

DOI: 10.20103/j.stxb.202206221765

唐恬恬, 胡宗达, 刘兴良, 蔡蕾, 王轶浩, 肖玖金, 冯秋红, 罗明霞. 川西亚高山三种天然次生林土壤微生物多样性变化特征. 生态学报, 2023, 43(18): 7422-7434.

Tang T T, Hu Z D, Liu X L, Cai L, Wang Y H, Xiao J J, Feng Q H, Luo M X. Diversity of topsoil microbial community in three natural secondary forests in subalpine regions of Sichuan, China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(18): 7422-7434.

川西亚高山三种天然次生林土壤微生物多样性变化特征

唐恬恬^{1,2}, 胡宗达^{2,*}, 刘兴良¹, 蔡蕾¹, 王轶浩³, 肖玖金⁴, 冯秋红¹, 罗明霞²

1 四川省林业科学研究院, 森林和湿地生态恢复与保育四川重点实验室, 成都 610081

2 四川农业大学资源学院, 成都 611130

3 重庆师范大学地理与旅游学院, 重庆市三峡库区地表生态过程野外科学观测研究站, 重庆 401331

4 四川农业大学林学院, 成都 611130

摘要:开展川西亚高山相似土壤母质背景下天然次生林土壤微生物群落结构及其多样性探究,可加深次生林更新过程中土壤微生物群落结构变化的认知。选取川西米亚罗林区 20 世纪 60 年代采伐后经自然更新恢复形成的 3 种天然次生林(槭-桦阔叶林,ABB;桦-槭-冷杉针阔混交林,BAA;岷江冷杉林,AFF),分析林下表层(0—20 cm)土壤微生物群落结构变化及其影响因素,结果显示:(1)3 种林型土壤细菌 Chao1 和 Shannon 指数均极显著高于真菌,但仅真菌群落的 Shannon 指数差异显著,表现为 BAA>ABB>AFF;(2)细菌群落优势门主要为变形杆菌门、酸杆菌门、疣微菌门、拟杆菌门、绿弯菌门,相对丰度占比超过 82%;真菌群落则为子囊菌门和担子菌门,占比超过 85%,AFF 担子菌门相对丰度最高而子囊菌门最低。(3)RDA 分析显示,土壤 pH 和乔木物种多样性(Shannon 指数)是影响微生物群落结构变化的主导因子;土壤养分元素对细菌群落影响不显著,真菌群落主要受 TN、TP 含量显著影响。总体上,林型间乔木层物种多样性、土壤酸碱度及其氮磷含量是导致微生物群落结构变化的关键因素。

关键词:川西亚高山;天然次生林;微生物群落;相对丰度;多样性

Diversity of topsoil microbial community in three natural secondary forests in subalpine regions of Sichuan, China

TANG Tiantian^{1,2}, HU Zongda^{2,*}, LIU Xingliang¹, CAI Lei¹, WANG Yihao³, XIAO Jiu Jin⁴, Feng Qiu hong¹, LUO Mingxia²

1 Sichuan Academy of Forestry Sciences, Ecological Restoration and Conservation for Forest and Wetland Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu 610081, China

2 College of Resources, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

3 College of Geography and Tourism, Chongqing Normal University; Field Science Observation and Research Station for Surface Ecological Process of Three Gorges Reservoir Area, Chongqing 401331, China

4 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: To understand the change and distinction of the top-soil microbial community structure and its diversity, three natural secondary forests (*Davidii-Betula platyphylla-B. albosinensis* broad-leaved forest, ABB; *Betula platyphylla-Acer*

基金项目:川西亚高山天然次生林人工林窗对土壤活性碳氮磷含量及其酶活性的影响(2022KFKT02);国家重点研发课题(2017YFC0505004);四川省环境治理与生态保护重大科技专项(2018SZDX0031)

收稿日期:2022-06-22; 网络出版日期:2023-05-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huzd98@163.com

davidii-*Abies faxoniana* mixed coniferous and broad-leaved forest, BAA; *Abies faxoniana* forest, AFF) were investigated based on the background of similar microclimate and soil parent materials in Miyaluo forest area of western Sichuan, where the forests formed by natural regeneration after logging in the 1960s. Chemical properties of soil and species diversity of plant community were analyzed. We used high-throughput sequencing of top-soil DNA to analyze soil bacterial and fungal community composition. The results implied that the forest types significantly changed the soil microbial community composition. The Shannon index of soil fungi communities differed dramatically among the three natural secondary forests, but had no significant differences in soil bacterial communities. Furthermore, Chao1 and Shannon index of soil bacteria were significantly higher than those of fungi. Proteobacteria, Acidobacteria, Verrucomicrobia, Bacteroidetes, Chloroflexi were the dominant phyla among three secondary forests, accounting for more than 82%. Ascomycota and Basidiomycota of fungal community accounted for over 85%. Redundancy analysis results showed that soil pH and Shannon index of tree layer were the main factors governing soil bacterial and fungal community structure, while soil TN (Total nitrogen) and TP (Total phosphorus) contents largely explained the shift in the fungal community structure. In general, our results provide insights into the importance of species composition of tree layer, soil acidity, TN and TP content in affecting soil microbial community composition and diversity, while providing reference for the mechanisms of carbon and nitrogen sequestration and soil microbial diversity in natural secondary forest resource management and conservation.

Key Words: Sichuan subalpine; natural secondary forest; microbial community; relative abundance; diversity

土壤微生物是森林生态系统土壤碳氮循环的重要组成部分,对土壤有机质分解与稳定、腐殖质形成和养分转化等方面起到重要的促进作用^[1-3]。微生物可通过对凋落物的降解/分解方式影响到土壤碳水化合物特征^[4-5],为腐殖质的形成提供 $\text{NH}_4^+\text{-N}$,以增强其他微生物的合成代谢^[6],改变土壤有机碳氮比^[7],影响到土壤固有属性^[8],其群落结构可作为评价土壤生态状况的重要生物指标^[9-10]。一般认为,土壤微生物群落结构变化源自植物与土壤的交互作用^[10-11],这种作用因研究区域环境条件异同,土壤养分元素和植物物种多样性对微生物群落组成结构的影响程度亦不同^[12-13]。大量研究表明,不同林型条件下的土壤 pH、土壤碳氮磷及其化学计量比与土壤细菌和真菌群落结构间的关系表现为正向、负向或中性的关系^[14-16];此外,人为改变地表凋落物数量和质量以及地下根系生物量的差异也会导致土壤养分的变化,进而影响到土壤微生物群落结构多样性和丰度^[17-19],说明了土壤微生物群落组成与土壤养分间的耦合协同关系较为复杂。

天然次生林是川西亚高山的主要森林类型之一,在水源涵养及土壤碳氮固持等方面起着重要作用^[20-21]。该区域 19 世纪中叶经大规模森林采伐及其 90 年代初期施行退耕还林政策实施后,形成了以云杉 (*Picea asperata*) 人工林、天然次生林、原始暗针叶林相间分布的森林格局^[22-23],为研究不同林型土壤碳氮循环及其与微生物菌群的耦合机制提供了便捷。研究显示,岷江冷杉林土壤 pH、全氮 (TN) 和有效磷 (AP) 含量显著影响到菌根真菌的形态^[24];天然针叶林和人工云杉林土壤 C/N 高低会改变土壤微生物群落相对丰度^[25];不同林龄人工云杉、天然次生阔叶林 (红桦 *Betula albosinensis*) 及针阔混交林 (红桦、云杉和岷江冷杉 *Abies faxoniana*)、岷江冷杉针叶林等的土壤有机碳 (SOC)、TN 和根系生物量对微生物群落结构有显著影响,但 C/N 和 AP 对真菌群落结构没有显著影响^[26-27];树种间互作对微生物群落结构的影响弱于单一物种^[28]。虽然人们对川西亚高山林型间土壤微生物群落及其影响因素有一定了解,但针对相似土壤母质背景下不同林型土壤微生物的变化仍然了解不够深入,须进一步研究其土壤微生物对林型变化的响应特征及其影响因素,一方面可充实对该区域森林土壤微生物群落结构变化的认知;另一方面亦可为森林土壤的碳氮固持驱动机制提供参考。

选取 20 世纪 60 年代采伐后经自然更新形成的天然次生林为对象,采用 Illumina MiSeq 高通量测序技术分析土壤微生物多样性变化特征,假设:土壤微生物多样性变化主要受 SOC、TN 含量及林型物种组成的影响,以探究:(1) 土壤微生物群落多样性和结构对林型的响应特征;(2) 土壤养分、植物多样性及微生物多样性间

