

芒萁侵入红壤退化裸地对土壤理化性质和细菌组成的影响

喻君保¹, 李启艳¹, 朱晨璐¹, 黄偲祺¹, 武欣怡¹, 杨帆¹, 侯晓龙^{1,2,3}

(1.福建农林大学林学院,福州 350002;2.南方红壤区水土保持国家林业和草原局重点实验室,
福州 350002;3.海峡两岸红壤区水土保持协同创新中心,福州 350002)

摘要: 芒萁是最早侵入红壤退化裸地的先锋植物,其侵入过程对土壤环境的改变在退化裸地生态恢复进程中具有重要意义。以福建省长汀县红壤侵蚀裸地为研究对象,分析测定退化裸地中芒萁侵入区和非侵入区土壤理化性质和细菌组成及多样性。结果表明:芒萁侵入裸地显著提高土壤最大持水量、土壤含水率、全碳、全氮、全钾、有机质和 pH,并显著降低土壤容重;芒萁侵入区增加根瘤菌目和慢生根瘤菌属等 14 种土壤优势细菌,变形菌门和甲型(α)变形杆菌的相对丰度显著提高($p<0.05$),而土壤绿弯菌门和 AD3 菌纲的相对丰度显著降低($p<0.05$),这些土壤细菌主要功能为化能异养、好氧化能异养和纤维素分解;芒萁侵入裸地显著提高土壤细菌群落结构多样性($p<0.05$);芒萁侵入区和非侵入区土壤细菌群落结构差异显著($p<0.05$);土壤细菌群落结构的主要影响因子是土壤含水率、全碳、有机质、土壤容重和 pH。这些影响因子与疣微菌门、变形菌门、疣微菌纲和甲型(α)变形杆菌纲正相关。综上所述,芒萁侵入后可显著改善红壤侵蚀退化裸地的土壤理化性质,改善土壤细菌群落组成,增加土壤细菌群落多样性和优势菌群,对土壤细菌群落有积极效应。

关键词: 红壤; 先锋植物; 芒萁; 土壤细菌; 水土流失

中图分类号: S154.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-2242(2023)01-0188-09

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcxb.2023.01.025

Effects of *Dicranopteris dichotoma* Invading Degraded Bare Red Soil on Soil Physicochemical Properties and Bacterial Composition

YU Junbao¹, LI Qiyang¹, ZHU Chenlu¹, HUANG Siqi¹, WU Xinyi¹, YANG Fan¹, HOU Xiaolong^{1,2,3}

(1.College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002; 2.Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration of Soil and Water Conservation in Southern Red Soil Region, Fuzhou 350002;
3.Collaborative Innovation Center of Soil and Water Conservation in Red Soil Region on Both Sides of the Strait, Fuzhou 350002)

Abstract: *Dicranopteris dichotoma* is the pioneer plant that invaded the degraded bare land of red soil, and its invasion process is of great significance to the change of soil environment in the process of ecological restoration of degraded land. Therefore, taking the eroded bare land of red soil in Changting County of Fujian Province as the research object, the soil physical and chemical properties, bacterial composition and diversity in the invasion and non-invasion areas of *D. dichotoma* were analyzed and determined. The results showed that the invasion of *D. dichotoma* significantly increased soil maximum water holding capacity, soil moisture, pH and the content of total carbon, total nitrogen, total potassium and organic matter, and significantly decreased soil bulk density ($p<0.05$). Compared with the non-invasion area, 14 dominant soil bacteria such as Rhizobiales and Bradyrhizobium added in the invasion area of *D. dichotoma*, the relative abundance of Proteobacteria and Alphaproteobacteria significantly increased ($p<0.05$), but the relative abundance of Chloroflexi and AD3 significantly decreased ($p<0.05$). The main functions of these soil bacteria were chemoheterotrophy, aerobic heterotrophy and cellulolysis. The invasion of *D. dichotoma* into bare land significantly increased the diversity of soil bacterial community structure ($p<0.05$). There were significant differences in soil bacterial community structure between invasion and non-invasion areas ($p<0.05$). The main influencing factors of soil bacterial community structure were soil moisture content, total carbon, organic matter, soil bulk density and pH. These influencing factors were positively correlated with Verrucomicrobia,

收稿日期: 2022-07-07
资助项目: 国家自然科学基金项目(31901298); 福建省自然科学基金项目(2022J01121); 福建农林大学学科交叉融合专项基金项目(71202103D)
第一作者: 喻君保(1996—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事恢复生态与生态工程研究。E-mail: yujunbao76@163.com
通信作者: 侯晓龙(1981—), 男, 博士, 副教授, 硕士研究生导师, 主要从事生态修复研究。E-mail: xl.hou@fafu.edu.cn

Proteobacteria, Verrucomicrobiae and Alphaproteobacteria. In summary, *D. dichotoma* invasion could significantly improve soil physical and chemical properties, improve soil bacterial community composition, increase soil bacterial community diversity and dominant flora, and have a positive effect on soil bacterial community.

Keywords: red soil; pioneer plants; *D. dichotoma*; soil bacteria; soil erosion

水土流失是我国南方红壤区面临的主要环境问题之一。福建省长汀县是我国南方红壤典型水土流失区,其特定的气候条件和频繁的人为活动,加剧水土流失^[1]。生态修复是南方红壤区退化裸地防控水土流失的有效方法^[2],先锋植物的侵入是退化侵蚀裸地植被恢复的重要环节。芒萁(*Dicranopteris dichotoma* (Thunb.) Berhn.)是红壤区退化裸地水土保持先锋植物^[3],由于其喜酸、耐旱、抗逆性强等特性,可最早侵入红壤侵蚀裸地,并获得生存繁殖的机会,这是红壤退化裸地植被自然恢复的第 1 步,芒萁侵入裸地后对土壤生态环境的改变及裸地生态恢复具有重要意义,芒萁侵入过程对环境的选择和适应具有重要生态学意义,可加强理解芒萁侵入裸地带来的生态恢复效益,可为揭示强度侵蚀退化地植被恢复的内在机理提供依据。

已有研究^[4-6]表明,先锋植物侵入退化裸地可改善土壤细菌群落结构和土壤理化性质。南方红壤区退化裸地植被恢复初期芒萁大量覆盖地表可改善土壤养分条件,提高土壤微生物的生物量碳、氮和总微生物磷脂脂肪酸量^[7]。盐碱地先锋植物盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)侵入区与非侵入区相比,盐地碱蓬侵入显著改善土壤养分,降低土壤盐分,并提高土壤细菌群落多样性,提高优势细菌物种数及相对丰度^[8]。北方半干旱区先锋物种油蒿(*Artemisia ordosica*)和差巴嘎蒿(*Artemisia halodendron*)侵入沙地均显著提高沙地土壤总碳、总氮和含水率,提高变形菌门和放线菌门的相对丰度,降低了厚壁菌门的相对丰度^[9]。目前,对芒萁的研究主要集中在生理生态学^[10]、功能性状^[11]和生态修复^[12]等方面,芒萁种群

土壤细菌群落研究不足,尤其是植被恢复初期芒萁侵入退化裸地后土壤细菌群落结构的变化及引起这种变化的主要影响因子尚不清楚。

鉴于此,选择我国南方具有典型代表的福建长汀红壤侵蚀退化裸地的固定样地为研究对象,分别采集退化裸地芒萁侵入区和非侵入区的土壤,分析测定土壤理化性质和细菌群落结构,比较芒萁侵入区和非侵入区土壤理化性质和土壤细菌组成及多样性的差异,揭示芒萁侵入裸地对土壤生态环境的影响,为更深入地探索红壤退化地生态恢复过程提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况与样地设计

