DOI: 10.20103/j.stxb.202307231575

林力涛,刘煜杰,王玉刚,张超,冯文婷.细菌群落主导沙漠公路防护林营造后的土壤功能变化.生态学报,2024,44(9):3612-3622. Lin L T, Liu Y J, Wang Y G, Zhang C, Feng W T. Bacterial communities rather than fungal communities driven soil functions after desert highway shelterbelts construction.Acta Ecologica Sinica,2024,44(9):3612-3622.

细菌群落主导沙漠公路防护林营造后的土壤功能变化

林力涛1,刘煜杰1,王玉刚2,3,张 超1, 冯文婷4,*

1 中国环境科学研究院生态文明理论研究中心,北京 100012

2 中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室,乌鲁木齐 830011

3 中国科学院新疆阜康荒漠生态系统国家野外科学观测研究站, 阜康 831505

4 北京林业大学草业与草原学院,北京 100083

摘要:防护林作为沙漠公路的安全保护屏障,其生长和应对胁迫所需的养分供给依赖于土壤微生物。以塔里木沙漠公路防护林和自然沙漠为研究系统,探究土壤细菌和真菌群落、两种生境共有和特有微生物物种变化对土壤物质循环功能的驱动作用。结果显示,土壤细菌和真菌物种丰富度(P<0.01, P<0.01)及群落组成(P<0.05, P<0.01)均受防护林营造的显著影响,细菌物种丰富度的响应增幅为77.5%,高于真菌22.1%。细菌群落是导致土壤酶活性升高的显著驱动因素,而非真菌群落或环境因子;细菌物种丰富度(rho=0.46, P<0.01)和群落组成(rho=0.68, P<0.01)与土壤酶之间呈显著偏 Mantel 相关。共有细菌相对丰度(rho=0.47, P<0.01)和特有细菌物种丰富度(rho=0.36, P<0.01)是驱动土壤酶活性改善的关键因素,与土壤酶之间呈显著偏Mantel 相关。研究表明,沙漠公路防护林土壤细菌而非真菌主导微生物群落的响应,细菌群落通过改变本地物种丰度和新物种数量来调控土壤功能。

关键词:多样性;塔里木沙漠公路;防护林;细菌;真菌;土壤酶

Bacterial communities rather than fungal communities driven soil functions after desert highway shelterbelts construction

LIN Litao¹, LIU Yujie¹, WANG Yugang^{2,3}, ZHANG Chao¹, FENG Wenting^{4,*}

1 Center for Ecological Civilization Research, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

2 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

3 Fukang Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences, Fukang 831505, China

4 School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Shelterbelt forests act as a powerful barrier for the safety of the desert highways through preventing wind and fixing sand. In terms of the extremely dry and nutrient-deficient desert soils, the shelterbelt forests along the desert highway highly depend on soil microbes to provide the nutrients for plant growth. This study investigated the microbial communities and enzymatic activities ranging from 0 to 60 cm soil depths in the Tarim Desert Highway shelterbelt forests and the natural desert. Since bacteria and fungi have distinct resource use strategies, the investigation aimed to determine which microbial groups, bacteria or fungi, as well as the habitat-co-observed taxa in both forests and fungi in the shelterbelt forests had higher species richness compared to those in the deserts (P < 0.01 and P < 0.01, respectively). The community composition of the bacteria and fungi in the shelterbelt forests significantly varied from that in the adjacent natural desert

收稿日期:2023-07-23; 网络出版日期:2024-02-01

基金项目:国家自然科学基金项目(42077023,42371126);国家重点研发计划(2021YFE0114500)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: fengwenting@ bjfu.edu.cn

(P<0.05 and P<0.01, respectively). Bacteria exhibited a larger increase of 77.5% in terms of species richness compared to fungi's 22.1%, as well as a greater variation of 77% in terms of community composition compared to fungi's 17%. The soil enzymatic activities in the shelterbelt forests were significantly higher than those in the deserts (P<0.01). The increases in soil enzymatic activity in shelterbelt forests were driven by bacterial community, rather than environmental factors or the fungal community. The partial Mantel test demonstrated that there is a significant correlation between soil enzymatic activities and both the species richness and community composition of bacteria (rho = 0.46, P<0.01 and rho = 0.68, P<0.01, respectively). When other variables were controlled for, the abundance of habitat-co-observed bacteria and the species richness of habitat-specific bacteria (rho = 0.47, P<0.01 and rho = 0.36, P<0.01, respectively) were significantly correlated with soil enzymatic activities in the shelterbelt forests and deserts. This suggests that habitat-co-observed bacteria and habitat-specific bacteria play different roles in regulating soil enzymatic activities. The findings of this investigation indicate that soil bacteria prevail over soil fungi in reacting to the construction of the desert highway shelterbelt and that soil bacteria species.