的协同关系。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川理县米亚罗林区,海拔范围 2200—5500 m,气候受高原地形影响,具有典型的高山气候特征,年均温度 6—12℃,1 月份平均气温 -8℃,7 月份平均气温 12.6℃,年均降雨量 700—1400 mm,集中于 5—10 月的生长季,森林土壤类型以山地棕壤为主。实验样地位于理县夹壁乡夹壁沟林区(102°50′24.01″—24.84″E,31°17′04″—24.24 N),在该区域选取土壤母质和气候相似背景下的青榨槭 *Acer davidii* + 糙皮桦 *B.platyphylla* + 红桦天然次生阔叶林(ABB)、红桦+青榨槭+岷江冷杉针阔混交林(BAA)、岷江冷杉林(AFF)的天然次生林作为试验样地^[29]。

1.2 采样点设置及样品采集

2020 年 7 月,每种林型按照相邻原则,采用罗盘仪(DQL-1)分别布设了 3 个 40 m×40 m 的标准样方,再按“田”字形将每个样方划分为 4 个 20 m×20 m 的亚样方,间隔距离>20 m)^[30]。每个亚样方中将再次划分为 4 个 10 m×10 m 的小样方,采用“梅花 5 点”法进行土壤取样,取样前去除地表枯落物,用不锈钢土钻采集 0—20 cm 表层土样 20 钻,将其充分混合均匀,按照“四分法”取混合土样,装入无菌自封袋后贴上标签,运回实验室后将土壤样本分成两份:一份进行自然风干、研磨、过 2mm 筛后用于测定土壤理化性质^[30];另外一份置于 -80℃ 冰箱保存,用于高通量测序。

1.3 土壤基本理化指标测定方法

土壤 pH 按土水质量比 1:2.5 混合搅拌后用 pH 计测定;土壤有机碳(SOC)含量采用重铬酸钾外加热法测定;土壤全氮(TN)含量采用硫酸-催化剂消解,流动分析仪法测定;土壤全磷(TP)含量采用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定;土壤有效磷(AP)含量用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定;土壤硝态氮(NO₃⁻-N)和铵态氮(NH₄⁺-N)采用比色法测定。

1.4 土壤微生物 DNA 提取及扩增测序

土壤高通量测序送成都罗宁生物科技有限公司(<http://www.rhonin-bio.com>)检测。利用 DNA 提取试剂盒进行基因组 DNA 抽提后,使用 0.8% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的浓度和纯度。以稀释后的基因组 DNA 为模板,合成带有 Barcode 的特异引物对细菌的 16S rDNA V4 区域和真菌的 ITS2 区域进行扩增;使用引物 515F (5′-GTGYCAGCMGCCGCGG TAA-3′)和 806R(5′-GGACTACHVGGGTWT CTAAT-3′)进行 16S rDNA 检测,使用 ITS3_KYO2 (5′-GATGAAGAACGYA GYRAA-3′)和 ITS4 (5′-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3′)进行 ITS2 检测。PCR 仪采用 Applied Biosystems 公司的 Gene Amp[®] PCR System 9700,使用 Qubit@ 2.0 Fluorometer (Thermo Scientific)对 PCR 回收产物进行检测定量,按照每个样本测序量的要求进行相应比例混合。基于 Illumina 公司的 TruSeq DNA PCR-Free Sample Prep Kit 试剂盒进行文库构建,使用罗宁生物的 Hiseq 2500 平台 PE250 模式进行测序。

1.5 生物信息分析

使用 FLASH^[30] 拼接双端序列,基于 Barcode 从 reads 中拆分出各样品序列,截去 Barcode 序列得到原始数据,然后使用 Trimmomatic^[31] 进行质控,得到有效数据 Clean Reads。基于 Usearch 软件,使用 UPARSE 算法^[32] 在 97% 的一致性水平上进行 OTU 聚类,挑选每个 OTU 中出现频数最高的序列作为 OTU 的代表序列。使用 UCLUST 分类法^[33] 与 SILVA 数据库进行注释分析,对代表性序列进行比对并过滤。为避免各样品微生物量的差异,对各样本做均一化处理,以样品中数据量最少的为标准进行重抽样,得到标准化数据用于后续的分析。

1.6 数据处理与分析

使用群落丰富度 Chao1 指数(S_{Bacteria} 和 S_{Fungi})和 Shannon 指数(H_{Bacteria} 和 H_{Fungi})代表单个样品中土壤微生物

物 α 多样性(Vegan 函数包);乔木层和草本层的 Shannon 指数和均匀度指数的统计方法见前期研究^[30],冠幅(CD)和胸径(DBH)参考 Schomaker 公式^[34];不同林型物种多样性指数、细菌和真菌多样性指数以及土壤理化因子利用 SPSS 26.0 软件进行方差分析(ANOVA)和多重比较进行显著性差异检验;利用微生物群落相对丰度计算 Bray-Curtis 距离矩阵并进行非度量多维尺度分析(NMDS),用非参数多元统计(ANOSIM)检测林型间微生物群落 β 多样性的显著性差异($P < 0.05$);用 Pearson 分析土壤微生物多样性指数与土壤理化因子和物种多样性的相关性;用 Mantel test 法初步确定对土壤微生物群落产生显著影响的变量;用 RDA(vegan 和 rdacca.hp 函数包)进一步分析土壤理化性质和植物特性对土壤细菌和真菌优势门的影响。数据分析利用 SPSS26.0 和 R 软件,作图采用 origin2021 和 R 软件 ggplot2 作图包。

2 结果与分析

2.1 三种天然次生林植被特征

统计分析(表 1)显示,3 种天然次生林中,岷江冷杉林(AFF)乔木层物种多样性指数均显著低于槭-桦阔叶林(BAA)和桦-槭-冷杉针阔混交林(ABB),但 BAA 与 ABB 间差异不显著,其中 Shannon 指数表现为 $ABB \approx BAA > AFF$ ($P > 0.05$);均匀度指数在林型间差异不显著($P > 0.05$),高低排序为 $BAA > ABB > AFF$;乔木层物种多样性指数在 ABB 和 BAA 间差异不显著。草本层物种多样性指数为 $BAA > ABB > AFF$ ($P > 0.05$),总体上草本层物种多样性指数明显高于乔木层,说明林下草本物种较乔木层丰富。胸径表现为 $AFF > BAA > ABB$,其中 AFF 胸径显著大于 BAA 和 ABB ($P < 0.05$),BAA 和 ABB 之间没有显著差异;冠幅表现为 $AFF > ABB > BAA$ ($P > 0.05$)。

表 1 三种天然次生林植被特征

Table 1 Plant characteristics of three natural secondary forests

林型 Forest type	AFF	BAA	ABB
冠幅 Crown diameter (CD)/m	2.49±0.41a	1.88±0.79a	1.90±0.42a
胸径 the diameter at breast height(DBH)/cm/	24.06±3.30a	13.49±3.34b	11.80±1.70b
乔木层 Shannon 指数 Shannon index (QH)	0.95±0.10b	1.82±0.95a	1.82±0.93a
乔木层均匀度指数 Pielou index(QJ)	0.69±0.07b	0.94±0.03a	0.83±0.07ab
草本层 Shannon 指数 Shannon index(CH)	2.10±0.20a	2.54±0.25a	2.32±0.19a
草本层均匀度指数 Pielou index(CJ)	0.86±0.04a	0.92±0.00a	0.89±0.02a

表中同行不同小写字母表示不同林型间差异显著($P < 0.05$);AFF:岷江冷杉林 *Abies faxoniana* forest; BAA:桦-槭-冷杉针阔混交林 *Betula platyphylla-Acer davidii-Abies faxoniana* mixed coniferous and broad-leaved forest; ABB:槭-桦阔叶林 *Davidii-Betula platyphylla-B. albosinensis* broad-leaved forest; CD:冠幅 Crown diameter; DBH:胸径 the diameter at breast height; QH:乔木层 Shannon 指数 Shannon index; QJ:乔木层均匀度指数 Pielou index; CH:草本层 Shannon 指数 Shannon index; CJ:草本层均匀度指数 Pielou index

2.2 不同林型土壤基本理化特性

不同林型表层(0—20cm)土壤 pH 达显著性水平($P < 0.05$),其变动幅度为 4.97—6.09(表 2),其中 AFF 中酸性最强,ABB 酸性最弱,说明林分中出现针叶树种会导致土壤出现酸化趋势。毛管孔隙度在不同林型间差异显著($P < 0.05$),表现为 $BAA > ABB > AFF$;ABB 土壤非毛管孔隙度和总孔隙度最高其中非毛管孔隙度显著大于 BAA,与 AFF 差异不显著,总孔隙度显著大于 AFF,与 BAA 差异不显著,说明针阔混交林土壤较为密实,储水能力强,阔叶林土壤大小孔隙兼备,通气状况最佳,针叶林土壤孔隙结构最差。 NO_3^- -N、TP、AP 含量均为 $ABB > BAA > AFF$,在 ABB 和 AFF 间的差异显著($P < 0.05$),其中 AP 含量在不同林型间差异显著($P < 0.05$),表现为 AFF 最低和 ABB 最高。AFF 土壤 NH_4^+ -N 含量最高并显著高于 BAA,与 ABB 差异不显著,说明针阔混交林树种对 NH_4^+ -N 吸收利用率较高。此外,SOC 和 TN 含量分别在 ABB 和 BAA 中最高,二者在 AFF 表现为最低,但不同林型间并未表现出显著性差异。