试验地位于福建省西南部的长汀县河田镇,地理坐标 116°25′57″—116°30′36″E,25°37′18″—25°44′02″N,境内低山高丘环绕四周,中部开阔,呈锅形地貌,海拔 300~500 m,年平均气温 17.0~19.5 ℃,最高温 39.8 ℃,最低气温-4.9 ℃,属于亚热带季风气候,气候温和,年无霜期 265 天,年平均降水量 1 700 mm,降雨集中在 3—8 月^[13];土壤为中粗粒花岗岩发育的红壤,抗蚀性差,淋溶作用强,缺少钾、钠、钙、镁等盐基离子,土壤贫瘠,脱硅富铝化严重,酸性较强^[14]。植被覆盖度低,多为飞播马尾松(*Pinus massoniana*)和人工补植为主的人工林,林下植被单一,多为芒萁为主的单优群落。选取长汀县河田镇来油坑(BL-1)、伯湖(BL-2)和红畚水库(BL-3)3 块红壤退化裸地为试验样地,3 块样地于 20 世纪 90 年代飞播马尾松后,在后期生态修复中保留作为对照而未采取任何治理措施。样地基本情况见表 1。

表 1 样地基本概况

样地名称	北纬	东经	海拔/m	坡度/(°)	坡向	郁闭度	主要植物
来油坑	25°39′33.22″	116°29′14.81″	389	10.45	Southwest	0.15	
伯湖	25°37′03.40″	116°27′37.41″	385	6.49	Northwest	0.15	<i>Pinus massoniana</i> , <i>D. dichotoma</i>
红畚水库	25°38′13.58″	116°28′25.07″	341	10.75	Northeast	0.20	

1.2 土壤样品采集

来油坑(BL-1)、伯湖(BL-2)和红畚水库(BL-3)3 块样地,每块样地布设 3 个 10 m×10 m 的标准样方,每个样方的上、中、下坡分别选择芒萁侵入区和非侵入区,清理土壤表面枯枝落叶后,挖取 0—10, 10—20 cm 土壤剖面,用环刀采集 0—10,10—20 cm 的原状土样用于土壤物理性质的测定,共取土壤样品

54 份。同时采集 0—10,10—20 cm 土壤 1 kg 左右,共取土壤样品 54 份,分别装入标记好的自封袋,带回实验室自然风干后,挑除植物残体,分别过 0.200, 0.149 mm 土壤筛,进行土壤速效养分和全量养分的测定。每个样方的上、中、下坡取 0—10 cm 土壤剖面等量土混合后作为 1 份测序土,即芒萁侵入区和非侵入区分别 9 份测序土,做好标记后用干冰保存。

1.3 土壤理化性质测定

土壤物理性质采用环刀法^[15]进行测定;土壤化学性质测定参考中华人民共和国林业行业标准^[16]中森林土壤测定方法。pH 水土比 2.5 : 1 采用电位法测定;全氮、全碳采用元素分析仪(德国 Elementar, Vario)测定;全磷、全钾采用电感耦合等离子体发射光谱仪(美国 PE OMTIMA 8000)测定;有机质采用高温外加热重铬酸钾—容量法测定;铵态氮、硝态氮采用连续流动分析仪(荷兰 Skalar San++)测定;有效磷测定采用 HSO₄—HCl 双酸浸提—钼锑抗比色法测定;速效钾测定采用乙酸铵浸提—火焰光度法测定。

1.4 土壤细菌测定

取 0.5 g 测序土,采用 HiPure Soil DNA Kits 试剂盒提取 DNA,用 NanoDrop 微量分光光度计(NanoDrop 2000,美国)检测核酸的纯度。1%凝胶(Biowest Agarose,西班牙)电泳检测核酸的完整性,是否发生降解,是否有蛋白质等污染。用 341F(CCTACGGGNGGCWGCAG)和 806R(GGACTACHVGGGTATCTAAT)引物对 V3—V4 可变区进行 PCR 扩增。使用 AxyPrep DNA 进行纯化,用 ABI StepOnePlus Real—Time PCR System (Life Technologies,美国)进行定量,根据 Novaseq 6000 的 PE250 模式 pooling 上机测序^[17]。

1.5 数据分析

运用 IBM SPSS Statistics 22 软件进行数据统计分析:采用单因素方差分析(One-way ANOVA)进行显著性分析,Duncan’s 法进行多重比较,显著性水平为 0.05。采用双因素方差分析芒萁和坡位及综合效应对土壤理

化性质的影响。采用 Canoco5 软件对细菌群落和土壤理化性质进行冗余分析。采用 QIIME(1.9.1)计算 Alpha 多样性指数;R 语言 ggplot2(2.2.1)绘制多样性指数稀释曲线和丰度曲线;采用 Krona(2.6)显示物种分类丰度信息,circos(版本 0.69—3)软件绘制 Circos 物种分布图;使用 LEfSe 软件对 Biomarker 物种进行筛选,将筛选的差异物种通过 wilcoxon 秩和检验进行组间比较,再将 LDA>4 的结果进行排序;使用 R 语言 Vegan 包进行主坐标分析;采用 FAPROTAX 数据库预测土壤细菌功能。使用 R 语言 Vegan 包进行 Welch’s t 检验、Adonis (permanova)检验、kruskal-Wallis、wilcoxon 秩和检验和 Venn 图分析。

2 结果与分析

2.1 芒萁侵入退化裸地对土壤物理性质的影响

由表 2 可知,芒萁侵入区土壤的最大持水量、毛管持水量、最小持水量和土壤含水率均高于非侵入区,土壤容重呈相反趋势;芒萁侵入区土壤含水率显著大于非侵入区($p<0.05$);上坡和中坡芒萁侵入区土壤非毛管孔隙和毛管孔隙均小于非侵入区,而下坡则相反;芒萁侵入区土壤最大持水量、毛管持水量和最小持水量均表现为下坡>中坡>上坡,与一般坡面土壤持水性规律一致,而非侵入区则表现为中坡>上坡>下坡;双因素方差分析表明,芒萁侵入区土壤容重、最大持水量和土壤含水率显著大于非侵入区($p<0.05$),坡位对土壤物理性质均无显著影响。综上,芒萁侵入红壤侵蚀裸地改善土壤物理性质,侵入初期主要是改善土壤持水性和容重,从而满足生长基本条件。

表 2 芒萁侵入区和非侵入区土壤物理性质

芒萁分布	坡位	土壤容重/ (g·cm ⁻³)	最大持水量/ (g·kg ⁻¹)	毛管持水量/ (g·kg ⁻¹)	最小持水量/ (g·kg ⁻¹)	非毛管 孔隙度/%	毛管 孔隙度/%	土壤 含水率/%
有	上	1.39±0.08a	279.82±55.29a	221.99±33.71a	178.66±42.90a	7.98±4.02a	31.08±3.94a	0.17±0.02a
	中	1.37±0.16a	314.05±83.47a	223.94±45.90a	170.92±46.70a	9.43±5.33a	31.97±2.51a	0.18±0.04a
	下	1.36±0.10a	324.07±48.89a	225.70±38.66a	195.79±45.89a	13.13±4.68a	30.43±4.22a	0.16±0.03a
无	上	1.53±0.10a	269.17±51.97a	206.08±52.81a	158.08±45.24a	9.63±6.53a	31.23±6.98a	0.13±0.06b
	中	1.49±0.18a	286.69±61.29a	210.79±36.39a	160.81±45.51a	12.92±6.39a	32.79±3.10a	0.13±0.03b
	下	1.56±0.16a	247.85±62.44a	195.03±56.63a	141.79±57.02a	9.64±3.42a	28.35±6.17a	0.13±0.06b
显著性	YN	*	*	ns	ns	ns	ns	*
	SZX	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	YN*SZX	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

注:表中数据为平均值±标准差;Y 为芒萁侵入区;N 为非侵入区;SZX 为坡位的上坡、中坡和下坡;YN*SZX 表示芒萁分布和坡位综合效应对土壤性质的影响;ns 表示不显著;* 表示差异显著($p<0.05$);同列不同小写字母表示芒萁侵入区和非侵入区不同坡位土壤理化性质差异显著($p<0.05$)。下同。

2.2 芒萁侵入退化裸地对土壤化学性质的影响

由表 3 可知,芒萁侵入区土壤 pH、全碳、全氮、全钾和有机质含量均大于非侵入区,除全氮外均达显著水平($p<0.05$),其中芒萁侵入区全钾、全碳和有机质含量分别是非侵入区的 1.6,1.8,1.7 倍。土壤全磷、有效磷、速效钾、铵态氮和硝态氮含量在芒萁侵入区和非侵入区无

