGG 代谢途径差异分析(二级功能层)

Fig.6 Differential analysis of KEGG metabolic pathways of soil bacteria (hierarchy level 2)

对照区和草坪区植被生长旺盛,大量利用土壤养分,植物和土壤微生物之间存在竞争关系。而且,刈割调控区存在大量刈割下来的植物凋落物,可以为土壤微生物提供更多养分<sup>[43]</sup>。

网络图是相关性分析的一种表现形式,网络中物种间的相互关系分为正相关和负相关,正相关表示物种具有共生关系,负相关代表着竞争或捕食关系<sup>[44]</sup>。土壤细菌物种间的相关性也会随着环境因素的变化而发生,有研究发现在土壤发育不同阶段,由于环境不同,土壤细菌彼此之间的相关性出现显著差异<sup>[45]</sup>。4个试验区细菌门之间的相关性数量从大到小依次为:对照区、刈割区、高羊茅区、黑麦草区;而且植被调控区负相关数量高于对照区,表明植被调控减少了土壤细菌菌群之间的交互作用,尤其是合作;但使细菌物种间的竞争关系更强<sup>[44]</sup>。不同的植被调控方式比较,刈割调控土壤细菌群落网络的稳定性要优于高羊茅、黑麦草建植调控。

使用 PICRUSt 软件,通过 KEGG 代谢途径的差异分析,推测样本中的功能基因组成,就可以分析不同样本或分组之间土壤细菌群落的功能基因在代谢途径上的差异<sup>[46-47]</sup>。微生物功能的变化和结构变化密切相关。刈割调控区、高羊茅和黑麦草调控区,分别有 25、24 和 23 个代谢途径的功能基因丰度显著降低,尤其聚糖生物合成代谢、细胞生长、核苷酸代谢等与土壤细菌生命活动有关的代谢途径上;在外源性物质降解与代谢、膜转运、萜类化合物代谢 3 个代谢途径上,植被调控区土壤细菌的相关功能基因丰度显著增加。植被调控区和对照区的细菌功能的差异可能源于根系类型、根系分泌物和土壤养分组成的差异。如萜类化合物是植物次生代谢产物,与植物的抗逆性和抗病性有关<sup>[48]</sup>。3 个调控区土壤细菌的外源物质降解与代谢能力更强,这对于其抵御外源物质干扰有显著作用<sup>[35]</sup>。

## 4 结论

研究表明,植被调控后,土壤细菌多样性、细菌群落结构和功能都发生了明显变化。变形菌门、放线菌门、酸杆菌门、芽单胞菌门和绿弯菌门为土壤细菌群落的优势菌门。刈割调控显著增加土壤中放线菌门的丰度,草坪建植能使夏季土壤中芽单胞菌门维持较高的丰度;植被调控显著提高了土壤细菌群落的物种丰富度和 Shannon 指数;刈割调控土壤细菌群落网络的稳定性要优于草坪建植区。功能预测表明,植被调控下外源性物质降解与代谢、萜类化合物代谢、膜转运相关功能基因丰度显著增加,但其他与生命活动有关的代谢途径功能基因丰度显著降低,在一定程度上抑制了土壤细菌群落功能的发挥。