Key Words: diversity; Tarim Desert Highway; shelterbelts; bacteria; fungi; soil enzyme

全世界沙漠公路建设长度超 5000 km^[1],防护林营造提升公路风沙抵御能力,是保障沙漠交通设施免受风沙灾害威胁的重要举措之一^[2]。沙漠生境条件严苛,防护林的健康与稳定依赖于人为灌溉和地下微生物驱动的物质循环。"塔里木沙漠公路防护林生态工程"建成于 2005 年,沙漠地下水年补给量 0.97—0.99 亿 m^{3[3]}能够基本覆盖防护林年灌溉抽取地下水约 0.18—0.21 亿 m^{3[4]}的需求。防护林土壤微生物能够降解植物凋落物、促进养分元素良性循环,部分微生物可与植物建立共生关系,提升防护林植物养分获取能力和对干旱的耐受能力^[5-6]。因此,探究防护林营造中土壤微生物群落演变规律及其对物质循环功能的驱动作用,将有助于沙漠微生物资源的发掘与应用。

微生物驱动的物质循环属于生态系统三大基本功能之一,细菌和真菌的细胞结构及环境资源利用策略不同^[7-8],二者对防护林营造的响应可能存在差异。有研究显示,防护林营造增加细菌数量及其在微生物群落中占比,降低真菌数量占比^[9],但真菌数量而非细菌受土壤有机质变化的强烈影响^[6]。在腾格里沙漠研究中,随苔藓结皮等植被恢复真菌群落生物量增幅高于细菌^[10]。现有研究主要通过微生物数量、生物量和磷脂脂肪酸等研究防护林营造的影响^[6,9-10],尚缺乏从分类学角度明晰细菌和真菌群落对防护林营造响应敏感性及其对土壤功能的驱动机制。

防护林营造中碳源供应能力的改善会增大微生物群落的规模^[11],导致防护林和沙漠两种生境下共有物种和特有物种数量及组成的变化。共有物种可通过丰度变化影响土壤功能,本地微生物类群对凋落物分解具有主场竞争优势、降解速率显著高于其它微生物^[12]。特有物种能通过数量和组成变化影响土壤功能,Fan等指出微生物多样性而非群落组成是导致生态系统功能变化的主要影响因素^[13]。生态位理论认为物种对资源利用存在最适范围^[14-15],如高辐射沙漠生境中物种具有较强 DNA 修复机制^[16],防护林特有物种资源利用能力差异性会影响其参与的物质循环过程。因此,防护林营造中共有和特有物种的响应方式和变化来源存在差异,分别来源于本地物种库和非本地物种的迁入^[17],然而二者对土壤物质循环功能的驱动作用及贡献尚不清楚。

为此,本研究以塔里木沙漠公路防护林和沙漠作为系统,利用空间代替时间,测定土壤微生物群落结构及 土壤酶功能,拟回答:土壤细菌和真菌群落对防护林营造的响应敏感性及二者对物质循环功能的驱动作用,两 种生境共有和特有物种如何驱动土壤物质循环功能。基于细菌群落较高的生物量和高效的有机碳利用策 略^[18],假设细菌群落多样性和物种组成对防护林营造的响应敏感性高于真菌,假设细菌群落是土壤功能变化 的主要驱动者;基于物种资源利用生态位的差异性^[19],假设两种生境特有物种而非共有物种主导土壤物质循 环功能的变化。研究结果将为提升微生物资源在干旱区防护林营造中的应用提供决策依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于塔里木沙漠公路防护林带(40°35.82′N, 84°18.69′E),属典型干旱大陆性气候,年均气温 12.4℃,年降雨量不足50 mm,年均蒸发为3638.6 mm,年均日照时数2571.3 h,年均风速2.5 m/s。土壤以风成 沙性母质上发育而成的风沙土为主,有机质低于0.1%。地上植被极为稀少。2005年,塔里木沙漠公路防护 林带全面建成,林带内植物行株距分别为2 m 和1 m,林带全长436 km,林带宽72—78 m,总面积3128 hm²。 防护林树种主要为梭梭(*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge.)、柽柳(*Tamarix chinensis* Lour.)和沙拐 枣(*Calligonum mongolicum* Turcz)^[3]。

1.2 土壤取样

2017 年 10 月初,选择沙漠公路北段 10 号灌溉水井防护林,在林带内和自然沙漠内各设置 3 个间距 10 m 的重复,选择距离植株主干 0.5 m 处或自然沙漠内按 0—20、20—40 cm 和 40—60 cm 深度取样,取样量为 500 g,共得到 18 个土壤样品(图 1)。土壤样品过 2 mm 筛去除枯落物,一部分自然风干用于土壤理化性质测 定,一部分储存于-20℃冰箱保存用于测定土壤酶活性和微生物序列。

1.3 土壤理化性质和微生物功能测定

土壤电导率和 pH 使用 1:5 土水比(w/v)体系下测量,使用 pH 和电导率探头(Mettler Toledo FiveEasy Plus FE38, Greifensee, Switzerland)测定。土壤有机碳(SOC)通过 $K_2 Cr_2 O_7$ -FeSO₄氧化还原滴定法测定^[20]。土壤 全氮含量(STN)通过凯氏定氮仪(BUCHI K370, Flawil, Switzerland)测定。土壤全磷含量(STP)通过酸溶-钼 锑抗比色法测定^[21]。土壤可利用磷含量(SAP)使用采用碳酸氢钠萃取钼锑分光光度计法测定^[22]。