明显变化。芒萁侵入区土壤全碳、全氮、全钾和有机质含量均表现为下坡>中坡>上坡,同时非侵入区土壤全碳、全氮和有机质含量也表现为下坡>中坡>上坡。双因素方差分析表明,芒萁侵入区土壤 pH、全碳、全氮、全钾和有机质显著大于非侵入区($p<0.05$),坡位对土壤化学性质的影响无显著差异。以上结果说明,芒萁侵入红

壤侵蚀裸地改善土壤化学性质,侵入初期主要是改善土壤全量养分,并未提高土壤有效养分。

表 3 芒萁侵入区和非侵入区土壤化学性质

芒萁分布	坡位	TC/ (g·kg ⁻¹)	TN/ (g·kg ⁻¹)	TP/ (g·kg ⁻¹)	TK/ (g·kg ⁻¹)	OM/ (g·kg ⁻¹)	NH ₄ ⁺ / (mg·kg ⁻¹)	NO ₃ ⁻ / (mg·kg ⁻¹)	AP/ (mg·kg ⁻¹)	AK/ (mg·kg ⁻¹)	pH
有	上	2.23±0.79a	0.22±0.08a	0.15±0.01b	3.93±0.66a	4.25±1.16a	12.07±2.06b	3.64±0.54a	6.64±0.04a	9.01±1.02a	5.65±0.12a
	中	2.47±0.56a	0.22±0.06a	0.15±0.01b	4.24±0.51a	4.48±1.36a	13.48±2.10ab	3.50±0.44a	6.63±0.03a	8.81±1.80a	5.45±0.15ab
	下	2.60±0.67a	0.29±0.07a	0.15±0.01b	4.99±0.23a	4.84±0.97a	14.73±1.41ab	3.71±0.65a	6.64±0.03a	9.42±2.03a	5.93±0.38a
无	上	1.43±0.24b	0.18±0.07a	0.15±0.01b	2.09±0.59b	2.41±0.42b	13.97±3.64ab	4.02±1.57a	6.81±0.23a	8.71±1.59a	4.69±0.17c
	中	1.52±0.29b	0.19±0.09a	0.16±0.02b	2.62±0.31b	2.64±0.51b	14.95±1.17ab	3.55±0.77a	6.74±1.88a	8.01±1.08a	4.61±0.32c
	下	1.59±0.28b	0.21±0.08a	0.17±0.01a	2.27±0.52b	2.75±0.48b	12.46±3.40a	3.30±1.15a	6.64±0.05a	12.91±3.32a	4.66±0.21bc
显著性	YN	*	*	ns	* *	* *	ns	ns	ns	ns	* * *
SZX	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
YN * SZX	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	

注:TC、TN、TP、TK、OM、NH₄⁺、NO₃⁻、AP、AK 分别为土壤全碳、全氮、全磷、全钾、有机质、铵态氮、硝态氮、有效磷和速效钾。

2.3 芒萁侵入退化裸地对土壤细菌组成及多样性影响

2.3.1 芒萁侵入区与非侵入区土壤细菌测序分析

由图 1 可知,芒萁侵入区和非侵入区共获得 OTU 数目 2 072 个,其中侵入区特有 OTU 数目 715 个,占全部 OTU 数目的 34.5%,非侵入区特有 OTU 数目 275 个,占全部 OTU 数目的 13.3%,芒萁侵入区特有 OTU 数目是非侵入区的 2.6 倍;由图 2 中 OTU 数目构建的稀释曲线可知,芒萁侵入区和非侵入区土壤样品稀释曲线在 60 000 条序列趋于平缓,说明此次测序数据合理,更多的测序数据对发现新的 OTU 贡献率较小。由图 2 中 OTU 数目构建的聚类曲线可知,芒萁侵入区和非侵入区土壤细菌物种丰富度较大,

分布均匀合理。总体表明,测序数据合理且能够真实地反映土壤细菌群落情况。

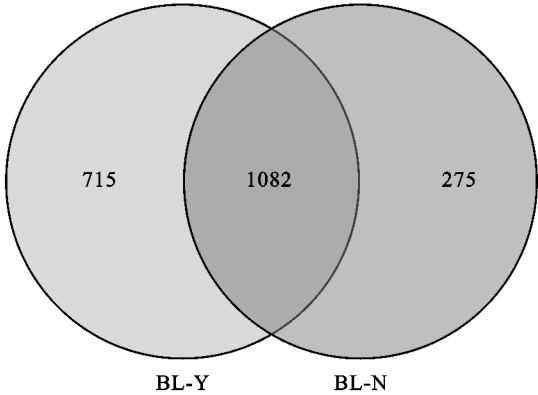


图 1 基于 OTU 的 Venn 图

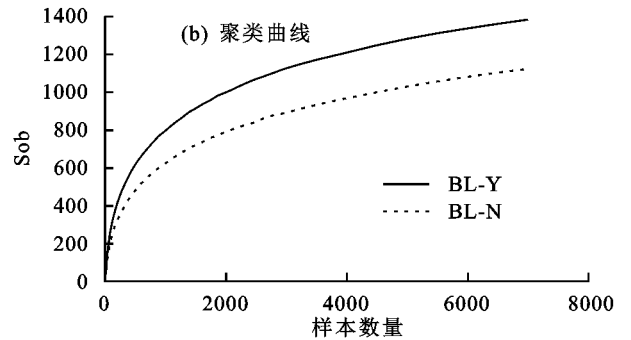
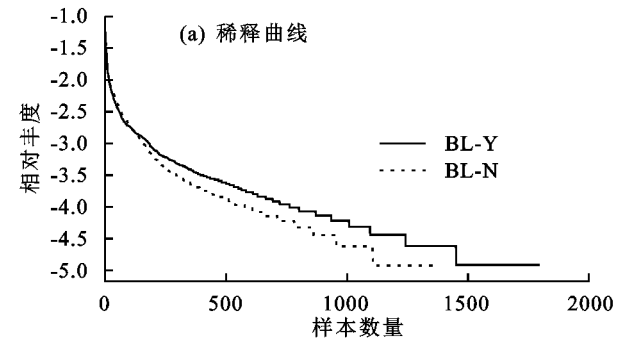
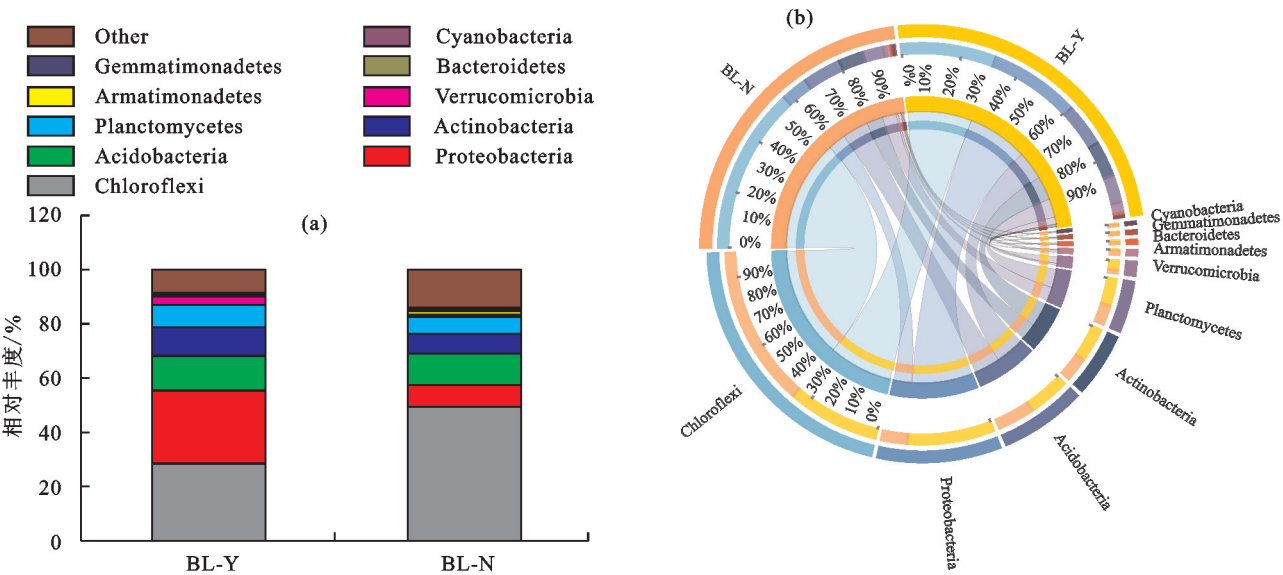