2.3 不同林型下土壤微生物群落多样性和构成

统计发现,3 种林型土壤细菌和真菌样本库的覆盖率均大于 92%,表明测序数据能较好地反映土壤样品

中微生物群落的实际情况。高通量测序发现,3种林型土壤样本的土壤细菌和真菌分别共得到328590和18891条有效序列,采用UPARSE算法优对 $\geq 97\%$ 的相似度进行OTU聚类,得到24497个细菌OTU和1326个真菌OTU(图1),表明细菌数量优势明显。图1表明,土壤细菌OTU排序为ABB(13780个) $>$ BAA(12737个) $>$ AFF(12326个),独有数目分别为5704、4465和4451个;真菌OTU数目与细菌变化趋势一致,独有数目分别为462、468和335个。

表2 三种天然次生林下土壤的理化性质(平均值 \pm 标准差)

Table 2 Physical and chemical properties of soil under three natural secondary forests (mean \pm SD)

理化指标 Soil physical and chemical indicator		植被类型 Forest type		
		AFF	BAA	ABB
物理性质 Physical indicator	毛管孔隙度(CP)/%	41.45 \pm 0.00c	62.47 \pm 1.82a	56.42 \pm 2.72b
	非毛管孔隙度(NCP)/%	19.48 \pm 0.52ab	14.92 \pm 4.72b	23.26 \pm 1.20a
	总孔隙度(TCP)/%	60.90 \pm 0.00b	77.49 \pm 5.81a	79.67 \pm 1.4a
化学性质 Chemical Indicator	pH	4.97 \pm 0.21c	5.77 \pm 0.06b	6.09 \pm 0.12a
	有机碳(SOC)/(g/kg)	75.04 \pm 13.17a	127.65 \pm 65.62a	131.55 \pm 89.32a
	全氮(TN)/(g/kg)	6.80 \pm 1.13a	13.27 \pm 6.24a	10.93 \pm 7.27a
	全磷(TP)/(g/kg)	0.57 \pm 0.11b	0.79 \pm 0.11ab	0.85 \pm 0.16a
	硝态氮(NO ₃ ⁻ -N)/(mg/kg)	0.06 \pm 0.53b	0.36 \pm 0.22b	2.03 \pm 0.48a
	铵态氮(NH ₄ ⁺ -N)/(mg/kg)	5.50 \pm 2.08a	1.79 \pm 0.27b	4.34 \pm 0.69a
	有效磷(AP)/(mg/kg)	2.90 \pm 0.98c	7.59 \pm 0.44b	13.07 \pm 1.74a

CP: 毛管孔隙度 Capillary porosity; NCP: 非毛管孔隙度 Non capillary porosity; TCP: 总孔隙度 Total capillary porosity; SOC: 有机碳 Organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus content; NO₃⁻-N: 硝态氮 Nitrate nitrogen; NH₄⁺-N: 铵态氮 Ammonium nitrogen; AP: 有效磷 Available phosphorus

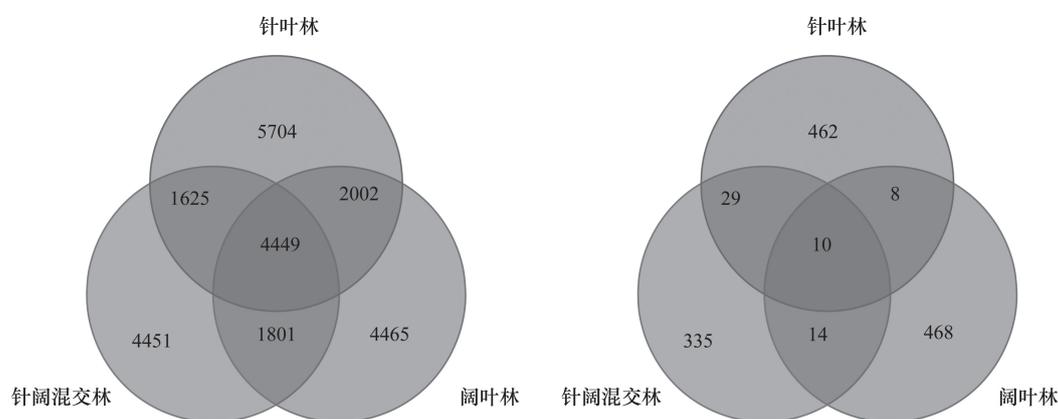


图1 三种次生林之间共有的细菌和真菌 OTU 的数量

Fig.1 Venn profile of OTU numbers of bacterial and fungal among three natural secondary forest sites

从图2可知,3种林型间土壤细菌丰富度指数(Chao1 index)和Shannon多样性指数(Shannon index)差异不显著,其高低排序均为ABB $>$ BAA $>$ AFF;真菌Shannon多样性指数在BAA和AFF间差异显著($P < 0.05$);丰富度指数未表现出显著性差异,排序均为BAA $>$ ABB $>$ AFF。方差分析显示,土壤微生物细菌Chao1和Shannon指数极均显著高于真菌($P < 0.01$)。

NMDS分析(图3)显示,BAA和AFF的细菌 β 多样性在二维空间上趋向于聚集在一起,并与ABB的细菌分离;真菌 β 多样性在不同林型下明显分离。ANOSIM分析进一步表明,不同林型间土壤细菌和真菌 β 多样性变化达到显著($P < 0.05$)和极显著变化($P < 0.01$),且真菌($P < 0.01$)对林型的响应大于细菌。

从门水平看,3种天然次生林土壤中,变形菌门(37.03%)、酸杆菌门(22.40%)、疣微菌门(10.59%)、拟杆

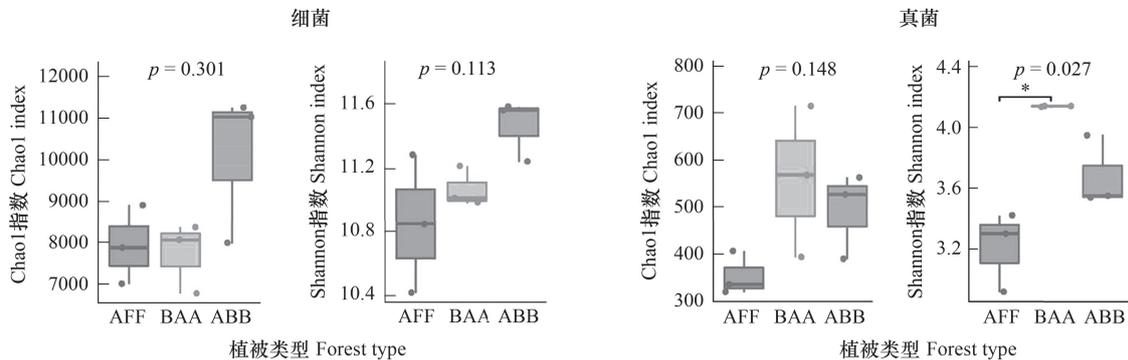


图2 三种天然次生林土壤微生物群落多样性

Fig.2 Diversity of soil microbial communities in three natural secondary forests

AFF: 岷江冷杉林 *Abies faxoniana* forest; BAA: 桦-槭-冷杉针阔混交林 *Betula platyphylla-Acer davidii-Abies faxoniana* mixed coniferous and broad-leaved forest; ABB: 槭-桦阔叶林 *Davidii-Betula platyphylla-B.albosinensis* broad-leaved forest