土壤物质循环功能通过测定四种土壤酶活性进行表征^[23],即β葡萄糖苷酶(β-1,4-glucosidase,BG)、纤 维素水解酶(cellobiosidase,CBH)、N-乙酰-β-氨基葡萄糖苷酶(N-acetyl-β-glucosaminidase,NAG)和碱性磷酸 酶(alkaline phosphatase,AKP)。测定方法为96孔微板-荧光技术:先将1.5g新鲜土壤与150 ml 50 mM Tris 缓冲液(pH=8.0)搅拌混合;取200 μL 混合土壤浆液转移到96孔微孔板,加入50 μL 酶标准荧光底物 (200 μM)混合,置于25℃黑暗孵育2.5h;通过微孔板读取器(Biotek Synergy 2, Winooski, VT, USA)测量样 品在360 nm和460 nm 波段的荧光强度,比对标准曲线并确定样品酶活性。

1.4 微生物测序

使用 PowerSoil DNA Kit 提取盒(Qiagen, Carlsbad, CA, USA)提取土壤 DNA,通过 NanoDrop 核酸蛋白检测仪(Thermo Fisher Scientific, USA)检测 DNA 浓度和质量。以稀释后 DNA 提取液为模版,合成带有 Barcode 的引物对细菌 16 rRNA 基因 V4 区和真菌 ITS1 区进行扩增,细菌引物为 515F(5'-GTGCCAGCMGCCGCG GTAA-3')/806R(5'-GGAACTACHVGGGTWTCTAAT-3')^[24],真菌引物为 ITS5(5'-GGAAGTAAAAGTCGTA ACAAGG-3')/ITS2(5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')^[25]。PCR 体系为:25 μ L Premix taq 聚合酶,1.0 μ L 的 每种引物(5 mmol/L),60 ng 模板 DNA 和,20 μ L 灭菌超纯水(double-distilled H₂O)补齐至 50 μ L。PCR 循环 参数:94 ℃下 5 min;在 94 ℃下持续 30 s,53℃(细菌)或 52℃(真菌)下持续 30 s,72℃下持续 30 s 的 30 个循 环;然后在 72℃下放置 10 min^[26]。扩增产物使用美格基因的 Hiseq 2500 平台 PE250 模式(Illumina, USA)测序。下机数据使用 Trimmomatic V0.33 和 FLASH V1.2.11 对样品测序序列进行质控和拼接,按 USEARCH 算法 97%序列相似性聚类形成 OTU 参考序列;使用 Greengenes 数据库和 UNITE 数据库匹配注释 OTU 物种信息;使用 vegan 包^[27]中的 *rarefy* 命令将样本抽平至最小样本量。细菌(http://www.ebi.ac.uk/ena/data/view/OW744067-OW763241)和真菌代表性行序列(http://www.ebi.ac.uk/ena/data/view/OU495976-OU501470)上

1.5 统计分析

本研究使用物种数量表示微生物多样性。以防护林营造和土壤深度为变量,通过 stats 包^[28] ANOVA 检

3615

验确定防护林和沙漠土壤理化性质、酶活性的差异性,确定细菌和真菌多样性对防护林营造响应的敏感性;通 过 vegan 包^[27]PERMANOVA 检验确定细菌和真菌群落物种组成对防护林营造的响应敏感性。将 SOC、pH、 STN、STP、SAP 作为变量,分别通过多元回归模型和 db-RDA 冗余分析^[27]确定微生物多样性和群落物种组成 对环境因子响应的敏感性。为比较细菌和真菌群落对土壤功能的驱动作用,将标准化后 SOC、pH、STN、STP、 SAP 取欧氏距离作为环境条件差异、物种丰富度差值作为多样性差异、将群落布氏距离作为群落物种组成差 异、将标准化后 BG、CBH、NAG 和 AKP 酶活性取欧氏距离作为土壤功能差异,通过 ecodist 包^[29] Mantel 和偏 Mantel 分析确定环境条件、土壤深度、细菌群落和真菌群落对土壤功能的影响。

共有物种和特有物种界定依据相对生境利用比例(Relative habitat use, RHU)^[30],将在防护林和沙漠土 壤共同出现的微生物物种(RHU=100%)定义为共有物种,仅在防护林或沙漠土壤出现微生物物种(RHU= 50%)定义为特有物种。依据经验,总结了共有和特有物种影响土壤功能的途径(表1),通过 Mantel 和偏 Mantel 分析确定微生物共有物种多样性、共有物种组成、特有物种多样性和特有物种群落组成对土壤功能的 影响。使用 Levins 指数法^[33]计算群落物种平均生态位宽度,确定共有物种、特有物种生存策略的变化。以上 所有数据分析均在 R-4.2.2 中运行。

$$B_{i} = \frac{1}{\sum_{j=1}^{r} (P_{ij})^{2}}$$

式中, B_i 为物种*i*的 Levins 生态位宽度指数,值越大生态位越宽;r为资源总数; P_{ij} 为物种*i*在第*j*资源下个体数占该种总个体数的比例。

Table 1 Processes and mechanisms for the impacts of afforestation on soil microbial functions						
来源	假说	调控机制	参考文献			
Process	Hypothesis	Mechanism	References			
共有物种丰度 Abundance of the habitat-co-observed species	主场优势假说	本地物种快速响应环境变化,优先占据有利资源,驱 动土壤功能的改善	[12]			
特有物种数量 Richness of the habitat-specific species	多样性假说	物种高迁入率,物种多样性升高提升整体群落多功能 性水平,改善土壤功能	[13, 31]			
特有物种组成 Composition of the habitat-specific species	生态位假说	不同物种占据生态位存在差异,物种存在最适资源范围,环境变化后,出现具有新生态位和功能的新物种, 驱动土壤功能的改变	[14, 32]			

