

# 我国中亚热带毛竹林土壤微生物群落的空间分布特征及其影响因素<sup>①</sup>

周 赛<sup>1,2</sup>, 梁玉婷<sup>1</sup>, 张厚喜<sup>1,2</sup>, 庄舜尧<sup>1</sup>, 孙 波<sup>1\*</sup>

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008; 2 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘 要:** 针对我国中亚热带毛竹林主要分布区, 在福建、浙江、湖南、江西沿经度和纬度设置 2 个采样带, 从 5 个县(市)采集了 15 个表层(0~20 cm)土样和 15 个土壤剖面(0~60 cm) 利用磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acids, PLFAs)和聚合酶链式反应-变性梯度凝胶电泳(polymerase chain reaction-denaturing gradient gel electrophoresis, PCR-DGGE)方法研究毛竹林土壤微生物群落空间分布特征与剖面分布特征。结果表明: 毛竹林表层土壤微生物生物量和细菌  $\alpha$  多样性指数的地带性变化趋势不显著, 但不同地点的土壤微生物群落结构存在显著差异; 气候因子和土壤理化性质共同影响了土壤微生物的群落结构, 但气候因子的影响随土壤剖面深度增加而减弱。毛竹林土壤细菌  $\beta$  多样性与距离之间存在显著的衰减关系, 表层(0~20 cm)土壤细菌群落结构相似度( $\beta$  多样性)随空间距离的衰减速率低于亚表层(20~40 cm)土壤, 这可能与毛竹林根系的影响有关。总体上, 环境选择和扩散限制共同影响了毛竹林土壤微生物的空间分布状况。

**关键词:** 土壤微生物结构;  $\alpha$  多样性;  $\beta$  多样性; 毛竹林; 区域尺度; 距离-衰减关系

中图分类号: Q938

土壤微生物极其丰富, 其群落结构和多样性影响了土壤有机质分解、养分循环和保持、植物多样性变化, 从而影响了生态系统功能<sup>[1]</sup>。土壤微生物的选择、漂移、扩散和变异过程决定了其地理分布<sup>[2]</sup>。目前对于生物空间分布机制有两种假说: 一是基于扩散限制的“区域”假说(物种迁入和灭绝之间的平衡), 另一个是基于环境选择的“生境异质性”假说(生境的多样性)<sup>[3]</sup>。在自然环境下, 气候、植被、土壤性质及土地利用方式等因素均影响了土壤微生物群落结构在时间和空间上的变化。近年来在不同空间尺度的研究发现, 土壤微生物具有显著的地域性分布特点, 土壤微生物随着地理距离或 pH、植被等环境因子呈现出明显的地带性分布规律<sup>[4]</sup>。Griffith 等<sup>[5]</sup>对英国土壤微生物分布的调查发现, 土壤酸性越强的地区植被种类差异越大, 土壤微生物群落间的差异(即  $\beta$  多样性)也就越大。Ranjard 等<sup>[6]</sup>对法国土壤微生物分布的研究发现, 生境异质性特征决定了土壤细菌群落的相似度, 土壤细菌多样性变化速率随其生境变化速率的增大而增大。针对不同地区森林土壤微生物多样性的研

究发现, 土壤 pH 是驱动其变化的主要因子<sup>[7]</sup>。Wu 等<sup>[8]</sup>对中国东部自然林地土壤微生物的调查也发现其组成差异主要与土壤 pH 有关。由于不同区域森林组成和土壤类型不同, 因此在目前的研究中很难区分植被类型和土壤条件对微生物组成的相对作用。如果在区域尺度上选择相似的森林植被和土壤类型, 可以研究土壤微生物是否仍然具有空间分布格局, 分析哪些环境因子影响土壤微生物的分布, 而分布在我国南方红壤丘陵区的竹林可以提供一个可比较的森林生态系统类型。

竹林是我国南方丘陵山区最主要的经济林种之一, 具有分布广、根系发达、再生能力强、速生丰产、经济价值高等特点, 在水土保持、植被恢复和土壤肥力提升等方面起着重要作用, 是发展丘陵立体种植业的重要林种。毛竹(*Phyllostachys pubescens*)是竹林中最主要的类型, 我国约有毛竹 386 万  $\text{hm}^2$ , 占竹林面积的 71.9%, 其分布以武夷山脉为中心, 北至皖南, 南至闽南, 西至川东丘陵区, 其中福建、浙江、湖南、江西 4 省是最主要的毛竹产区, 占 65% 以上<sup>[9]</sup>。本

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05070303)、国家重点基础研究发展规划项目(2014CB441003)和科技基础性工作专项(2012FY111800)资助。

\* 通讯作者(bsun@issas.ac.cn)