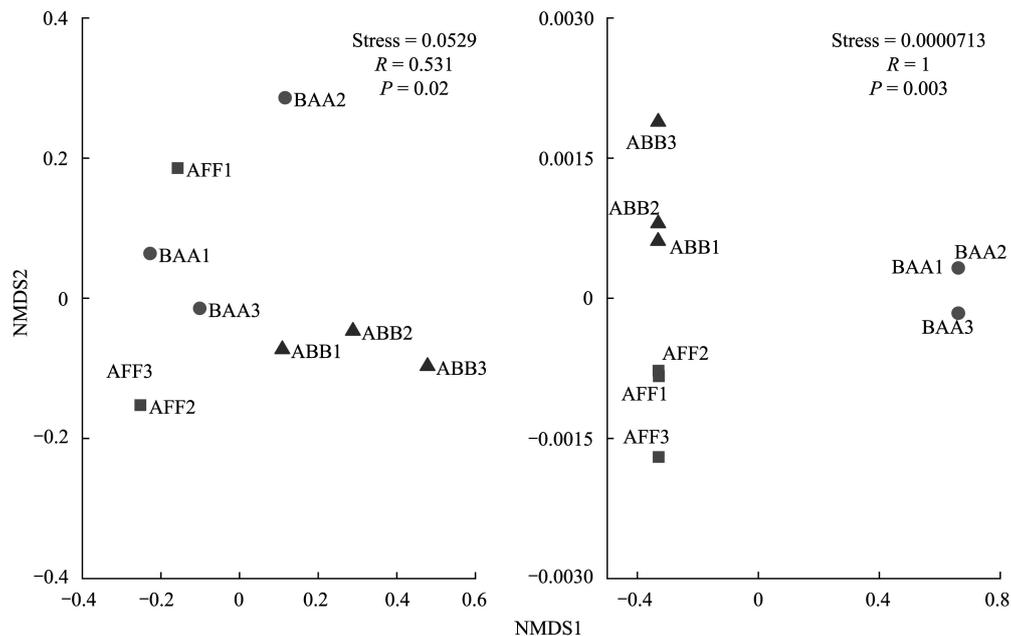


图3 三个天然次生林土壤细菌和真菌 OTU 数量的非度量多维标度分析(NMDS)

Fig.3 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of bacteria and fungi OTUs based on Bray-Curtis distances among three natural secondary forests

菌门(6.89%)、绿弯菌门(5.94%)为优势细菌菌群,相对丰度占比超过 82%,且变形菌门(40.49%)、酸杆菌门(24.31%)和疣微菌门(11.80%)相对丰度以 AFF 林分最高;方差分析显示,仅有变形菌、拟杆菌和浮霉菌 3 个门的相对丰度在不同林型中差异显著($P < 0.05$);子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、罗兹菌门(Rozellomycota)、Unclassified Phylum 和被孢霉门(Mortierellomycota)是主要的真菌菌群并在不同林型间发生显著或极显著变化,其中子囊菌门(59.47%)、担子菌门(26.28%)为优势门,占比超过 85%,与 AFF 相比,子囊菌在 BAA 和 ABB 中分别增加了 2.1 倍和 2.4 倍。属水平上(图 4),细菌群落结构在 ABB 和 BAA 中被聚为一类,说明以阔叶树种为优势种的林型中,土壤细菌群落结构表现出相似特征,其中 *Candidatus Udaecobacter* 为第一优势菌属其相对丰度在 AFF 中最高,*Candidatus Solibacter*、*Bradyrhizobium* 和 RB41 的相对丰度在不同林型间发生显著变化($P < 0.05$);真菌群落结构在 AFF 和 ABB 中被聚为一类,表明林型中针叶树种对真菌群

落结构影响度较大,担子菌门的红菇属 (*Russula*), 子囊菌门的 *Lachnum*、*Monilinia*、*Neonectria*、*Ilyonectria*、*Helicodendron*、*Symbiotaphrina* 和 *Geomyces* 不同林型下发生显著 ($P<0.05$) 或极显著 ($P<0.01$) 变化。

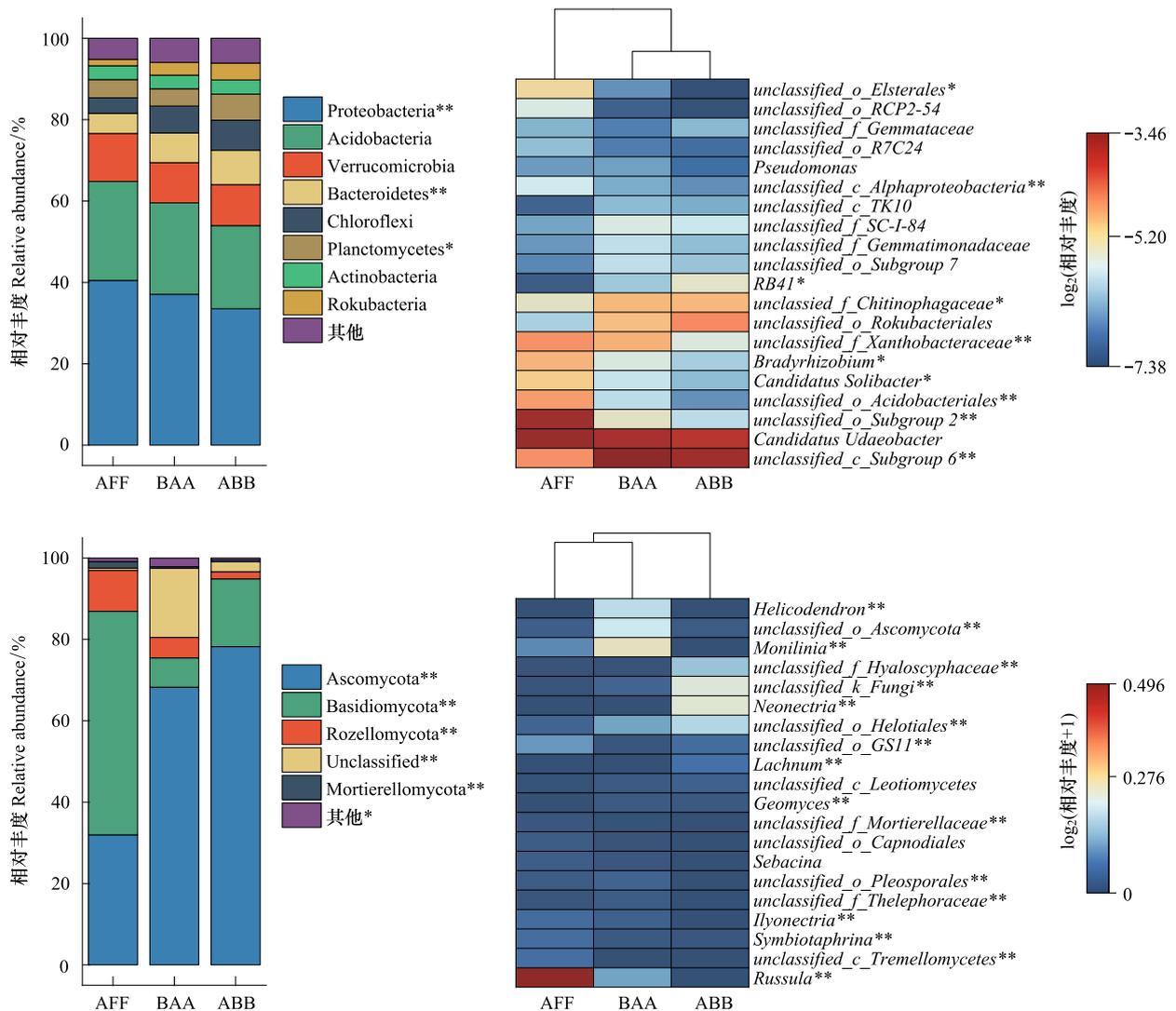


图4 三种天然次生林土壤细菌和真菌门和属水平上的相对丰度

Fig.4 Relative abundance of bacterial and fungal communities at the phylum and genus level from three natural secondary forests

Proteobacteria: 变形杆菌门; Acidobacteria: 酸杆菌门; Verrucomicrobia: 疣微菌门; Bacteroidetes: 拟杆菌门; Chloroflexi: 绿弯菌门; Planctomycetes: 浮霉菌门; Actinobacteria: 放线菌门; Rokubacteria 门; Ascomycota: 子囊菌门; Basidiomycota: 担子菌门; Mortierellomycota: 被孢霉门; Rozellomycota: 罗兹菌门

2.4 植被特征和土壤理化性质对微生物群落的影响

Pearson 相关性分析(图5)表明,细菌的 Shannon 指数(H_{Bacteria})与 pH 和 AP 显著正相关 ($P<0.05$);真菌的 Shannon 指数(H_{Fungi})与 CP、TCP、pH、CH、CD、CJ、QH、QD 和 QJ 显著正相关 ($P<0.05$),与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 极显著负相关 ($P<0.01$),真菌的 Chao1 指数(S_{Fungi})与 DBH 呈显著负相关关系 ($P<0.05$);细菌群落的 Chao1 指数 (S_{Bacteria})与物种多样性及土壤理化性质关系不显著 ($P>0.05$)。

为进一步了解天然次生林土壤理化因子、植被特征协同对土壤微生物群落组成是否产生显著性影响,采用 Mantel 检验(表3)发现,在门水平上,细菌群落组成主要受 TCP、pH、AP 和 QH 的显著影响 ($P<0.05$);真菌群落组成则主要受 CP、TCP、pH、TP、DBH、QH 和 QJ 的显著影响 ($P<0.05$)。草本层物种多样性对细菌和真菌