表1 防护林营造驱动土壤微生物功能变化的方式

2 结果与分析

2.1 沙漠防护林和沙漠基本土壤性质

防护林和沙漠土壤性质沿主成分第一轴(PCA1)明显分开,土壤有机碳(SOC)、全氮(STN)和全磷(STP) 在 PCA1 轴具有较高载荷(图 1)。防护林 SOC、无机碳(SIC)、STP 和电导率值(EC)分别显著提升 81.16% (*P*<0.01)、3.12%(*P*<0.05)、7.31%(*P*<0.05)和 544.90%(*P*<0.01),STN 显著降低了 22.22%(*P*<0.01)(表 2), 表明 SOC 和 STP 增加是防护林土壤改善的重要体现。防护林土壤 β-葡萄糖苷酶(BG)、纤维素水解酶 (CBH)、N-乙酰-β-氨基葡萄糖苷酶(NAG)和碱性磷酸酶活性(AKP)均显著高于沙漠土壤(*P*<0.01),分别提 高 544.44%、33.33%、35.71%和 207.78%(表 2)。

2.2 沙漠防护林营造对沙漠土壤微生物群落结构的影响

通过对 18 个样本测序,共获得 34 细菌门的 3530 个细菌 OTUs 和 7 个真菌门的 1209 个真菌 OTUs。其中,1223 个细菌 OTUs、425 个真菌 OTUs 共同出现在防护林和沙漠土壤中,约 47.2% 细菌 OTUs 和 33.5% 真菌 OTUs 仅在防护林土壤中出现(图 2)。细菌优势门为变形菌门(Proteobacteria)、厚壁菌门(Firmicutes)、拟杆菌 门(Bacteroidetes)放线菌门(Actinobacteria)、浮霉菌门(Planctomycetes)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)和绿

弯菌门(Chloroflexi),分别占细菌群落数量的 43.1%、38.1%、13.3%、2.8%、0.5%、0.4%和 0.4%,γ-变形菌纲 (Gammaproteobacteria)、α-变形菌纲 (Alphaproteobacteria)和 β-变形菌纲(Betaproteobacteria)分别占细菌群落 数量 35.1%、6.3%和1.0%。防护林营造显著提高了细菌拟杆菌门、放线菌门和 α-变形菌纲的相对丰度(P< 0.05),降低了厚壁菌门、变形菌门、γ-变形菌纲的相对丰度(P<0.05)(图 2)。真菌子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、接合菌门(Zygomycota)和球囊霉门(Glomeromycota)相对丰度分别为 61.8%、6.3%、1.0%和 0.1%。真菌子囊菌门具有较好的逆性适应能力,防护林营造显著降低子囊菌门、担子菌门的相对丰 度(P<0.05),提升球囊霉门、接合菌门和未知菌门的相对丰度(P<0.05)(图 2),表明防护林土壤中存在较多的未知真菌资源有待发掘。



图 1 实验样点布设与土壤性质主成分分析

Fig.1 Design of the sampling points and principal component analysis of soil properties

SM: 土壤湿度 soil moisture; SOC: 土壤有机碳 soil organic carbon; SIC: 土壤无机碳 soil inorganic carbon; STN: 土壤全氮 soil total nitrogen; STP: 土壤全磷 soil total phosphorus; SAP: 土壤有效磷 soil available phosphorus; EC: 土壤电导率 electrical conductivity

表 2 防护林和沙漠土壤基本理化性质及酶活性

Table 2	Basic physiochemistry properties and	enzyme activity of shelte	rbelt and desert soil	
变量 Variables		沙漠 Desert	防护林 Forest	<i>P</i> 值
土壤理化性质	SOC/(g/kg)	0.69 ± 0.06 b	1.25±0.27 a	0.000
Soil physiochemistry properties	SIC/(g/kg)	$15.69 {\pm} 0.80 \ {\rm b}$	16.08±1.07 a	0.017
	STN/(g/kg)	0.18±0.03 a	$0.14{\pm}0.04~\mathrm{b}$	0.018
	STP/(g/kg)	$0.41{\pm}0.03~\mathrm{b}$	0.44 ± 0.01 a	0.017
	SAP/(mg/kg)	1.04±0.09	1.26±0.57	0.248
	pH	$8.59{\pm}0.07~\mathrm{b}$	8.62±0.40 a	0.783
	SM/(g/g)	$0.2\%\pm0.1\%$ b	3.2%±2.6% a	0.001
	EC/(ds/cm)	$0.49{\pm}0.14~\mathrm{b}$	3.16±1.78 a	0.000
土壤酶活性	$BG/(nmol g^{-1} h^{-1})$	$0.36{\pm}0.01~\mathrm{b}$	2.32±0.14 a	0.000
Enzymes	$CBH/(nmol g^{-1} h^{-1})$	$0.15{\pm}0.01~\mathrm{b}$	0.20±0.01 a	0.002
	NAG/(nmol $g^{-1} h^{-1}$)	$0.28{\pm}0.00~\mathrm{b}$	0.38±0.03 a	0.004
	AKP/(nmol $g^{-1} h^{-1}$)	$2.58 {\pm} 0.35$ b	7.94±1.03 a	0.000