图 2 稀释曲线和聚类曲线

2.3.2 芒萁侵入区与非侵入区土壤细菌群落组成分析 由图 3 可知,芒萁侵入区相对丰度在 10% 以上的优势菌门为:绿弯菌门(Chloroflexi 28.5%)、变形菌门(Proteobacteria 26.9%)、酸杆菌门(Acidobacteria 12.8%)和放线菌门(Actinobacteria 10.6%)。非侵入区相对丰度在 10% 以上的优势菌门为:绿弯菌门(Chloroflexi 49.4%)和酸杆菌门(Acidobacteria 11.5%);独立样本 T 检验表明,芒萁侵入区变形菌门的相对丰度显著大于非侵入区($p<0.05$),而绿弯菌门的相对丰度显著小于非侵入区($p<0.05$)。

由图 4 可知,芒萁侵入区相对丰度在 10% 以上的优

势菌纲为:纤线杆菌纲(Ktedonobacteria 23.4%)、嗜酸杆菌(Acidobacteriia 12.3%)、甲型(α)变形杆菌(Alphaproteobacteria 13.0%)和 γ -变形菌纲(Gammaproteobacteria 13.0%)。非侵入区相对丰度在 10% 以上的优势菌纲为:纤线杆菌纲(27.3%)、AD3 菌纲(19.7%)和嗜酸杆菌(10.1%);独立样本 T 检验表明,芒萁侵入区甲型(α)变形杆菌的相对丰度显著大于非侵入区($p<0.05$),而 AD3 菌纲的相对丰度显著小于非侵入区($p<0.05$)。综上,芒萁侵入裸地提高土壤变形菌门、酸杆菌门、放线菌门、甲型(α)变形杆菌和 γ -变形菌纲的相对丰度,降低绿弯菌门和 AD3 菌纲的相对丰度。



注：(a)图为土壤细菌物种分布条形图，(b)图为土壤细菌物种分布可视化圈，上半圈表示各样本土壤细菌物种组成情况，外层不同彩色条带表示不同分组，内层彩色条带表示不同土壤细菌物种，不同条带长度表示土壤细菌物种丰度不同；下半圈表示分类水平上物种在不同样本分布的比例，外层彩色条带表示土壤细菌物种，内层彩色条带表示不同分组，长度表示该样本某一细菌物种的分布比例。下同。

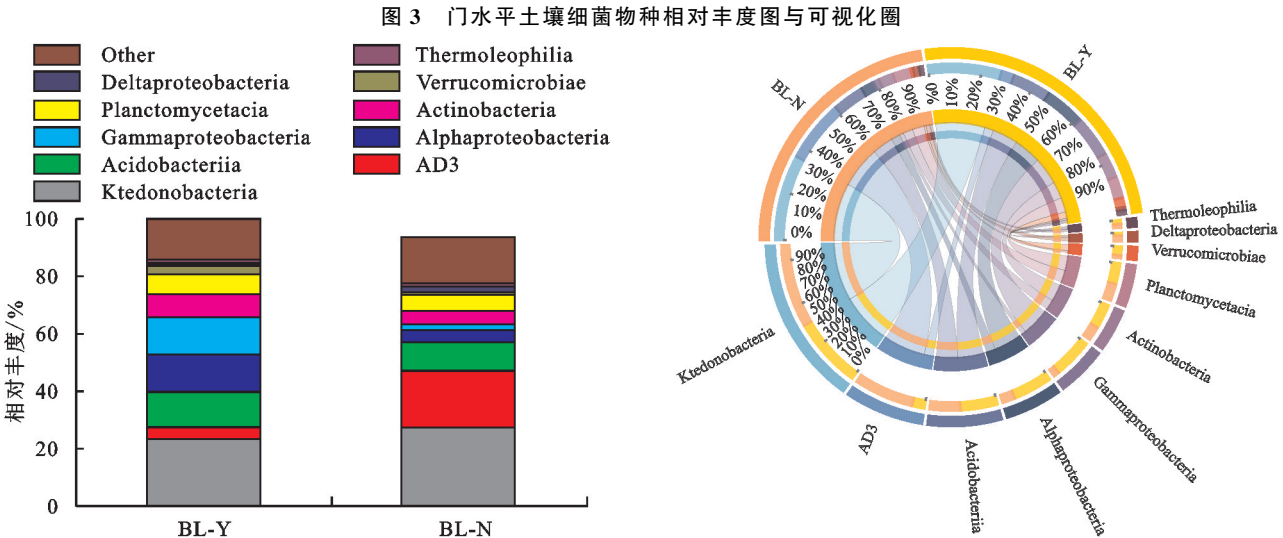


图 4 钢水平土壤细菌物种相对丰度与可视化圈

2.3.3 芒萁侵入区与非侵入区土壤细菌 Alpha 多样性分析 基于 97% 相似度水平的 OTUs 计算芒萁侵入区和非侵入区土壤细菌多样性指数，由表 4 可知，与非侵入区相比，芒萁侵入区土壤细菌的 Sobs 和 Shannon 指数较高，但未达显著水平 ($p > 0.05$)；芒萁侵入区土壤细菌的 Chao 和 Ace ($p < 0.05$) 指数显著大于非侵入区 ($p < 0.05$)。表明芒萁侵入裸地提高土壤细菌群落丰富度，即增加细菌物种数，对土壤细菌群落多样性即丰富度和物种均匀度未产生显著影响 ($p > 0.05$)。

表 4 Alpha 多样性指数					
样地名称	Sobs	Shannon	Simpson	Chao	Ace
BL-1-Y	1053.00	7.23	0.98	1802.38	1913.27
BL-2-Y	1563.00	6.90	0.97	1984.24	1909.28
BL-3-Y	1665.00	8.01	0.99	1960.31	1955.87
BL-Y	1427±327.88	7.38±0.57	0.98±0.01	1915.64±98.82*	1926.14±25.82*
BL-N	1168.67±327.31	6.85±0.63	0.97±0.01	1633.4±99.72	1625.89±108.65
BL-1-N	804.00	6.14	0.96	1524.58	1504.84
BL-2-N	1437.00	7.31	0.98	1720.40	1714.94
BL-3-N	1265.00	7.11	0.98	1655.21	1657.90

注：BL-1-Y、BL-2-Y、BL-3-Y、BL-1-N、BL-2-N 和 BL-3-N 分别为每块样地 3 个样方的平均值 ($n=3$)，以平均值表示；BL-Y、BL-N 分别为 9 个样本的平均值 ($n=9$)，以平均值±标准差表示；* 表示芒萁侵入区与非侵入区差异显著 ($p < 0.05$)。

2.3.4 芒萁侵入区与非侵入区土壤细菌 Beta 多样性与差异细菌分析 基于 OTU 水平,Bary 距离算法,进行 PCoA 分析和 Adonis (permanova)检验,由图 5 可知,PCo1(48.16%)和 PCo2(21.33%)的累计贡献量达 69.49%,表明芒萁侵入裸地可以解释侵入区和非侵入区之间土壤细菌群落结构组成不同的原因。芒萁侵入区和非侵入区土壤细菌样本无重叠区域,样本间 Bary 距离较远,并结合 Adonis (permanova)组间差异检验($R=0.64$ $p=0.001$),表明芒萁侵入区和非侵入区土壤细菌群落结构存在显著差异($p<0.05$)。

Beta 多样性结果表明,芒萁侵入区和非侵入区土壤细菌群落结构显著差异($p<0.05$),对比侵入区和非侵入区的显著差异物种可以更好地说明组间土壤细菌群落差异。由图 6 可知,芒萁侵入区的显著差异指示物种有:(门)变形菌门(Proteobacteria)、疣微菌门(Verrucomicrobia)、(纲) γ -变形菌纲(Gammaproteobacteria)、甲型(α)变形杆菌(Alphaproteobacteria)、(目)根瘤菌目(Rhizobiales)、Betaproteobacteriales、索利氏菌目(Solibacterales)、(科)黄色杆菌科(Xanthobacteraceae)、