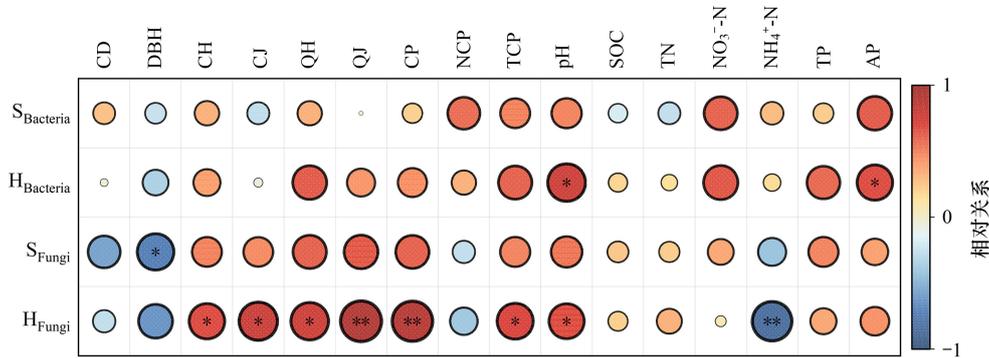


图 5 土壤微生物多样性与植被特征和土壤理化性质之间的 Pearson 相关系数

Fig.5 Pearson correlation coefficients between the soil microbial diversity, and vegetation properties and soil physicochemical properties

$H_{Bacteria}$: 土壤细菌 Shannon 指数 Bacterial Shannon index; $S_{Bacteria}$: 土壤细菌 Chao1 指数 Bacterial Chao1 index; H_{Fungi} : 土壤真菌 Shannon 指数 Fungal Shannon index; S_{Fungi} : 土壤真菌 Chao1 指数 Fungal Chao1 index CD: 冠幅 Crown diameter; DBH: 胸径 the diameter at breast height; CH: 草本层 Shannon 指数 Shannon index; CJ: 草本层均匀度指数 Pielou index QH: 乔木层 Shannon 指数 Shannon index; QJ: 乔木层均匀度指数 Pielou index CP: 毛管孔隙度 Capillary porosity; NCP: 非毛管孔隙度 Non capillary porosity; TCP: 总孔隙度 Total capillary porosity; SOC: 有机碳 Organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus content; NO_3^- -N: 硝态氮 Nitrate nitrogen; NH_4^+ -N: 铵态氮 Ammonium nitrogen; AP: 有效磷 Available phosphorus

群落组成未产生显著影响 ($P > 0.05$)。

表 3 门水平上土壤微生物群落结构和土壤理化性质及物种多样性的 Mantel 检验

Table 3 The Mantel test between the composition of soil microbial communities at phylum level and soil properties, plant species diversity

指标 Indicator	细菌门 Bacteria Phylum			真菌门 Fungi Phylum		
	<i>R</i>	<i>P</i>	调整 <i>P</i> 值 Adjusted <i>P</i> value	<i>r</i>	<i>P</i>	调整 <i>P</i> 值 Adjusted <i>P</i> value
CP	0.333	0.032	0.083	0.932	0.001	0.011
NCP	0.111	0.451	0.482	0.028	0.309	0.412
TCP	0.485	0.008	0.040	0.847	0.006	0.028
pH	0.728	0.001	0.021	0.900	0.001	0.014
SOC	0.233	0.191	0.345	-0.076	0.595	0.666
TN	0.117	0.325	0.432	-0.050	0.550	0.642
NO_3^- -N	0.428	0.021	0.074	0.140	0.137	0.256
NH_4^+ -N	-0.179	0.823	0.823	0.341	0.056	0.157
TP	0.530	0.013	0.056	0.412	0.009	0.042
AP	0.532	0.006	0.034	0.606	0.018	0.072
CD	-0.2069	0.853	0.853	0.046	0.297	0.412
DBH	0.2122	0.141	0.326	0.716	0.008	0.032
QH	0.543	0.003	0.021	0.969	0.001	0.014
QJ	0.356	0.032	0.090	0.662	0.004	0.028
CH	0.057	0.354	0.432	0.138	0.203	0.334
CJ	0.042	0.370	0.432	0.384	0.039	0.137

土壤理化性质和物种多样性基于 Euclidean 距离计算,微生物群落结构基于 Bray-curtis 距离计算

RDA 分析结果(图 6)显示,门水平上,土壤理化性质和植物特性分别对细菌群落物种数量的影响程度累计解释量为 67.18%和 83.56%,pH 和 QH(乔木层 Shannon 多样性指数)对细菌群落组成影响显著,其中 pH 与拟杆菌门和放线菌门显著正相关,QH 与拟杆菌门显著正相关;真菌群落物种数量主要受到 pH、TN、TP 和 QH 的显著影响(图 6),RDA 前 2 轴分别累计解释量为 99.04%和 98.67%,其中 pH、TN、TP 和 QH 与子囊菌门

与呈正相关关系,与担子菌门、被孢霉门、罗兹菌门和 Mortierellomycota 呈负相关关系。

3 讨论和结论

3.1 微生物多样性对林型的响应

森林土壤微生物生命活动的养分和能量主要来源于土壤有机质,而有机质中的溶解性有机碳含量对细菌代谢影响程度表现各异^[35],主要源于土壤孔隙结构会改变水分和气体流动速率而引起菌群生物膜结构发生响应改变,影响到土壤微生物群落的多样性和稳定性^[36-37]。本研究中,AFF 表层土壤细菌 Chao1 指数和 Shannon 多样性指数及真菌 Chao1 指数最低,但与其它两种林型差异不显著,与已有研究结果相悖^[27],这与不同林型间土壤 SOC、TN 含量差异不显著(表 2)而对土壤细菌群落结构多样性未产生显著影响有关,有研究亦证实^[38-39]。亦发现,BAA 的真菌群落结构的 Shannon 多样性指数最高且与 AFF 差异显著,一方面,说明林型间物种组成差异可能是影响真菌群落物种多样性的原因之一;另一方面,说明增加土壤总孔隙度可以增强土壤微生物活性,进而刺激土壤真菌生长繁殖,提高其多样性指数(表 2 和图 2)。

门水平上,3 种天然次生林土壤细菌群落结构中的优势菌群主要为变形杆菌门、酸杆菌门、疣微菌门、拟杆菌门和绿弯菌门。本研究发现,AFF 土壤中的变形菌门(40.49%, $P<0.05$)和酸杆菌门(24.31%, $P>0.05$)相对丰度最高,与该林区不同演替阶段植被类型的研究结果相悖^[27],主要源于立体条件以及演替时间的差异,究其原因:1) 变形菌和酸杆菌门不同亚群对土壤环境因子及地上植被响应迥异;2) 变形杆菌和酸杆菌门喜欢在酸性土壤环境繁殖生长^[40];3) 变形杆菌门通常优先分解利用土壤不稳定碳氮素,酸杆菌门可降解植物残体纤维素,最终导致在 AFF 中相对丰度最高。本研究亦发现,3 种林型的拟杆菌门和浮霉菌门差异显著,表现为 AFF 的拟杆菌门和浮霉菌门相对丰度显著低于 BAA 和 ABB,说明针叶林中土壤环境不适宜拟杆菌和浮霉菌的繁殖生长。

属水平上,疣微菌门的 *Candidatus Udaeobacter* 属于最丰富的细菌菌群,具有生产抗生素的高能力,宜于在酸性(pH 值 4.7—5.2)土壤环境繁殖生长^[41],能够有效地竞争土壤中的空间和养分(如碳和氮)^[42],导致该属在 3 种林型中扮演着优势菌属角色,且在 AFF 中相对丰度最高。变形杆菌门的 *Bradyrhizobium* 具有固氮功能^[43],同时亦和酸杆菌门的 *Candidatus Solibacter* 具有反硝化作用^[44],协同抑制 AFF 中的硝化作用,从而促进 AFF 中 NO_3^- 向 NH_4^+ 的转化,导致 ABB 中的土壤 TN 和 NO_3^- 含量高而 NH_4^+-N 含量相对较低。此外,酸杆菌门的 RB41 在利用土壤碳方面比其他细菌的效率更高,在增加碳源和氮源的土壤中,RB41 可以巩固其对养分的控制便于吞噬更多养分而得到快速生长^[45],使其在阔叶林中处于优势地位。