SOC: 土壤有机碳 soil organic carbon; SIC: 土壤无机碳 soil inorganic carbon; STN: 土壤全氮 soil total nitrogen; STP: 土壤全磷 soil total phosphorus; SAP: 土壤有效磷 soil available phosphorus; EC: 土壤电导率 electrical conductivity; BG: β 葡萄糖苷酶 β-1, 4-glucosidase; CBH: 纤维 素水解酶 cellobiosidase; NAG: N-乙酰-β-氨基葡萄糖苷酶 N-acetyl-β-glucosaminidase; AKP: 碱性磷酸酶 alkaline phosphatase; 平均值±标准差 Mean±SD; 不同字母表示 0.05 水平显著差异







防护林营造显著提升土壤细菌群落的物种丰富度 77.5% (P<0.01),在 20—40 cm 层增幅最大 94.09% (图 3);防护林营造对真菌物种丰富度增加幅度 20.1%不及细菌群落,且在 20—40 和 40—60 cm 层未达到显 著水平(图 3)。SOC 增加是细菌(m=0.32, P<0.01)和真菌物种丰富度提升(m=0.16, P<0.05)的主要影响 因子(P<0.05),对细菌物种丰富度影响大于真菌(图 3)。防护林土壤细菌群落(R²=0.77, P<0.01)和真菌群 落物种组成(R²=0.19, P<0.01)与沙漠土壤均存在显著差异(图 4)。细菌群落变化受 SOC(P<0.01)和pH 的 显著影响(P<0.05),分别解释了 82.0 和 1.1%的群落变化;真菌群落物种组成变化主要受 SOC 的影响(P<0.01),解释了 47.5%的群落变化(图 4)。表明细菌群落多样样和物种组成对防护林营造的相应敏感性高于 真菌,且更易受到 SOC 的影响。

2.3 土壤微生物群落结构对土壤酶功能的影响

Mantel 检验显示, 土壤酶活性与细菌多样性(P<0.01)、群落组成(P<0.01)和环境条件(P<0.05)显著相关, 增加控制因子后, 仅与细菌多样性和群落组成呈显著偏 Mantel 相关(表 3), 表明细菌群落而非真菌群落或环境条件驱动土壤养分循环功能的变化。防护林营造显著缩小了细菌平均生态位宽度(图 5), 表明细菌偏好利用较窄范围的环境资源, 呈现出明显的生态位的分化。

通过区分防护林和沙漠土壤中共有物种和特有物种发现,共有物种丰度(rho=0.46, P=0.001)而非物种



图 3 防护林和沙漠中土壤微生物多样性沿剖面变化及其与土壤性质的相关性

Fig.3 Changes in microbial diversity along soil profile in the shelterbelt forests and deserts and their correlations with soil properties *, *P*<0.05; **, *P*<0.01; 不同字母代表 0.05 水平显著差异; 竖向误差棒和横向误差棒分别为标准差和 95% 置信区间





数量(*rho*=0.13, *P*=0.098)与土壤酶活性显著相关,特有物种数量与土壤酶活性之间存在显著的偏 Mantel 相 关关系(*rho*=0.36, *P*=0.004),增加控制因子的特有物种群落变化与土壤土壤酶活性之间偏 Mantel 相关性未 达到显著水平(表4)。防护林营造显著降低共有细菌而非特有细菌的平均生态宽度(*P*<0.05),对共有真菌 和特有真菌的平均生态宽度未产生显著影响(图5)。

Table 3 The Mantel relationships b	etween enzyme activ	vity and microb	ial community		
变量 Variables	相关系数 Mantel <i>rho</i>	Р	偏相关系 partial Mantel <i>rho</i>	Р	
深度差异 Depth distance	-0.09	0.906	-0.04	0.627	
环境条件差异 Environmental distance	0.30	0.021	-0.10	0.771	
细菌多样性差异 Diversity difference of soil bacteria	0.56	0.000	0.46	0.001	
真菌多样性差异 Diversity difference of soil fungi	-0.03	0.553	0.07	0.253	
细菌群落物种组成差异 Community dissimilarity of soil bacteria	0.76	0.000	0.68	0.000	
真菌群落物种组成差异 Community dissimilarity of soil fungi	0.07	0.261	-0.20	0.949	

表 3 基于 Mantel 检验土壤酶活性与微生物群落的相关性

	퀷	長4	基于 Mantel 检验土壤酶活性与共有和特有细菌之间相关性
Table 4	The Mantel r	elatio	onships between enzyme activity and habitat-observed and habitat-specific bacteria

变量 Variables	相关系数 Mantel <i>rho</i>	Р	偏相关系数 partial Mantel <i>rho</i>	Р	
共有细菌多样性差异 Diversity difference of habitat-co-observed bacteria	0.13	0.098	-0.30	1.000	
特有细菌多样性差异 Diversity difference of habitat-specific bacteria	0.72	0.000	0.36	0.004	
共有细菌物种组成差异 Community dissimilarity of habitat-co-observed bacteria	0.72	0.000	0.47	0.001	
特有细菌物种组成差异 Community dissimilarity of habitat-specific bacteria	0.55	0.000	-0.25	0.965	