柄杆菌科(Caulobacteraceae)、Solibacteraceae_Subgroup_3、(属)伯克氏菌 Burkholderiaceae、慢生根瘤菌属(Bradyrhizobium)、Bryobacter、伯克霍尔德里氏菌属(Burkholderia_Caballeronia_Paraburkholderia);非侵入区仅有绿弯菌门(Chloroflexi)和 AD3 菌纲 2 种显著差异指示物种。Beta 多样性结果和 LEfSe 分析结果表明,芒萁侵入退化裸地可显著改变土壤细菌群落结构,并且芒萁侵入退化裸地后增加裸地土壤细菌物种种类,增加土壤细菌群落丰富度。

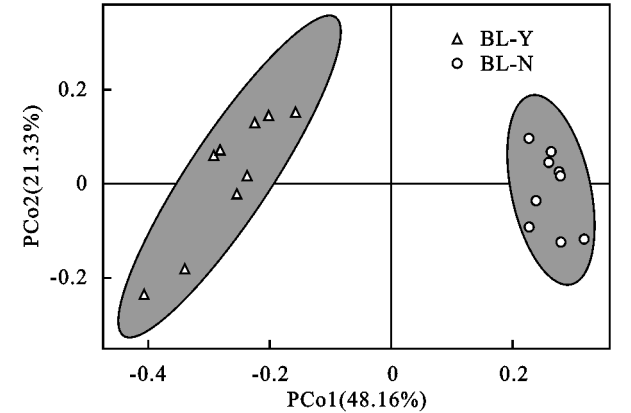


图 5 芒萁侵入区和非侵入区组间比较 Beta 多样性

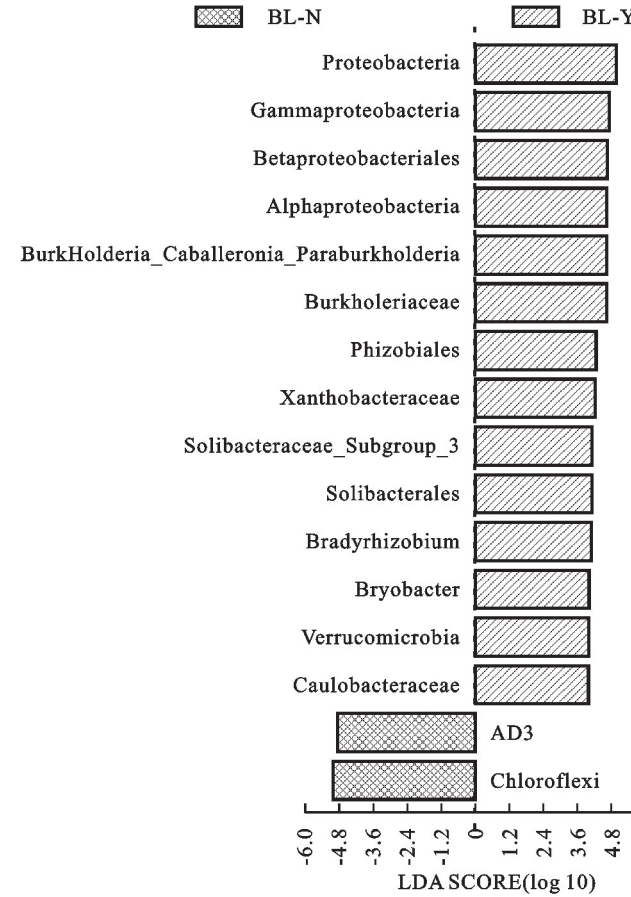
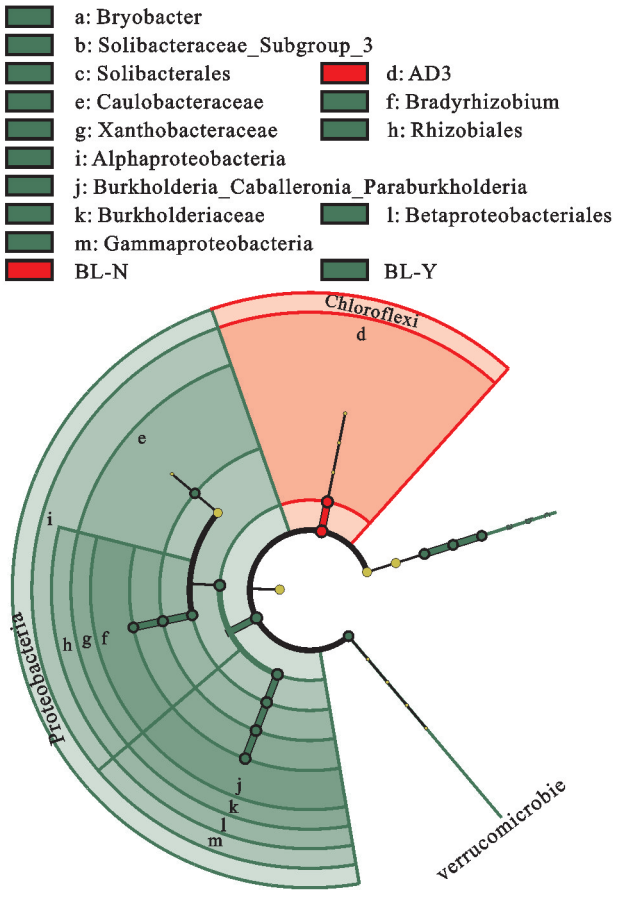


图 6 芒萁侵入区和非侵入区土壤细菌差异物种分析

2.3.5 土壤细菌功能预测及影响因子分析 采用 FAPROTAX 数据库对细菌群落功能注释,共获得 52 种功能分组。芒萁侵入区与非侵入区的细菌功能



类型相似,但功能丰度不同。由图 7 可知,细菌平均功能丰度除光合作用和硝酸盐还原外均表现为芒萁侵入区大于非侵入区。丰度前 10 的细菌功能为纤维

素分解、硝酸盐还原、几丁质分解、化能异养、好氧化能异养、动物寄生物或共生体、铁呼吸、光合作用、固氮和尿素,其中主要细菌功能类型为化能异养、好氧化能异养和纤维素分解,其功能丰度表现为芒萁侵入区显著大于非侵入区($p<0.05$),具体丰度依次表现为芒萁侵入区:7.88%,7.52%,3.45%,非侵入区:4.57%,4.46%,1.32%。土壤细菌群落功能变化的主要影响因素为土壤最大持水量、最小持水量、pH、全碳、有机质含量和土壤容重。其中土壤容重和最小持水量与塑料降解、烃类降解和尿素分解功能呈显著正相关。固氮功能和细胞内寄生物与最小持水量、pH、有机质和全碳显著正相关,与土壤容重显著负相关。光合作用功能与土壤速效钾和全磷显著正相关,与土壤最大持水量和毛管孔隙显著负相关。由此可见,芒萁侵入裸地可通过改善土壤水分、pH 和有机质等土壤因素,从而提高土壤细菌功能丰度。

2.4 土壤因子与细菌群落冗余分析

芒萁侵入区与非侵入区的唯一变量为芒萁是否侵入,而芒萁侵入可改善土壤理化性质,因此将土壤细菌与土壤理化性质做冗余分析,可了解芒萁侵入裸地主要通过影响哪些土壤因子从而影响土壤细菌群落的变化。由图 8、图 9 可知,第 1 轴和第 2 轴的累积解释变异量达 96% 以上,2 个轴能够反映土壤环境因子对土壤细菌的影响,蒙特卡罗检验结果表明,土壤 pH($F=5.9, p=0.024$)、全碳($F=2.2, p=0.035$)、有机质($F=2.6, p=0.047$)、土壤含水率($F=4.2, p=0.048$)和土壤容重($F=2.2, p=0.035$)是影响土壤细菌物种丰度变化的关键土壤因子。由图 8 可知,在土壤细菌门水平上,土壤全碳、有机质、pH 和土壤含水率与疣微菌门(Verrucomicrobia)及变形菌门(Proteobacteria)正相关,而与绿弯菌门(Chloroflexi)负相关。