作者简介: 周赛(1989—), 女, 江苏江阴人, 硕士研究生, 主要从事土壤生态学研究。E-mail: szhou@issas.ac.cn

文在浙、闽、湘、赣 4 省沿经度带和纬度带选取典型产毛竹大县(市),研究毛竹林土壤微生物的地理分布格局,分析影响土壤微生物分布的重要环境因子,为研究毛竹林生态系统的养分循环过程及其生态服务功能提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 采样区概况

本研究在毛竹林主要分布区(浙江、福建、江西、湖南)沿南北方向(25.02°~28.94°N)及东西方向(112.21°~119.19°E)选取 5 个采样点(图 1)。由北向南分别为龙游-建瓯-华安,由西向东为桃江-奉新-龙

游,南北距离约 470 km,东西距离约 670 km。由北向南年均温增加约 3.9 ,由西向东年均温相近,5 个采样点的年均降水量在 1 600 mm 左右。

### 1.2 采样方法

调查采样时间为 2011 年 9—10 月,选择上述 5 个产毛竹大县(市)(作为 5 个采样点),每个县(市)选择 3 个乡(镇)(作为 3 个重复),在每个乡(镇)中选取 1 个纯毛竹林采样地,所选采样地为海拔高度相似(100~250 m)的粗放经营自然毛竹林。每个采样地面积为 100 m<sup>2</sup>(10 m × 10 m),在每个采样点采集表层(0~20 cm)土壤混合样,共采集 15 个表土样用于分析土壤微生物群落组成的空间分布特征。

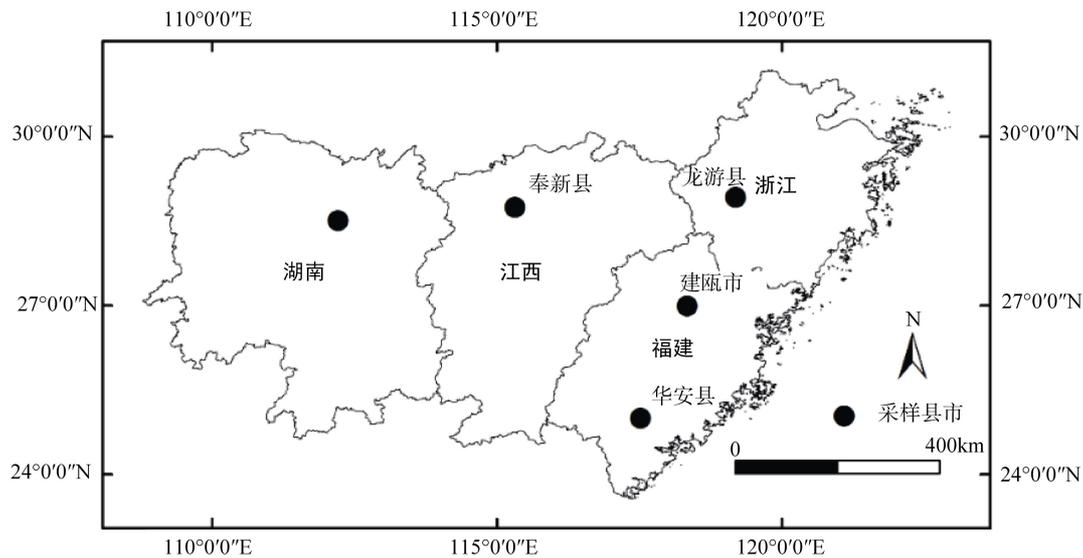


图 1 毛竹林土壤剖面采样点的分布

Fig. 1 Distribution of soil sampling sites in Moso bamboo forests

表 1 不同土壤采样点的区域气候条件

Table 1 Regional climate conditions for different soil sampling sites

采样点	经纬度	平均海拔(m)	年均温度( )	年均降水量(mm)
浙江龙游	119.19°E, 28.94°N	248	17.1	1 602
福建建瓯	118.34°E, 27.01°N	250	19.3	1 670
福建华安	117.52°E, 25.02°N	204	21.0	1 618
江西奉新	115.32°E, 28.76°N	109	17.3	1 612
湖南桃江	112.21°E, 28.53°N	106	16.6	1 569

在每个县(市)选择 1 个乡(镇),选择相近的 3 个毛竹林采样地,每个采样地面积为 100 m<sup>2</sup>(10 m × 10 m),每个样地挖取 1 个土壤剖面,每个剖面采集 3 个土层(0~20、20~40 和 40~60 cm)的样品,共采集 15 个土壤剖面 45 个土样用于分析土壤细菌群落结构的剖面分布特征。由于每个乡(镇)的 3 个毛竹林采样地距离近,在分析毛竹林土壤剖面细菌群落的相似性与空间距离关系中看作一个点。