Fig.5 Mean niche width of habitat-co-observed and habitat-specific taxa in the shelterbelt forests and deserts **, P<0.01; n.s., P>0.05;箱式图中圆点和横线分别为均值和中位数

3 讨论

研究结果表明,防护林营造显著提升细菌和真菌多样性并改变细菌和真菌的群落组成,细菌群落比真菌 群落具有更高的响应幅度。该结果支持第一项假设,即防护林营造后细菌群落多样性和物种组成具有更高的 响应敏感性。土壤有机碳增加是防护林土壤区别沙漠土壤的重要特征(图1),限制性碳源等资源的增加有助 于提升微生物群落的规模和多样性[18],较之真菌,具有简单细胞结构和更快世代周期的细菌随土壤碳源增加 能够快速响应并占据资源[11,34],表现为更大幅度的生物多样性提升和群落周转(图3,4)。此外,沙漠环境中 较高的光辐射加速凋落物的破碎和光降解^[35],降低了细菌群落对凋落物利用的难度。与本研究结果相近,植 被修复导致库布齐沙漠土壤有机碳增加显著提升细菌群落相对丰度,而真菌群落相对丰度主要受到速效态养

3619

分增加的影响^[36]。腾格里沙漠飞机播种造林研究显示,细菌物种丰富度与土壤碳的相关性高于真菌群 落^[37]。本文研究结果不同于沙漠生物结皮构建后真菌群落增幅高于细菌群落,这可能于真菌与藻类、苔藓类 较为紧密的互利关系有关^[16]。有机物料增加能够提高土壤微生物群落的恢复力^[38-39],细菌群落对土壤有机 碳增加响应较之真菌具有更大的多样性增幅和物种组成变幅(图 3, 4),因此,细菌群落因其快速碳源利用策 略在防护林营造中具有更高的恢复能力。

细菌群落对防护林营造响应驱动土壤功能的变化,细菌多样性和群落组成与土壤酶之间呈现显著的偏 Mantel 相关关系。该结果支持第二项假设,即细菌群落变化而非真菌是土壤功能变化的主要驱动者。一方 面,较之真菌,土壤细菌群落随土壤有机碳和 pH 增加更快的响应驱动了细菌群落酶活性的增加(图 3, 4),主 导了土壤物质循环功能的变化。另一方面,细菌群落相较于真菌具有更高的物种周转率,具有较低的群落相 似性距离衰减规律、不易受到空间距离的限制^[40],本研究中细菌非本地物种迁入比例 47.2%高于真菌 33.5% (图 2),保障其在有机碳输入增加后更优的群落组成配置,表现为土壤酶功能的提升。同时,重新配置的细菌 群落而非真菌群落具有更窄的物种平均生态位宽度(图 5),表明生境条件改善后物种利用更窄的生态位宽度 满足生存的需求^[41],促进微生物资源利用能力和土壤功能的提升。细菌多样性的大幅增加有助于提高提高 微生物对资源的利用效率(图 3),生态位理论认为不同微生物种的占据生态位不同,细菌多样性的增加能够 促进群落功能多样性的增加,保障群落功能的高度冗余,进而改善土壤功能^[42]。

共有细菌物种丰度变化和特有细菌物种数量增加驱动土壤物质循环功能的改善,二者的作用机制可能存 在差异。防护林营造中共有物种和特有物种分别来源于本地微生物和非本地微生物种迁入,通过区分共有物 种和特异物种发现,共有物种丰度而非物种数量变化和土壤酶活性之间呈显著的偏 Mantel 相关性,特有物种 数量而非物种丰度变化和土壤酶活性之间呈显著的偏 Mantel 相关性(表4)。该结果未支持第三项假设,即防 护林和沙漠生境特有物种而非共出现物种而非主导土壤功能变化。一方面,防护林相较于沙漠生境具有较高 的凋落物输入量,共有物种能够优先利用和抢占资源,α-变形菌纲、拟杆菌门和放线菌门等富营养类型的细 菌^[43]相对丰度防护林营造后显著增加(图1),本地微生物类群对凋落物降解较之外来微生物具有主场竞争 优势,表现出更高碳降解功能^[12],支持本研究中两种生境共有物种丰度变化驱动土壤物质循环功能的结果。 随生境质量改善,群落内物种共存过程中竞争作用在种间关系中的比例增加^[41],贫瘠环境中高营养吸收能力 的 γ-变形菌纲、厚壁菌门^[15]相对丰度显著下降,种间竞争的加剧推动共有物种平均生态位分化和变窄,微生 物降低依赖种间互利协作来获取营养物质的程度,呈现更高的资源利用能力,进而驱动土壤物质循环功能的 提升。另一方面,群落多样性的提升有助于增加了细菌群落功能的多样性[13,32],本研究中细菌群落多样性的 提升主要来源于非本地物种的迁入,非本地物种通过物种数量的增大提高对资源的利用程度,驱动土壤功能 的改善。防护林营造后生境条件改善大幅降低环境筛选作用的强度,增加竞争在物种共存中作用并推动生态 位的分化^[41],共有物种平均生态位趋于变窄(图5),特有物种数量的增加可在一定程度上填补本地细菌群落 功能的缺失,进而驱动土壤功能的改善。与本研究结果相近,Fan 等指出微生物多样性而非群落组成是导致 生态系统功能变化的主要影响因素^[13]。