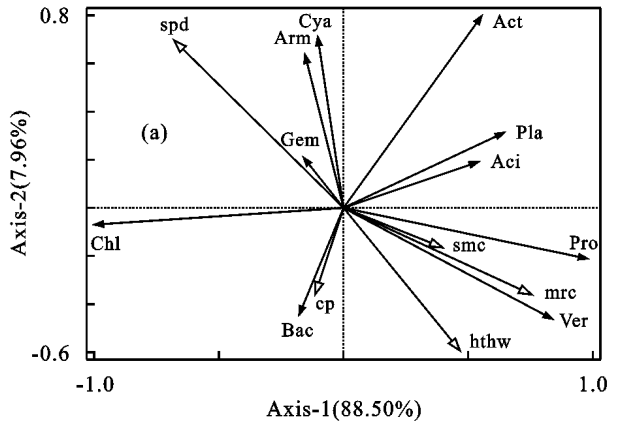
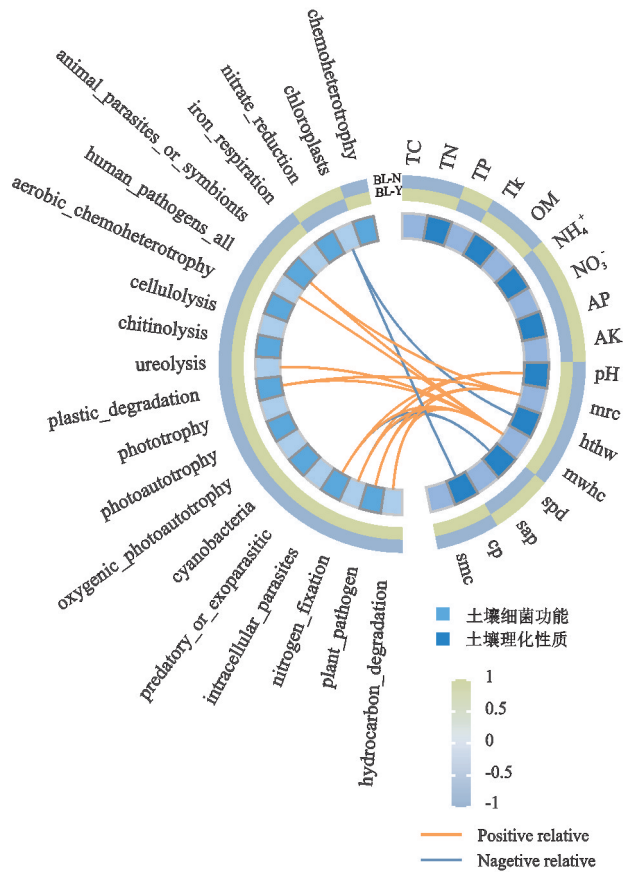


图 8 门水平土壤细菌与土壤理化性质冗余分析

注:Chl、Pro、Aci、Act、Pla、Ver、Arm、Bac、Gem、Cya 分别为绿弯菌门、变形菌门、酸杆菌门、放线菌门、浮霉菌门、疣微菌门、装甲菌门、拟杆菌门、芽单胞菌门、蓝细菌;Kte、AD3、Aci、Alp、Gam、Act、Pla、Ver、Del、The 分别为纤维杆菌纲、AD3 菌纲、嗜酸杆菌、甲型(α)变形杆菌、γ-变形菌纲、放线菌纲、浮霉菌纲、疣微菌纲、δ-变形菌纲、嗜热菌纲;Spd、cp、smc、mrc、hthw 分别为土壤容重、毛管孔隙、土壤含水率、最大持水量、毛管持水量;pH、OM、TC、TP、NH₄⁺ 分别为土壤 pH、有机质、全碳、全磷、铵态氮;空心三角表示土壤理化性质,实心三角表示土壤细菌物种。下同。

铵态氮与绿弯菌门正相关,而与变形菌门负相关。全磷和土壤容重与芽单胞菌门正相关,而与疣微菌门负相关。由图 9 可知,在纲水平上,土壤全碳、有机质、pH 和土壤含水率与疣微菌纲、甲型(α)变形杆菌纲正相关,而与 AD3 菌纲负相关。铵态氮与 AD3 菌纲呈正相关。综上,芒萁侵入裸地可通过改善土壤理化性质从而驱动土壤细菌群落的组成。



注:左半圈表示细菌功能丰度变化,右半圈表示土壤理化性质,圆圈中间的线条表示两者显著相关。

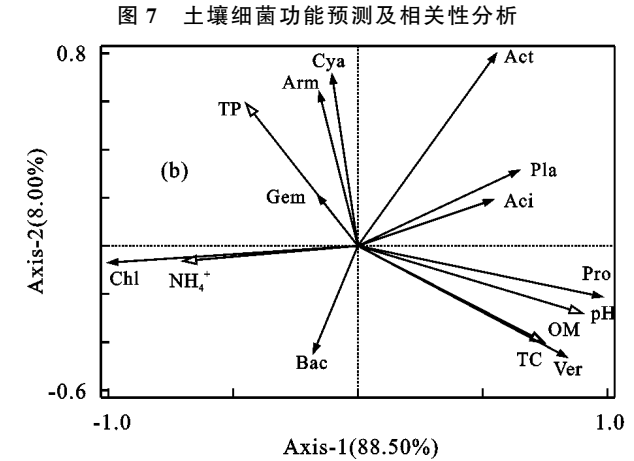


图 7 土壤细菌功能预测及相关性分析

注:Chl、Pro、Aci、Act、Pla、Ver、Arm、Bac、Gem、Cya 分别为绿弯菌门、变形菌门、酸杆菌门、放线菌门、浮霉菌门、疣微菌门、装甲菌门、拟杆菌门、芽单胞菌门、蓝细菌;Kte、AD3、Aci、Alp、Gam、Act、Pla、Ver、Del、The 分别为纤维杆菌纲、AD3 菌纲、嗜酸杆菌、甲型(α)变形杆菌、γ-变形菌纲、放线菌纲、浮霉菌纲、疣微菌纲、δ-变形菌纲、嗜热菌纲;Spd、cp、smc、mrc、hthw 分别为土壤容重、毛管孔隙、土壤含水率、最大持水量、毛管持水量;pH、OM、TC、TP、NH₄⁺ 分别为土壤 pH、有机质、全碳、全磷、铵态氮;空心三角表示土壤理化性质,实心三角表示土壤细菌物种。下同。