3 种林型中的担子菌门和子囊菌门差异显著且为优势菌门,并发现在 AFF 中以担子菌门为主而 ABB 中则以子囊菌门为主,且子囊菌门的 *Lachnum*、*Monilinia*、*Neonectria*、*Ilyonectria*、*Helicodendron*、*Symbiotaphrina* 和 *Geomyces* 在 ABB 和 BAA 中的相对丰度显著高于 AFF,源于子囊菌主要降解纤维素而非木质素,而担子菌通过合成降解复杂聚合物的酶以分解惰性有机碳^[46-47],说明在 BAA 和 ABB 中 TN 含量较 AFF 高的背景下(表 2),子囊菌群和担子菌群相对丰度显著变化,这与已有研究结果类似^[47-48]。属水平上,担子菌门中的红菇属在 AFF 林型中最高,一方面由于红菇属可与针叶树种形成外生菌根,增加分解有机物质能力^[49],另一方面土壤 AP 和 SOC 对红菇属具有负向作用^[50-51],促使其分解利用顽固性有机碳作为能源。

3.2 影响微生物群落构成的主要因素

一般情况,植被物种多样性会引起凋落物数量和质量变化,导致土壤物理属性、养分含量、根系分泌物发生变化而直接或间接地影响土壤微生物群落结构发生相应变化^[1, 12, 48],乔木的胸径和冠幅(DBH)可作为预测植物地上部生物量的重要指标^[52],植物生物量在微生物演替过程中起关键作用,从而影响微生物群落构成^[53]。另一方面,冠幅通过影响水分、光照和温度状况,从而影响植物群落的种间竞争和土壤养分条件,随着冠幅的增大,植物种间竞争增强,从而降低植物多样性^[54],表现为冠幅(CD)与植物多样性指数负相关(图 6)。此外,植物密度、凋落物数量和质量可能会抑制某些真菌的生长^[55],这和本研究结果相相似(图 3)。

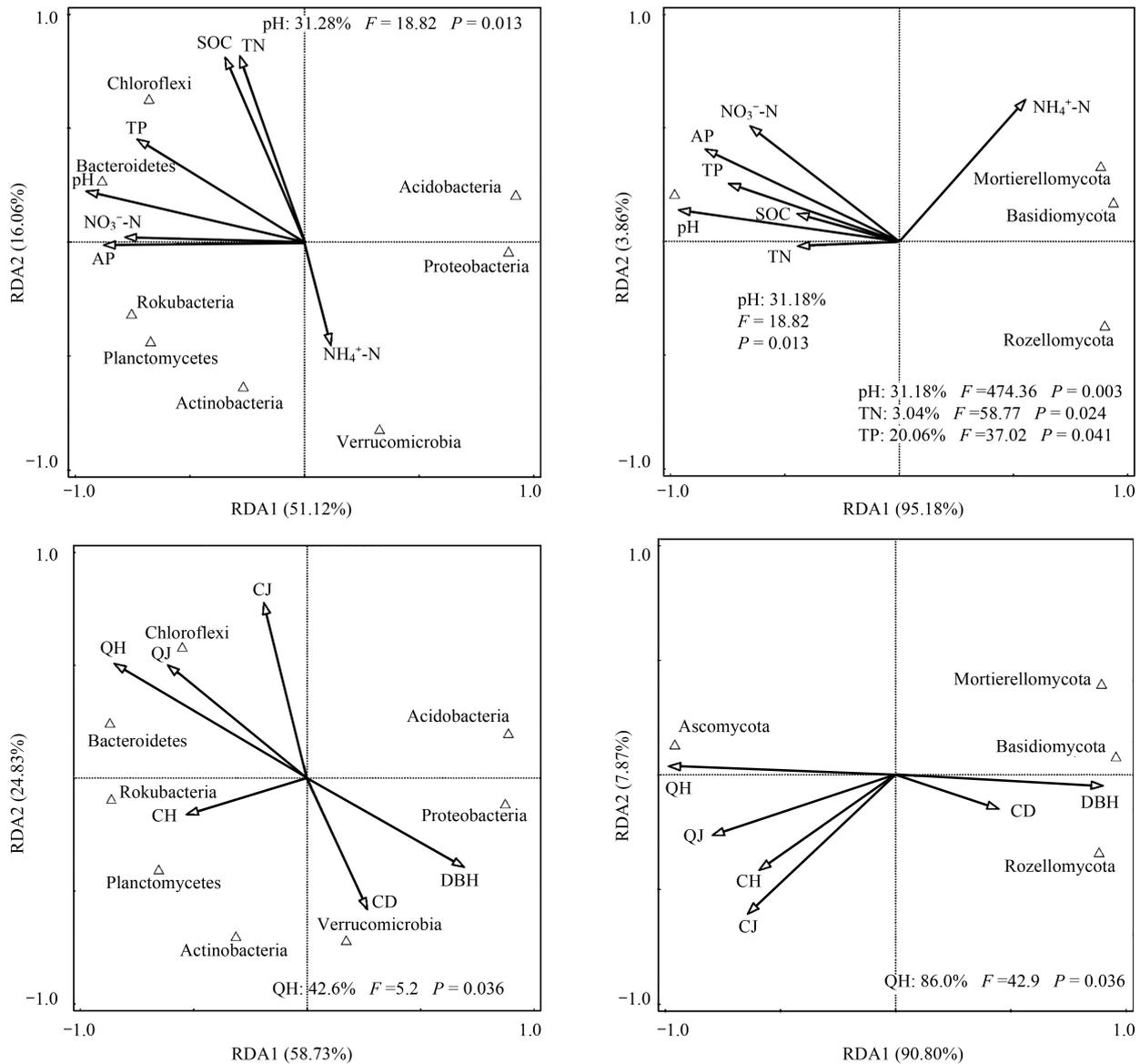


图 6 不同林型土壤理化性质和植物特性与门水平土壤微生物细菌和真菌群落的冗余分析

Fig.6 Redundancy analysis (RDA) of soil microbial community and soil physicochemical parameters and plant species diversity among three natural secondary forests, including bacterial and fungal phylum-level taxonomy

本研究发现,乔木层 Shannon 多样性指数是影响细菌和真菌群落相对丰度的关键因素(图 6),与 Pei 等^[56]和 Wen 等^[57]分别发现真菌和细菌的影响因素结果相似,说明乔木层物种通过改变地上地下生物量、根际代谢产物以及凋落物的 C/N,促进 SOC 积累为微生物提供更多的碳源^[58-59]。此外,在细微尺度下地上植物凋落物的输入和根际沉积,导致细菌和真菌的捕食者自上而下调控土壤微生物的群落结构,使物种多样性成为土壤微生物多样性的次要驱动因素^[60]。如要明晰具体调控土壤细菌和真菌群落结构的驱动机制,需要进一步对其根际微生物群落及其功能基因的探究。

土壤 pH 显著影响到微生物菌群种类多样性,其原因在于:一方面,土壤 pH 值影响到土壤养分有效性含量、微生物分解代谢及其生物量活性^[61-62];另一方面,针叶树种地表凋落物分解过程中产生有机酸等酸性物质以及共生固氮菌通过影响其活性氮含量,以降低土壤 pH 值^[63],进而影响到土壤细菌和真菌群落结构。本亦研究发现,土壤养分含量对细菌未产生显著影响,但 3 种林型间的变形杆菌门、拟杆菌门和浮霉菌门表现出

显著性差异,源于土壤酸碱度的显著影响而削弱了土壤养分的影响度。土壤 TN 和 TP 含量是影响真菌群落构成的关键因子(图 7),一方面,TN 含量高的土壤基质在初始阶段可被微生物快速分解,积累大量的微生物产物,为真菌提供了充足的养分^[64],促进了真菌群落相对丰度的提升,尤其对子囊菌门相对丰度的增加效果最为显著^[64];另一方面,磷素限制背景下,真菌通过分泌有机酸、水解酶和氧化外酶以促进氮素和磷素分解,以增强菌根主要菌群对磷素资源获取,促进了菌根繁殖生长^[65]而引起磷素有效成分出现降低趋势(表 1),表现出 AFF 土壤真菌主要优势菌群相对丰度高于其他两种林型。综上,林型间土壤微生物的群落结构及多样性变化是一个多因素协同作用的综合结果,如需深入了解土壤微生物群落的响应机制,需要在不同时空尺度上探究影响微生物群落结构的生物或非生物因素,进一步揭示地上植物—根系—土壤—微生物的交互作用。

本研究表明,土壤细菌和真菌群落多样性在 AFF 中呈现出最低趋势;土壤微生物群落结构组成变化主要受控于 pH、TN、TP 和 QH 的显著影响。尽管 QH 引起针阔混交林中真菌群落多样性的显著增加,但因土壤有效养分含量显著降低而导致该林型中细菌多样性低于阔叶林,说明提高养分含量可以缓解物种多样性降低对细菌多样性的抑制作用。因此,对该区域天然次生林的营林管护可以通过提高土壤养分或进行林分结构抚育,以达到精准提升天然次生林森林质量。

参考文献 (References):