4 结论

防护林的营造影响微生物群落结构,微生物群落驱动的土壤物质功能提升保障了沙漠防护林稳定。防护 林的营造增加了土壤有机碳、驱动细菌和真菌多样性的增加并改变了细菌和真菌的群落组成,细菌群落而非 真菌群落具有更大响应变幅,与土壤环境条件一起共同构成土壤功能改善的驱动因素。通过区分防护林和自 然沙漠两种生境中的共有物种和特有物种,发现二者均能改善土壤功能但作用方式存在差异:共有物种通过 改变物种丰度,而特有物种通过改变物种数量来调控土壤物质循环功能。在防护林营造时,可通过土壤有机 质的积累来增加细菌多样性进而改善土壤物质循环功能。

参考文献(References):

- [1] Summers A. Lines in the sand: Desert highways of the world. City Monitor, 2022-10-03 [2023-10-16]. https://citymonitor.ai/infrastructure/ desert-highways-of-the-world.
- [2] 雷加强,李生宇,靳正忠,范敬龙,王海峰,范冬冬,周宏伟,谷峰,邱永志,许波.塔里木沙漠公路防护林生态工程的综合生态环境效应.科学通报,2008,53(S2):169-178.
- [3] 李丙文. 塔里木沙漠公路防护林咸水灌溉水盐调控机理研究[D]. 北京:北京林业大学, 2010.
- [4] 韩致文,王涛,孙庆伟,董治宝,王训明.塔克拉玛干沙漠公路风沙危害与防治.地理学报,2003,58(2):201-208.
- [5] Ngumbi E, Kloepper J. Bacterial-mediated drought tolerance: current and future prospects. Applied Soil Ecology, 2016, 105: 109-125.
- [6] 靳正忠, 雷加强, 徐新文, 李生宇, 范敬龙, 赵思峰, 周宏伟, 谷峰, 邱永志, 许波. 沙漠腹地咸水滴灌林地土壤养分、微生物量和酶活性的典型相关关系. 土壤学报, 2008, 45(6): 1119-1127.
- [7] Merino N, Aronson H S, Bojanova D P, Feyhl-Buska J, Wong M L, Zhang S, Giovannelli D. Living at the extremes: extremophiles and the limits of life in a planetary context. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 780.
- [8] Coleine C, Stajich J E, Selbmann L. Fungi are key players in extreme ecosystems. Trends in Ecology & Evolution, 2022, 37(6): 517-528.
- [9] 周智彬,李培军.塔里木沙漠公路防护林土壤微生物活性研究.中国沙漠,2003,23(4):452-458.
- [10] Liu Y M, Li X R, Xing Z S, Zhao X, Pan Y X. Responses of soil microbial biomass and community composition to biological soil crusts in the revegetated areas of the Tengger Desert. Applied Soil Ecology, 2013, 65: 52-59.
- [11] Bastida F, Eldridge D J, García C, Kenny Png G, Bardgett R D, Delgado-Baquerizo M. Soil microbial diversity-biomass relationships are driven by soil carbon content across global biomes. The ISME Journal, 2021, 15(7): 2081-2091.
- [12] Ma A R, Liu H, Song C, Tian E L, Wang X Z. Home-field advantage in litter decomposition: a critical review from a microbial perspective. Journal of Basic Microbiology, 2023, 63(7): 709-721.
- [13] Fan K K, Chu H Y, Eldridge D J, Gaitan J J, Liu Y R, Sokoya B, Wang J T, Hu H W, He J Z, Sun W, Cui H Y, Alfaro F D, Abades S, Bastida F, Díaz-López M, Bamigboye A R, Berdugo M, Blanco-Pastor J L, Grebenc T, Duran J, Illán J G, Makhalanyane T P, Mukherjee A, Nahberger T U, Peñaloza-Bojacá G F, Plaza C, Verma J P, Rey A, Rodríguez A, Siebe C, Teixido A L, Trivedi P, Wang L, Wang J Y, Yang T X, Zhou X Q, Zhou X B, Zaady E, Tedersoo L, Delgado-Baquerizo M. Soil biodiversity supports the delivery of multiple ecosystem functions in urban greenspaces. Nature Ecology & Evolution, 2023, 7(1): 113-126.
- [14] Lin L T, Chen Y, Xu G R, Zhang Y X, Zhang S A, Ma K M. Impacts of urbanization undermine nestedness of the plant-arbuscular mycorrhizal fungal network. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 626671.
- [15] 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.
- [16] 潘颜霞, 回嵘, 李新荣. 中国沙漠微生物分布及特征. 中国沙漠, 2023, 43(1): 244-256.
- [17] 单娜娜,赖波. 风沙土成土演变过程中土壤微生物生物学特性研究进展与展望. 新疆环境保护, 2004, 26(S1): 79-82.
- [18] 李婷, 张威, 刘光琇, 陈拓. 荒漠土壤微生物群落结构特征研究进展. 中国沙漠, 2018, 38(2): 329-338.
- [19] 段魏魏,娄恺,曾军,胡蓉,史应武,何清,刘新春,孙建,晁群芳.塔克拉玛干沙尘暴源区空气微生物群落的代谢特征.环境科学, 2012, 33(1): 26-31.
- [20] Nelson D W, Sommers L E. Total carbon, organic carbon and organic matter. Methods of soil analysis: Part 2 chemical and microbial properties. 1983, 9: 539-579.
- [21] Yuan G, Lavkulich L M. Colorimetric determination of phosphorus in citrate-bicarbonate-dithionite extracts of soils. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1995, 26(11/12): 1979-1988.
- [22] Olsen S R. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. US Government Printing Office, 1954.
- [23] Sinsabaugh R L, Osgood M P, Findlay S. Enzymatic models for estimating decomposition rates of particulate detritus. Journal of the North American Benthological Society, 1994, 13(2): 160-169.
- [24] Caporaso J G, Lauber C L, Walters W A, Berg-Lyons D, Lozupone C A, Turnbaugh P J, Fierer N, Knight R. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(Suppl 1): 4516-4522.
- [25] Smith D P, Peay K G. Sequence depth, not PCR replication, improves ecological inference from next generation DNA sequencing. PLoS One, 2014, 9(2): e90234.
- [26] Lin L T, Ruan Z Y, Jing X, Wang Y G, Feng W T. Soil salinization increases the stability of fungal not bacterial communities in the Taklamakan