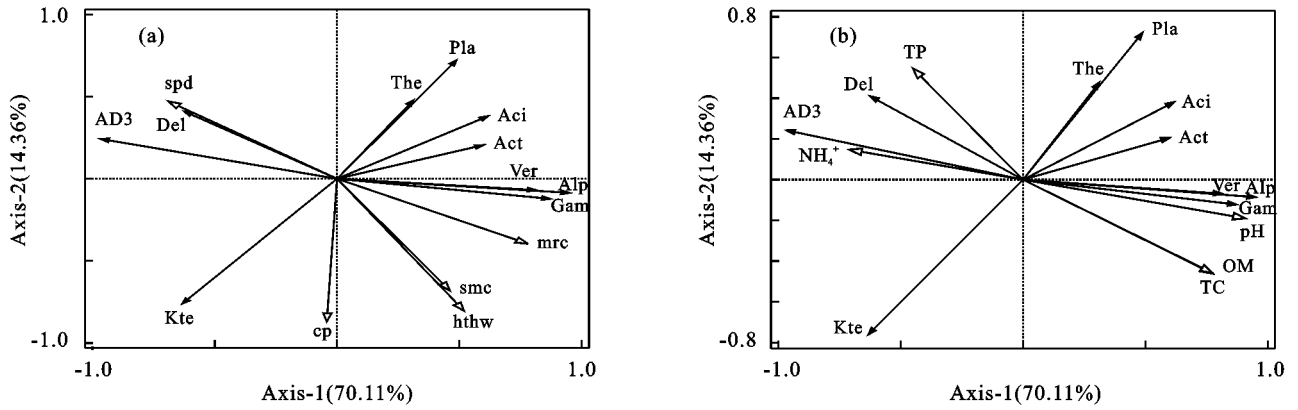


图 9 纲水平土壤细菌与土壤理化性质冗余分析

3 讨论

已有研究^[18-19]表明,先锋植物侵入退化裸地可改善土壤理化性质。本研究发现,芒萁侵入裸地可显著提高土壤含水率,降低土壤容重。王昭艳等^[20]研究不同植被恢复模式对红壤退化裸地理化性质影响时发现,植被恢复后,不同植被恢复模式土壤容重均低于对照小区,这一结果与本研究基本一致。这可能是因为芒萁侵入裸地大量覆盖地表,降低地表温度,减少水分蒸发,同时芒萁根系纵横交错分布于土壤 0—20 cm 土层,增加土壤孔隙。此外,芒萁侵入裸地可显著提高土壤全量养分,如土壤全氮、有机质等,这是因为芒萁侵入裸地增加凋落物累积,凋落物在细菌的分解作用下使表层土壤养分含量显著增加^[21],另外芒萁侵入裸地后减少因土壤侵蚀而流失的表土养分。芒萁侵入裸地并未提高土壤速效养分,这是由于芒萁侵入裸地时间较短,对速效养分的提高效应还未表现出来。李晓娜等^[22]研究荒滩地植被恢复对土壤理化性质的影响时也发现,短期植被恢复提高土壤全量养分,而对土壤速效养分无显著影响。

本研究发现,红壤侵蚀裸地土壤优势菌群为绿弯菌门、变形菌门和酸杆菌门。成艳红等^[23]研究坡耕地红壤细菌群落的优势菌门为变形菌门、绿弯菌门、酸杆菌门,与本研究结果基本一致。独立样本 T 检验表明,芒萁侵入裸地提高变形菌门的相对丰度,而降低绿弯菌门的相对丰度,这是因为变形菌门不仅可以参与土壤生态系统的碳循环和氮循环,而且可以参与有机质的分解^[24-25],而芒萁侵入裸地恰好改善以上土壤因素。其次,有报道称绿弯菌门可进行光能自养^[26],并可在养分较贫瘠的土壤中大量存在^[27],芒萁侵入裸地大面积覆盖地表,减小地表光照强度,同时改善土壤养分条件,从而破坏绿弯菌门适宜的生存环境。本研究还发现,酸杆菌门和嗜酸杆菌在芒萁侵入区和非侵入区均有较高比例的分布,这是因为研究区土壤均呈酸性,酸杆菌门和嗜酸杆菌通常在低 pH 的贫营养条件下生长^[28]。值得注意的是芒萁侵入裸地显著提高土壤根瘤菌目和慢生根瘤菌属的相对丰度。

王文晓等^[29]研究结果也表明,相比于裸地,沙冬青生长区的根瘤菌目和慢生根瘤菌属的相对丰度显著增加。同时有学者^[30]研究表明,植物根系可与根瘤菌目和慢生根瘤菌属相结合,将空气中的分子态氮转化为植物可直接利用的氮素,因此推断芒萁侵入裸地后可与根瘤菌目和慢生根瘤菌属结合,增加自身可直接利用的氮素,这也可能是芒萁侵入裸地可正常生长繁殖的原因之一。芒萁侵入裸地显著提高 Chao 和 ACE 指数,即提高土壤菌群物种数,这是由于芒萁侵入改善土壤生态环境,从而增加差异细菌物种。此外,PCoA 结果表明,芒萁侵入区和非侵入区土壤细菌群落结构存在显著差异($p < 0.05$),这一结果在一定程度上说明土壤细菌群落物种组成是基于特定环境类型而衍生的^[31],因此芒萁侵入裸地改善土壤理化性质是导致细菌群落结构差异的主要原因。

有研究^[32]表明,土壤细菌与环境因子的关联分析,可更好地了解影响细菌群落组成的关键环境因子。本研究发现,土壤 pH、全碳、有机质、土壤含水率和土壤容重是影响土壤细菌组成的关键土壤因子,这与其他学者^[33-34]的研究基本一致。在本研究中芒萁侵入红壤退化裸地恰好改善与土壤细菌组成密切相关的土壤因子,因此芒萁侵入退化裸地增加优势菌群的相对丰度,降低贫营养菌群的相对丰度。此外,芒萁侵入区和非侵入区的优势菌群受土壤因子影响较大,而丰度较小的菌群受影响较小。这可能是由于特定土壤环境对应特定的优势菌群,使其两者联系更加紧密^[35],对土壤理化性质变化的响应更加强烈,所以受土壤因子的影响较大。

土壤细菌功能丰富,在土壤养分循环中起重要作用,FARPOTAX 可以较好地预测土壤细菌群落的生物化学过程,揭示芒萁侵入对土壤养分循环的影响。本研究发现,化能异养、好氧化能异养和纤维素分解为侵入区和非侵入区土壤细菌的主要功能类型。化能异养、好氧化能异养这 2 种功能被认为是最常见的生态系统功能,且与土壤碳循环密切相关^[36]。芒萁侵入裸地显著提高化能异养和好氧化能异养功能丰

度,表明有更高比例的细菌参与碳循环,其中化能异养和好氧化能异养细菌所需碳源主要来自有机物^[37],而芒萁侵入裸地增加的凋落物极大丰富有机物含量,提供充足碳源。芒萁侵入裸地显著提高纤维素分解细菌功能丰度,芒萁叶片存在大量的纤维素,凋落后可为纤维素分解功能菌提供原料。芒萁侵入裸地提高固氮功能丰度,这表明芒萁分布区土壤细菌固氮能力较强,可为芒萁生长提供稳定氮源。光合作用细菌功能丰度在非侵入区较高,这是因为裸地光照条件较好,符合光合作用细菌的生存条件。此外,本研究通过相关性分析发现,土壤含水量、全碳、有机质和土壤容重是影响土壤细菌功能类型变化的主要因素,说明芒萁侵入裸地可通过改变土壤生态环境而改变菌群功能。

4 结论

芒萁侵入裸地可以有效改善土壤理化性质,特别是提高土壤全碳、全氮、有机质、含水率,并且降低了土壤容重;芒萁的侵入显著改变退化裸地土壤细菌群落结构,提高土壤细菌群落的多样性和细菌功能丰度;土壤细菌群落的多样性和群落结构受土壤理化性质变化的驱动,主要受土壤 pH、全碳、有机质、土壤含水率和土壤容重的影响,而土壤理化性质的改变又取决于芒萁的侵入。总体表明,芒萁侵入退化裸地可改善土壤理化性质,为细菌提供一个良好的生存环境,对土壤细菌群落多样性及其功能有积极作用,为后续植被恢复提供物质基础。

参考文献:

- [1] 汪水前.福建省长汀县不同土地利用方式下的坡地侵蚀特征[J].水土保持学报,2020,34(6):84-88.
- [2] 胡晓倩,李忠武,陈佳,等.南方红壤丘陵区退耕还林还草工程土壤保持效应评估[J].水土保持学报,2020,34(6):95-100.
- [3] 张煜,张旭,邱子豪,等.芒萁的生态学与资源利用研究进展[J].草业科学,2021,38(8):1525-1536.
- [4] 王瑞宏,贾彤,曹苗文,等.铜尾矿坝不同恢复年限土壤理化性质和酶活性的特征[J].环境科学,2018,39(7):3339-3348.
- [5] 王安宁,黄秋娟,李晓刚,等.冀北山区不同植被恢复类型根际土壤细菌群落结构及多样性[J].林业科学,2019,55(9):130-141.
- [6] 戴雅婷,闫志坚,解继红,等.基于高通量测序的两种植被恢复类型根际土壤细菌多样性研究[J].土壤学报,2017,54(3):735-748.
- [7] 张浩,吕茂奎,谢锦升.红壤侵蚀区芒萁对土壤微生物群落结构的影响[J].生态学报,2018,38(5):1639-1649.
- [8] 孙建平,刘雅辉,左永梅,等.盐地碱蓬根际土壤细菌群落结构及其功能[J].中国生态农业学报,2020,28(10):1618-1629.
- [9] 孙沛沛,钱朝菊,尹晓月,等.半干旱区沙地蒿类植被建成对土壤细菌的影响[J].生态学报,2020,40(16):5783-5792.
- [10] 王佳佳,张明如,伊力塔,等.光照和氮素对芒萁克隆繁殖特性及生物量分配的影响[J].浙江农林大学学报,2021,38(1):74-83.
- [11] 王敬哲,陈志强,陈志彪,等.南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应[J].生态学报,2020,40(3):900-909.
- [12] 张煜,张旭,邱子豪,等.芒萁的生态学与资源利用研究进展[J].草业科学,2021,38(8):1525-1536.
- [13] 李宗勋,李启艳,侯晓龙,等.不同自然降雨等级下不同郁闭度马尾松林的水土流失特征[J].水土保持学报,2020,34(1):27-33,40.
- [14] 黄智军,刘青青,侯晓龙,等.长汀不同郁闭度马尾松林降雨淋溶养分输入特征[J].森林与环境学报,2018,38(2):129-134.
- [15] 伍海兵,方海兰,彭红玲,等.典型新建绿地上海辰山植物园的土壤物理性分析[J].水土保持学报,2012,9(6):85-90.
- [16] 国家林业局.中华人民共和国林业行业标准:森林土壤分析方法[M].北京:中国标准出版社,2000.
- [17] Xu N, Tan G, Wang H, et al. Effect of biochar additions to soil on nitrogen leaching, microbial biomass and bacterial community structure[J]. European Journal of Soil Biology, 2016, 74: 1-8.
- [18] Loeppmann S, Blagodatskaya E, Pausch J, et al. Substrate quality affects kinetics and catalytic efficiency of exo-enzymes in rhizosphere and detritusphere[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 92: 111-118.
- [19] Pablo C P, Piotr T, Nicholas C C, et al. Characterizing understory vegetation in Mediterranean forests using full-waveform airborne laser scanning data[J]. Remote Sensing of Environment, 2018, 217: 400-413.
- [20] 王昭艳,左长清,曹文洪,等.红壤丘陵区不同植被恢复模式土壤理化性质相关分析[J].土壤学报,2011,48(4):715-724.
- [21] 宋影,辜夕容,严海元,等.中亚热带马尾松林凋落物分解过程中的微生物与酶活性动态[J].环境科学,2014,35(3):1151-1158.
- [22] 李晓娜,王超,张微微,等.京郊荒滩地短期植被恢复对土壤理化性质及微生物群落结构的影响[J].水土保持学报,2019,33(5):343-348,357.
- [23] 成艳红,王馨悦,林小兵,等.稻草覆盖和香根草篱措施下坡耕地红壤细菌群落结构特征及其影响因素[J].土壤,2021,53(3):522-528.
- [24] 陈孟立,曾全超,黄懿梅,等.黄土丘陵区退耕还林还草对土壤细菌群落结构的影响[J].环境科学,2018,39(4):1824-1832.
- [25] 刘洋,黄懿梅,曾全超.黄土高原不同植被类型下土壤细菌群落特征研究[J].环境科学,2016,37(10):3931-3938.
- [26] Hanada S, Pierson B K. The family chloroflexaceae[J]. Springer New York, 2006, 7: 815-842.

子排放特征研究[J].农业环境科学学报,2020,39(6):1321-1331.

[11] 中国科学院南京土壤研究所.土壤理化分析[M].上海:上海科学技术出版社,1978:466-532.

[12] 鲍士旦.土壤农化分析[M].3 版.北京:中国农业出版社,2000:49-192.

[13] 田圣贤,冯盼,杨山,等.东北阔叶红松林腐殖质层土壤阳离子交换性能及其主要影响因素[J].生态学杂志,2018,37(9):2549-2558.

[14] 张倩,高明,徐畅,等.施氮对紫色土硝酸根和盐基离子耦合迁移的影响[J].水土保持学报,2013,27(1):111-115.

[15] 冯欢,张俊岭,张风华.不同复垦模式对土壤团聚体及水溶性阳离子的影响[J].水土保持研究,2018,25(6):94-99,108.

[16] 叶彦辉,刘云龙,韩艳英,等.氮沉降对西藏高山灌丛草甸土壤理化性质的短期影响[J].草地学报,2017,25(5):973-981.

[17] 邢旭光,马孝义,康端刚.盐阳离子类型及浓度对土壤持水及干缩开裂的作用效果[J].农业工程学报,2016,32(9):115-122.

[18] 宁应之,张惠茹,王芳国,等.模拟氮沉降对高寒草甸土壤纤毛虫群落的影响[J].生态环境学报,2018,27(1):1-9.

[19] 郭群.氮添加对内蒙古温带典型草原土壤的酸化效应及水分的影响[J].应用生态学报,2019,30(10):3285-3291.

[20] 汪文强,王子芳,高明,等.施氮对紫色土交换性酸及盐基饱和度的影响[J].水土保持学报,2014,28(3):138-142.

[21] 白雪,农梦玲,龙鹏宇,等.蔗田滴灌施肥土壤甲烷排放通量与活性有机碳含量的关系[J].华南农业大学学报,2020,41(3):31-37.

[22] 熊子怡,郑杰炳,王丹,等.不同施肥条件下紫色土旱坡地可溶性有机碳流失特征[J].环境科学,2021,42(2):967-976.

[23] 郭亚兵,毛晋花,王聪,等.氮、磷添加对热带森林土壤氮转化及损失影响的研究进展[J].生态学杂志,2021,40(10):3339-3354.

[24] 胡宗达,刘世荣,刘兴良,等.川西亚高山天然次生林不同演替阶段土壤—微生物生物量及其化学计量特征[J].生态学报,2021,41(12):4900-4912.

(上接第 187 页)

[26] 侯玉婷,南卓铜,潘小多.WRF 和 GLDAS 降水数据在黑河上游山区流域的比较与分析[J].兰州大学学报(自然科学版),2013,49(4):437-447.

[27] 陈胜品.福建省登陆台风与暴雨洪水关系分析[J].海峡科学,2010(10):173-176.

[28] 季倩倩.近 40 年西北太平洋登陆热带气旋强度变化特征研究[D]. 广东 湛江:广东海洋大学,2020.

(上接第 196 页)

[27] Davis K E R, Sangwan P, Janssen P H. Acidobacteria, Rubrobacteridae and Chloroflexi are abundant among very slow-growing and mini-colony-forming soil bacteria[J]. Environmental Microbiology,2011,13(3):798-805.

[28] 刘佳,陈晓芬,刘明,等.长期施肥对旱地红壤细菌群落的影响[J].土壤学报,2020,57(2):468-478.

[29] 王文晓,李小伟,黄文广,等.蒙古沙冬青根际土壤细菌群落组成及多样性与生态因子相关性研究[J].生态学报,2020,40(23):8660-8671.

[30] Li J Y, Fu Y L, Pike S M, et al. The Arabidopsis nitrate transporter NRT1.8 functions in nitrate removal from the xylem sap and mediates cadmium tolerance[J].Plant Cell,2010,22(5):1633-1646.

[31] 刘坤和,薛玉琴,竹兰萍,等.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[J].环境科学,2022,43(3):1620-1629.

[32] Zhang Y G, Liu X, Cong J, et al. The microbially mediated soil organic carbon loss under degenerative succession in an alpine meadow[J].Molecular Ecology,2017,26(14):3676-3686.

[33] 张仲富,喻庆国,王行,等.植物群落和土壤理化性质对碧塔海湿地土壤细菌群落的影响[J].应用生态学报,2021,32(6):2199-2208.

[34] 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[J].环境科学,2022,43(4):2182-2191.

[35] Hou X L, Han H, Tigabu M. et al. Changes in soil physico-chemical properties following vegetation restoration mediate bacterial community composition and diversity in Changting, China[J].Ecological Engineering,2019,138:171-179.

[36] Rivett D W, Thomas B. Abundance determines the functional role of bacterial phylotypes in complex communities[J].Nature Microbiology,2018,3(7):767-772.

[37] 肖筱怡,靳振江,冷蒙,等.岩溶与非岩溶区水稻土团聚体细菌群落结构和功能类群比较[J].环境科学,2022,43(7):3865-3875.