### 参考文献(References):

- [ 1 ] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, van der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304 (5677): 1629-1633.
- [ 2 ] 杜宇佳, 高广磊, 陈丽华, 丁国栋, 张英, 曹红雨. 呼伦贝尔沙区土壤细菌群落结构与功能预测. *中国环境科学*, 2019, 39(11): 4840-4848.
- [ 3 ] Wu B H, Luo H Y, Wang X T, Liu H K, Peng H, Sheng M P, Xu F, Xu H. Effects of environmental factors on soil bacterial community structure and diversity in different contaminated districts of Southwest China mine tailings. *Science of the Total Environment*, 2022, 802: 149899.
- [ 4 ] Zhang M L, Zhang X, Zhang L Y, Zeng L, Liu Y, Wang X B, He P, Li S T, Liang G Q, Zhou W, Ai C. The stronger impact of inorganic nitrogen fertilization on soil bacterial community than organic fertilization in short-term condition. *Geoderma*, 2021, 382: 114752.
- [ 5 ] Ye L, Wu X, Wu C N, Zhang Y, Meng L L, Bao E C, Cao K. Response of soil bacterial community to agricultural reclamation in the Tengger desert, northwestern China. *Applied Soil Ecology*, 2022, 169: 104189.
- [ 6 ] Liu N, Kan H M, Yang G W, Zhang Y J. Changes in plant, soil, and microbes in a typical steppe from simulated grazing: explaining potential change in soil C. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 269-286.
- [ 7 ] 李明, 毕江涛, 王静. 宁夏不同地区盐碱化土壤细菌群落多样性分布特征及其影响因子. *生态学报*, 2020, 40(4): 1316-1330.
- [ 8 ] 李锐, 刘瑜, 褚贵新. 不同种植方式对绿洲农田土壤酶活性与微生物多样性的影响. *应用生态学报*, 2015, 26(2): 490-496.
- [ 9 ] Eo J, Park K C. Long-term effects of imbalanced fertilization on the composition and diversity of soil bacterial community. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2016, 231: 176-182.
- [ 10 ] Wan P, He R R. Soil microbial community characteristics under different vegetation types at the national nature reserve of Xiaolongshan Mountains, Northwest China. *Ecological Informatics*, 2020, 55: 101020.
- [ 11 ] Wang S, Wang X B, Han X G, Deng Y. Higher precipitation strengthens the microbial interactions in semi-arid grassland soils. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(5): 570-580.
- [ 12 ] Schlatter D C, Bakker M G, Bradeen J M, Kinkel L L. Plant community richness and microbial interactions structure bacterial communities in soil. *Ecology*, 2015, 96(1): 134-142.
- [ 13 ] Xu M, Zhang J, Liu G B, Yamanaka N. Soil properties in natural grassland, *Caragana korshinskii* planted shrubland, and *Robinia pseudoacacia* planted forest in gullies on the hilly Loess Plateau, China. *CATENA*, 2014, 119: 116-124.
- [ 14 ] Lazzaro L, Mazza G, d'Errico G, Fabiani A, Giuliani C, Inghilesi A F, Lagomarsino A, Landi S, Lastrucci L, Pastorelli R, Roversi P F, Torrini G, Tricarico E, Foggi B. How ecosystems change following invasion by *Robinia pseudoacacia*: insights from soil chemical properties and soil microbial, nematode, microarthropod and plant communities. *Science of the Total Environment*, 2018, 622-623: 1509-1518.
- [ 15 ] 张健, 徐明. 黄土丘陵区不同植被类型土壤细菌群落多样性特征. *生态与农村环境学报*, 2022, 38(2): 225-235.
- [ 16 ] Hui N, Jumpponen A, Francini G, Kotze D J, Liu X X, Romantschuk M, Strömmer R, Setälä H. Soil microbial communities are shaped by vegetation type and park age in cities under cold climate. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(3): 1281-1295.
- [ 17 ] 王亚妮, 胡宜刚, 王增如, 李以康, 张振华, 周华坤. 沙化和人工植被重建对高寒草地土壤细菌群落特征的影响. *草业学报*, 2022, 31(5): 26-39.
- [ 18 ] Kou X, Li J Q, Liu H M, Li B Q, Yu X W, Cao X A, Liu D W, Wen L, Zhuo Y, Wang L X. Characteristics of bacterial biodiversity and community structure in non-rhizosphere soils along zonal distribution of plants within littoral wetlands in inner Mongolia, China. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01310.
- [ 19 ] Hirao T, Fujii M, Shigyo N, Kojima H, Fukui M. Influence of understory vegetation on soil bacterial communities and nitrogen cycling gene abundance in cool-temperate and sub-alpine forests along an elevational gradient. *Pedobiologia*, 2021, 87-88: 150746.
- [ 20 ] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, Jeffries T C, Gaitan J J, Encinar D, Berdugo M, Campbell C D, Singh B K. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 2016, 7: 10541.
- [ 21 ] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, Anderson J L, Soudzilovskaia N A, Bodegom P M, Bengtsson-Palme J, Anslan S, Coelho L P, Harend H, Huerta-Cepas J, Medema M H, Maltz M R, Mundry S, Olsson P A, Pent M, Pölme S, Sunagawa S, Ryberg M, Tedersoo L, Bork P. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, 2018, 560(7717): 233-237.