- [1] Paul E A. The nature and dynamics of soil organic matter: plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 98: 109-126.
- [2] Kuypers M M M, Marchant H K, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(5): 263-276.
- [3] Lladó S, López-Mondéjar R, Baldrian P. Forest soil bacteria: diversity, involvement in ecosystem processes, and response to global change. *Microbiology and Molecular Biology Reviews: MMBR*, 2017, 81(2): e00063-e00016.
- [4] Glassman S I, Weihe C, Li J H, Albright M B N, Looby C I, Martiny A C, Treseder K K, Allison S D, Martiny J B H. Decomposition responses to climate depend on microbial community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(47): 11994-11999.
- [5] Blaško R, Holm Bach L, Yarwood S A, Trumbore S E, Högberg P, Högberg M N. Shifts in soil microbial community structure, nitrogen cycling and the concomitant declining N availability in ageing primary boreal forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 91: 200-211.
- [6] Wu J Q, Wei Z M, Zhu Z C, Zhao Y, Jia L M, Lv P. Humus formation driven by ammonia-oxidizing bacteria during mixed materials composting. *Bioresource Technology*, 2020, 311: 123500.
- [7] Xie B, Chen Y H, Cheng C G, Ma R P, Zhao D Y, Li Z, Li Y Q, An X H, Yang X Z. Long-term soil management practices influence the rhizosphere microbial community structure and bacterial function of hilly apple orchard soil. *Applied Soil Ecology*, 2022, 180: 104627.
- [8] Rieke E L, Cappellazzi S B, Cope M, Liptzin D, Mac Bean G, Greub K L H, Norris C E, Tracy P W, Aberle E, Ashworth A, Bauelos Tavarez O, Bary A I, Baumhardt R L, Borbón Gracia A, Brainard D C, Brennan J R, Briones Reyes D, Bruhjell D, Carlyle C N, Crawford J J W, Creech C F, Culman S W, Deen B, Dell C J, Derner J D, Ducey T F, Duiker S W, Dyck M F, Ellert B H, Espinosa Solorio A, Fonte S J, Fonteyne S, Fortuna A-M, Foster J L, Fultz L M, Gamble A V, Geddes C M, Griffin-LaHue D, Grove J H, Hamilton S K, Hao X, Hayden Z D, Honsdorf N, Howe J A, Ippolito J A, Johnson G A, Kautz M A, Kitchen N R, Kumar S, Kurtz K S M, Larney F J, Lewis K L, Liebman M, Lopez Ramirez A, Machado S, Maharjan B, Martinez Gamio M A, May W E, McClaran M P, McDaniel M D, Millar N, Mitchell J P, Moore A D, Moore P A, Mora Gutiérrez M, Nelson K A, Omondi E C, Osborne S L, Osorio Alcalá L, Owens P, Pena-Yewtukhiw E M, Poffenbarger H J, Ponce Lira B, Reeve J R, Reinbott T M, Reiter M S, Ritchey E L, Roozeboom K L, Rui Y, Sadeghpour A, Sainju U M, Sanford G R, Schillinger W F, Schindelbeck R R, Schipanski M E, Schlegel A J, Scow K M, Sherrod L A, Shober A L, Sidhu S S, Solís Moya E, St Luce M, Strock J S, Suyker A E, Sykes V R, Tao H, Trujillo Campos A, Van Eerd L L, Verhulst N, Vyn T J, Wang Y, Watts D B, William B B, Wright D L, Zhang T, Morgan C L S, Honeycutt C W. Linking soil microbial community structure to potential carbon mineralization: A continental scale assessment of reduced tillage. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 168: 108618.
- [9] van der Heijden M G, Bruin S D, Luckerhoff L, van Logtestijn R S, Schlaeppi K. A widespread plant-fungal-bacterial symbiosis promotes plant biodiversity, plant nutrition and seedling recruitment. *The ISME Journal*, 2016, 10(2): 389-399.
- [10] Lladó S, López-Mondéjar R, Baldrian P. Drivers of microbial community structure in forest soils. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2018, 102(10): 4331-4338.
- [11] Paredes S H, Lebeis S. Giving back to the community: microbial mechanisms of plant - soil interactions. *Functional Ecology*, 2016
- [12] Santonja M, Foucault Q, Rancon A, Gauquelin T, Fernandez C, Baldy V, Mirleau P. Contrasting responses of bacterial and fungal communities to plant litter diversity in a Mediterranean oak forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 27-36.
- [13] Ma X C, Geng Q H, Zhang H G, Bian C Y, Chen H Y H, Jiang D L, Xu X. Global negative effects of nutrient enrichment on arbuscular

- mycorrhizal fungi, plant diversity and ecosystem multifunctionality. *The New Phytologist*, 2021, 229(5): 2957-2969.
- [14] Zhou X Q, Guo Z Y, Chen C R, Jia Z J. Soil microbial community structure and diversity are largely influenced by soil pH and nutrient quality in 78-year-old tree plantations. *Biogeosciences*, 2017, 14(8): 2101-2111.
- [15] Li H, Ye D D, Wang X G, Settles M L, Wang J, Hao Z Q, Zhou L S, Dong P, Jiang Y, Ma Z S. Soil bacterial communities of different natural forest types in Northeast China. *Plant and Soil*, 2014, 383(1/2): 203-216.
- [16] Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 22.
- [17] Xu M P, Wang J Y, Zhu Y F, Han X H, Ren C J, Yang G H. Plant biomass and soil nutrients mainly explain the variation of soil microbial communities during secondary succession on the loess plateau. *Microbial Ecology*, 2022, 83(1): 114-126.
- [18] Qiang W, He L L, Zhang Y, Liu B, Liu Y, Liu Q H, Pang X Y. Aboveground vegetation and soil physicochemical properties jointly drive the shift of soil microbial community during subalpine secondary succession in southwest China. *CATENA*, 2021, 202: 105251.
- [19] Li Y B, Bezemer T M, Yang J J, Lü X, Li X Y, Liang W J, Han X G, Li Q. Changes in litter quality induced by N deposition alter soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 130: 33-42.
- [20] 汪璇, 邓丽梅, 刘刚才, 陆传豪, 董先勇, 朱万泽. 川西亚高山区域的水源涵养功能变化趋势. *水土保持通报*, 2022, 42(1): 303-307, 316.
- [21] 邓仁菊, 杨万勤, 张健, 胡建利, 冯瑞芳, 简毅, 林静. 川西亚高山森林土壤有机层碳、氮、磷储量特征. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(4): 492-496.
- [22] 刘义, 陈劲松, 刘庆, 吴彦. 川西亚高山针叶林不同恢复阶段土壤的硝化和反硝化作用. *植物生态学报*, 2006, 30(1): 90-96.
- [23] 张远东, 赵常明, 刘世荣. 川西亚高山人工云杉林和自然恢复演替系列的林地水文效应. *自然资源学报*, 2004, 19(6): 761-768.
- [24] 陈璐璐, 冯秋红, 孙建新. 川西亚高山岷江冷杉外生菌根形态随海拔梯度的分化. *应用生态学报*, 2020, 31(9): 2911-2922.
- [25] 梁儒彪, 梁进, 乔明锋, 徐振锋, 刘庆, 尹华军. 模拟根系分泌物 C: N 化学计量特征对川西亚高山森林土壤碳动态和微生物群落结构的影响. *植物生态学报*, 2015, 39(5): 466-476.
- [26] 罗达, 刘顺, 史作民, 冯秋红, 刘千里, 张利, 黄泉, 何建社. 川西亚高山不同林龄云杉人工林土壤微生物群落结构. *应用生态学报*, 2017, 28(2): 519-527.
- [27] Cao J X, Pan H, Chen Z, Shang H. Bacterial, fungal, and archaeal community assembly patterns and their determining factors across three subalpine stands at different stages of natural restoration after clear-cutting. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, 20(7): 2794-2803.
- [28] 罗林, 黄艳, 梁进, 汪恩涛, 胡君, 贺合亮, 赵春章. 西南亚高山针叶林主要树种互作及增温对根区土壤微生物群落的影响. *植物生态学报*, 2020, 44(8): 875-884.
- [29] 胡宗达, 刘世荣, 刘兴良, 罗明霞, 胡璟, 李亚非, 余昊, 欧定华, 吴德勇. 川西亚高山 3 种天然次生林土壤有机碳氮组分特征. *林业科学*, 2020, 56(11): 1-11.
- [30] Magoč T, Salzberg S L. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics: Oxford, England*, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [31] Anderson M J, Crist T O, Chase J M, Vellend M, Inouye B D, Freestone A L, Sanders N J, Cornell H V, Comita L S, Davies K F, Harrison S P, Kraft N J B, Stegen J C, Swenson N G. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 2011, 14(1): 19-28.
- [32] Edgar R C, Haas B J, Clemente J C, Quince C, Knight R. UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics*, 2011, 27(16): 2194-2200.
- [33] Edgar R C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*, 2010, 26(19): 2460-2461.
- [34] Michael E. Schomaker S J Z, William A. Bechtold, David J. Latelle, William G. Burkman, and Susan M. Cox. *Crown-Condition Classification: A Guide to Data Collection and Analysis*. Gen. Tech. Rep. SRS-102. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, 2007: 78P.
- [35] Ren C J, Wang T, Xu Y D, Deng J, Zhao F Z, Yang G H, Han X H, Feng Y Z, Ren G X. Differential soil microbial community responses to the linkage of soil organic carbon fractions with respiration across land-use changes. *Forest Ecology and Management*, 2018, 409: 170-178.
- [36] Xia Q, Rufty T, Shi W. Soil microbial diversity and composition: links to soil texture and associated properties. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 149: 107953.
- [37] 黄龙, 包维楷, 李芳兰, 胡慧. 土壤结构和植被对土壤微生物群落的影响. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(6): 1725-1731.
- [38] Ding X X, Liu G L, Fu S L, Chen H Y H. Tree species composition and nutrient availability affect soil microbial diversity and composition across forest types in subtropical China. *CATENA*, 2021, 201: 105224.
- [39] Lu J Z, Scheu S. Response of soil microbial communities to mixed beech-conifer forests varies with site conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 155: 108155.
- [40] Zhang W W, Lu Z T, Yang K, Zhu J J. Impacts of conversion from secondary forests to larch plantations on the structure and function of microbial communities. *Applied Soil Ecology*, 2017, 111: 73-83.
- [41] Kadnikov V V, Mardanov A V, Beletsky A V, Grigoriev M A, Karnachuk O V, Ravin N V. Thermophilic chloroflexi dominate in the microbial community associated with coal-fire gas vents in the Kuznetsk coal basin, Russia. *Microorganisms*, 2021, 9(5): 948.