Desert. Soil Ecology Letters, 2023, 5(4): 230175.

- [27] Oksanen J, Blanchet F G, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin P R, O'hara R, Simpson G L, Solymos P. Package vegan: Community ecology package, 2019.
- [28] Team R C, Team M R C, Suggests M, Matrix S. Package stats: The R stats package, 2018.
- [29] Goslee S C, Urban D L. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. Journal of Statistical Software, 2007, 22(7): 1-19.
- [30] Reed H E, Martiny J B H. Microbial composition affects the functioning of estuarine sediments. The ISME Journal, 2013, 7(4): 868-879.
- [31] Duan B B, Ren Y Z, Zhang L Q, Suzhou C X, Chen G Q, Cui P, Zhangyang Y S, Liu W, Merkeryan H, Liu X. Fungal diversity rather than bacterial diversity drives the ecosystem multifunctionality of vineyards in a semi-arid region. International Journal of Agricultural and Biological Engineering, 2021, 14(6): 126-136.
- [32] 袁秀,马克明,王德.黄河三角洲植物生态位和生态幅对物种分布-多度关系的解释.生态学报,2011,31(7);1955-1961.
- [33] Finn D R, Yu J, Ilhan Z E, Fernandes V M C, Penton C R, Krajmalnik-Brown R, Garcia-Pichel F, Vogel T M. MicroNiche: an R package for assessing microbial niche breadth and overlap from amplicon sequencing data. FEMS Microbiology Ecology, 2020, 96(8): fiaa131.
- [34] Zheng T T, Miltner A, Liang C, Nowak K M, Kästner M. Turnover of bacterial biomass to soil organic matter via fungal biomass and its metabolic implications. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 180: 108995.
- [35] Wang Q W, Robson T M, Pieristè M, Kenta T, Zhou W M, Kurokawa H. Canopy structure and phenology modulate the impacts of solar radiation on C and N dynamics during litter decomposition in a temperate forest. The Science of the Total Environment, 2022, 820: 153185.
- [36] 张立欣,段玉玺,王博,王伟峰,李晓晶,刘矜杰. 库布齐沙漠不同人工固沙灌木林土壤微生物量与土壤养分特征. 应用生态学报, 2017,28(12):3871-3880.
- [37] Chen W Y, Yu T F, Zhao C G, Li B F, Qin Y Y, Li H Y, Tang H J, Liu J L, Zhang X Y. Development and determinants of topsoil bacterial and fungal communities of afforestation by aerial sowing in Tengger Desert, China. Journal of Fungi, 2023, 9(4): 399.
- [38] 张彬,刘满强,钱刘兵,梁山峰. 土壤微生物群落抵抗力和恢复力研究进展. 生态学报, 2023, 43(14): 5674-5685.
- [39] 贺纪正,李晶,郑袁明. 土壤生态系统微生物多样性-稳定性关系的思考. 生物多样性, 2013, 21(4): 412-421.
- [40] Bahram M, Köljalg U, Courty P E, Diedhiou A G, Kjøller R, Pölme S, Ryberg M, Veldre V, Tedersoo L. The distance decay of similarity in communities of ectomycorrhizal fungi in different ecosystems and scales. Journal of Ecology, 2013, 101(5): 1335-1344.
- [41] 史浩伯,孙桂丽,陈亚宁,李卫红,卢航,白一纯.基于生态位分化的塔里木河下游植物种群分布格局与共存机制.西部林业科学, 2019,48(6):120-126.
- [42] Delgado-Baquerizo M, Giaramida L, Reich P B, Khachane A N, Hamonts K, Edwards C, Lawton L A, Singh B K. Lack of functional redundancy in the relationship between microbial diversity and ecosystem functioning. Journal of Ecology, 2016, 104(4): 936-946.
- [43] Fierer N, Bradford M A, Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria. Ecology, 2007, 88(6): 1354-1364.