- [22] Langille M G I, Zaneveld J, Caporaso J G, McDonald D, Knights D, Reyes J A, Clemente J C, Burkpile D E, Vega Thurber R L, Knight R, Beiko R G, Huttenhower C. Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences. *Nature Biotechnology*, 2013, 31(9): 814-821.
- [23] Shi S J, Nuccio E E, Shi Z J, He Z L, Zhou J Z, Firestone M K. The interconnected rhizosphere: high network complexity dominates rhizosphere assemblages. *Ecology Letters*, 2016, 19(8): 926-936.
- [24] de Vries F T, Griffiths R I, Bailey M, Craig H, Girlanda M, Gweon H S, Hallin S, Kaisermann A, Keith A M, Kretschmar M, Lemanceau P, Lumini E, Mason K E, Oliver A, Ostle N, Prosser J I, Thion C, Thomson B, Bardgett R D. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3033.
- [25] 郑远, 李玉英, 丁传雨, 任学敏, 陈兆进. 能源植物修复镉污染土壤对根际细菌网络结构的影响. *环境科学学报*, 2016, 36(7): 2605-2612.
- [26] 柳毅, 徐焕然, 袁红, 何宾, 赵树兰, 多立安. 天津滨海国际机场鸟类群落结构及多样性特征. *生态学杂志*, 2017, 36(3): 740-746.
- [27] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [28] Magoč T, Salzberg S L. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics*, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [29] Caporaso J G, Kuczynski J, Stombaugh J, Bittinger K, Bushman F D, Costello E K, Fierer N, Peña A G, Goodrich J K, Gordon J I, Huttley G A, Kelley S T, Knights D, Koenig J E, Ley R E, Lozupone C A, Mc Donald D, Muegge B D, Pirrung M, Reeder J, Sevinsky J R, Turnbaugh P J, Walters W A, Widmann J, Yatsunenkov T, Zaneveld J, Knight R. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Methods*, 2010, 7(5): 335-336.
- [30] Edgar R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [31] McDonald D, Price M N, Goodrich J, Nawrocki E P, DeSantis T Z, Probst A, Andersen G L, Knight R, Hugenholtz P. An improved Greengenes taxonomy with explicit ranks for ecological and evolutionary analyses of bacteria and archaea. *The ISME Journal*, 2012, 6(3): 610-618.
- [32] Friedman J, Alm E J. Inferring correlation networks from genomic survey data. *PLoS Computational Biology*, 2012, 8(9): e1002687.
- [33] Patel V, Sharma A, Lal R, Al-Dhabi N A, Madamwar D. Response and resilience of soil microbial communities inhabiting in edible oil stress/contamination from industrial estates. *BMC Microbiology*, 2016, 16: 50.
- [34] Kaiser K, Wemheuer B, Korolkow V, Wemheuer F, Nacke H, Schöning I, Schrupp M, Daniel R. Driving forces of soil bacterial community structure, diversity, and function in temperate grasslands and forests. *Scientific Reports*, 2016, 6: 33696.
- [35] Berg G, Smalla K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 68(1): 1-13.
- [36] 田琴, 牛春梅, 谷口武士, 山中典和, 时伟宇, 杜盛. 黄土丘陵区植被类型与土壤微生物区系及生物量的关系. *生态学报*, 2017, 37(20): 6847-6854.
- [37] 刘坤和, 薛玉琴, 竹兰萍, 徐飞, 朱志豪, 张拓, 张富斌. 嘉陵江滨岸带不同土地利用类型对土壤细菌群落多样性的影响. *环境科学*, 2022, 43(3): 1620-1629.
- [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] 陈海生, 刘守平, 杨万勤, 梁国钱. 雅鲁藏布江下游沿岸湿地建群种植物根际土壤细菌群落结构和多样性特征. *生态学报*, 2022, 42(4): 1527-1537.
- [40] Zhou W P, Shen W J, Li Y E, Hui D F. Interactive effects of temperature and moisture on composition of the soil microbial community. *European Journal of Soil Science*, 2017, 68(6): 909-918.
- [41] 王露莹, 孙慧珍, 杨雪. 松花江下游滨岸带典型植被根际土壤细菌群落结构与功能多样性. *环境科学*, 2022, 43(4): 2182-2191.
- [42] Li J B, Shen Z H, Li C N, Kou Y P, Wang Y S, Tu B, Zhang S H, Li X Z. Stair-step pattern of soil bacterial diversity mainly driven by pH and vegetation types along the elevational gradients of Gongga Mountain, China. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 569.
- [43] Yengwe J, Gebremikael M T, Buchan D, Lungu O, De Neve S. Effects of *Faidherbia albida* canopy and leaf litter on soil microbial communities and nitrogen mineralization in selected Zambian soils. *Agroforestry Systems*, 2018, 92(2): 349-363.
- [44] 陈兆进, 林立安, 李英军, 陈彦, 张浩, 韩辉, 吴乃成, Fohrer N, 李玉英, 任学敏. 镉胁迫对芒草根际细菌群落结构、共发生网络和功能的影响. *环境科学*, 2021, 42(8): 3997-4004.
- [45] Dini-Andreote F, de Cássia Pereira e Silva M, Triadó-Margarit X, Casamayor E O, van Elsas J D, Salles J F. Dynamics of bacterial community succession in a salt marsh chronosequence: evidences for temporal niche partitioning. *The ISME Journal*, 2014, 8(10): 1989-2001.
- [46] White III R A, Power I M, Dipple G M, Southam G, Suttle C A. Metagenomic analysis reveals that modern microbialites and polar microbial mats have similar taxonomic and functional potential. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 966.
- [47] 丛微, 喻海茫, 于晶晶, 李迪强, 张于光. 人参种植对林地土壤细菌群落结构和代谢功能的影响. *生态学报*, 2021, 41(1): 162-171.
- [48] Li H Y, Hu T, Amombo E, Fu J M. Transcriptome profilings of two tall fescue (*Festuca arundinacea*) cultivars in response to lead (Pb) stress. *BMC Genomics*, 2017, 18(1): 145.