- [42] Willms I M, Rudolph A Y, Göschel I, Bolz S H, Schneider D, Penone C, Poehlein A, Schöning I, Nacke H. Globally abundant “Candidatus udaeobacter” benefits from release of antibiotics in soil and potentially performs trace gas scavenging. *mSphere*, 2020, 5(4): e00186-00120.
- [43] Gyaneshwar P, Hirsch A M, Moulin L, Chen W M, Elliott G N, Bontemps C, Estrada-de Los Santos P, Gross E, Dos Reis F B, Sprent J I, Young J P W, James E K. Legume-nodulating betaproteobacteria: diversity, host range, and future prospects. *Molecular Plant-Microbe Interactions: MPMI*, 2011, 24(11): 1276-1288.
- [44] Wu L S, Nie Y Y, Yang Z R, Zhang J. Responses of soil inhabiting nitrogen-cycling microbial communities to wetland degradation on the Zoige Plateau, China. *Journal of Mountain Science*, 2016, 13(12): 2192-2204.
- [45] Stone B W, Li J H, Koch B J, Blazewicz S J, Dijkstra P, Hayer M, Hofmockel K S, Liu X J A, Mau R L, Morrissey E M, Pett-Ridge J, Schwartz E, Hungate B A. Nutrients cause consolidation of soil carbon flux to small proportion of bacterial community. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 3381.
- [46] Guerriero G, Hausman J F, Strauss J, Ertan H, Siddiqui K S. Deconstructing plant biomass: focus on fungal and extremophilic cell wall hydrolases. *Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology*, 2015, 234: 180-193.
- [47] Cairney J W G. Basidiomycete mycelia in forest soils: dimensions, dynamics and roles in nutrient distribution. *Mycological Research*, 2005, 109(1): 7-20.
- [48] Zhang N L, Li Y N, Wubet T, Bruelheide H, Liang Y, Purahong W, Buscot F, Ma K P. Tree species richness and fungi in freshly fallen leaf litter: unique patterns of fungal species composition and their implications for enzymatic decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127: 120-126.
- [49] Shah F, Nicolós C, Bentzer J, Ellström M, Smits M, Rineau F, Canbäck B, Floudas D, Carleer R, Lackner G, Braesel J, Hoffmeister D, Henrissat B, Ahrén D, Johansson T, Hibbett D S, Martin F, Persson P, Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi decompose soil organic matter using oxidative mechanisms adapted from saprotrophic ancestors. *New Phytologist*, 2016, 209(4): 1705-1719.
- [50] 李敏, 高秀宏. 大青山白桦根围外生菌根真菌群落结构及其驱动因素. *生态学杂志*, 2021, 40(5): 1244-1252.
- [51] He F, Yang B S, Wang H, Yan Q L, Cao Y N, He X H. Changes in composition and diversity of fungal communities along *Quercus mongolica* forests developments in Northeast China. *Applied Soil Ecology*, 2016, 100: 162-171.
- [52] Beedy T L, Chanyenga T F, Akinnifesi F K, Sileshi G W, Nyoka B I, Gebrekirstos A. Allometric equations for estimating above-ground biomass and carbon stock in *Faidherbia albida* under contrasting management in Malawi. *Agroforestry Systems*, 2016, 90(6): 1061-1076.
- [53] Xu M P, Lu X Q, Xu Y D, Zhong Z K, Zhang W, Ren C J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z. Dynamics of bacterial community in litter and soil along a chronosequence of *Robinia pseudoacacia* plantations. *The Science of the Total Environment*, 2020, 703: 135613.
- [54] Liu J L, Yang Z L, Dang P, Zhu H L, Gao Y, Ha V N, Zhao Z. Response of soil microbial community dynamics to *Robinia pseudoacacia* L. afforestation in the loess plateau: a chronosequence approach. *Plant and Soil*, 2018, 423(1/2): 327-338.
- [55] Uibopuu A, Moora M, Öpik M, Zobel M. Temperate forest understorey species performance is altered by local arbuscular mycorrhizal fungal communities from stands of different successional stages. *Plant and Soil*, 2012, 356(1/2): 331-339.
- [56] Pei Z Q, Leppert K N, Eichenberg D, Bruelheide H, Niklaus P A, Buscot F, Gutknecht J L M. Leaf litter diversity alters microbial activity, microbial abundances, and nutrient cycling in a subtropical forest ecosystem. *Biogeochemistry*, 2017, 134(1/2): 163-181.
- [57] Wen Z, Zheng H, Zhao H, Xie S L, Liu L, Ouyang Z Y. Land-use intensity indirectly affects soil multifunctionality via a cascade effect of plant diversity on soil bacterial diversity. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01061.
- [58] Li Y, Liu X J, Xu W B, Bongers F J, Bao W K, Chen B, Chen G K, Guo K, Lai J S, Lin D M, Mi X C, Tian X J, Wang X H, Yan J H, Yang B, Zheng Y R, Ma K P. Effects of diversity, climate and litter on soil organic carbon storage in subtropical forests. *Forest Ecology and Management*, 2020, 476: 118479.
- [59] Zhou G Y, Xu S, Ciais P, Manzoni S, Fang J Y, Yu G R, Tang X L, Zhou P, Wang W T, Yan J H, Wang G X, Ma K P, Li S G, Du S, Han S J, Ma Y X, Zhang D Q, Liu J X, Liu S Z, Chu G W, Zhang Q M, Li Y L, Huang W J, Ren H, Lu X K, Chen X Z. Climate and litter C/N ratio constrain soil organic carbon accumulation. *National Science Review*, 2019, 6(4): 746-757.
- [60] Thakur M P, Geisen S. Trophic regulations of the soil microbiome. *Trends in Microbiology*, 2019, 27(9): 771-780.
- [61] Sui X, Zeng X N, Li M S, Weng X H, Frey B, Yang L B, Li M H. Influence of different vegetation types on soil physicochemical parameters and fungal communities. *Microorganisms*, 2022, 10(4): 829.
- [62] Stark S, Eskelinen A, Männistö M K. Regulation of microbial community composition and activity by soil nutrient availability, soil pH, and herbivory in the tundra. *Ecosystems*, 2012, 15(1): 18-33.
- [63] 杨欢, 尹春英, 唐波, 郑东辉, 赵春章, 李丹丹, 刘庆. 川西亚高山针叶林树种云杉和冷杉土壤酸碱性差异及其机制. *生态学报*, 2018, 38(14): 5017-5026.
- [64] Yang L B, Sui X, Wei D, Cui F X, Zhu D G, Ni H W. Fungal diversity in the brown coniferous forest soils of Daxing’anling Mountains, Northeast China. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao = the Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(10): 3411-3418.
- [65] Clausing S, Likunluna L E, Janz D, Feng H Y, Schneider D, Daniel R, Krüger J, Lang F, Polle A. Impact of nitrogen and phosphorus addition on resident soil and root mycobioses in beech forests. *Biology and Fertility of Soils*, 2021, 57(8): 1031-1052.