表层土壤和剖面分层土壤均采集 1 kg 左右的土壤混合样品,分取 200 g 用于土壤微生物分析,其余用于土壤理化性质分析。土壤样品置于低温保温箱中尽快运至实验室,保存于 -20 冰箱中待用。

### 1.3 分析方法

土壤 pH 采用玻璃电极测定,水土比 2.5 : 1;土壤含水量采用烘干法测定;全氮采用半微量开氏法测定;全磷采用碳酸钠熔融法测定;有机质采用重铬酸

钾氧化法测定<sup>[10]</sup>。

土壤微生物群落组成采用磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acid analysis, PLFAs)分析法,用修改后的 Bligh-Dyer 法提取<sup>[11-12]</sup>,应用 MIDI Sherlock 微生物鉴定系统(MIDI, Newark, DE, USA)分析其组成。19:0 脂肪酸甲酯(FAME)作为内标加入样品按照峰面积比值定量分析 PLFA 的含量。细菌特征 PLFAs 包含 i14:0、a15:0、i15:0、a17:0、cy17:0、i17:0、17:0、i16:0、16:1 $\omega$ 7c、17:1 $\omega$ 8c、18:1 $\omega$ c、19:1 $\omega$ 11c、18:1 $\omega$ 7c 和 cy19:0,其中 i14:0、i15:0、i16:0、i17:0、a15:0 和 a17:0 划分为革兰氏阳性细菌(G<sup>+</sup>),而 16:1 $\omega$ 7c、17:1 $\omega$ 8c、18:1 $\omega$ 5c、18:1 $\omega$ 7c、19:1 $\omega$ 11c、cy17:0 和 cy19:0 归为革兰氏阴性细菌(G<sup>-</sup>)。放线菌特征 PLFAs 为 10Me16:0、

10Me17:0、10Me18:0 及 10Me19:0,而真菌特征 PLFAs 为 18:1 $\omega$ 9c 和 18:2 $\omega$ 6<sup>[13-16]</sup>。

土壤细菌群落结构利用聚合酶链式反应-变性梯度凝胶电泳(polymerase chain reaction-denaturing gradient gel electrophoresis, PCR-DGGE)方法测定<sup>[17]</sup>,扩增土壤总 DNA 中的 16S rDNA V3 区后在 60% ~ 80% 变形梯度的聚丙烯酰胺凝胶上电泳 16 h,利用凝胶成像仪获得 DGGE 图谱。土壤细菌 PCR-DGGE 反应体系见表 2。DGGE 指纹图谱采用美国 Bio-rad 成像系统进行成像,采用 Quantity one 和 Image lab 进行泳道和条带定量分析。根据图谱条带迁移位置及平均光密度(average peak)计算出 Simpson 多样性指数<sup>[18]</sup>。

表 2 分析土壤细菌结构的聚合酶链式反应-变性梯度凝胶电泳(PCR-DGGE)反应体系及引物序列  
Table 2 The primer sequences and PCR-DGGE systems for analyzing soil bacterial community structure

试验项目	试验条件	条件设置	试验项目	试验条件	条件设置
PCR 体系	引物 1(20pmol/ $\mu$ l)	0.6 $\mu$ l	PCR 条件	预变性	95 /5min
	引物 2(20pmol/ $\mu$ l)	0.6 $\mu$ l		循环	[94 /30s, 52 /30s, 72 /45s]30 次循环
	4 $\times$ dNTP(2.5mmol/l)	0.6 $\mu$ l		延伸	72 /10min
	Taq 酶(5U/ $\mu$ l)	0.3 $\mu$ l		退火	4 /10min
	10 $\times$ Buffer	3 $\mu$ l	DGGE	浓度梯度	60%~80%
	ddH <sub>2</sub> O	22.5 $\mu$ l		电泳条件	70V/16h
	土壤总 DNA	0.6 $\mu$ l		染色剂	Gel Red
	Mg <sup>2+</sup> (25mmol/l)	1.8 $\mu$ l		染色时间	20 min

注：引物 1 “GC-338F”序列：5'- ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3'；引物 2 “534R”序列：5'- ATTACCGCGGCTGCTGGC-3'；GC 发夹结构：5'-CGCCCGCCGCGCGCGGGCGGGGGCGGGGGCACGGGGGC-3'。

#### 1.4 数据分析方法

生物多样性测定包括局域群落内、局域群落间和区域(大陆)群落间 3 个空间尺度,分别用  $\alpha$  多样性、 $\beta$  多样性、 $\gamma$  多样性表征<sup>[19]</sup>。本研究采样尺度为区域尺度,选择  $\alpha$  多样性指数(Simpson 指数)表征局域均匀生境下群落内的物种多样性,选择  $\beta$  多样性指数(Jaccard 指数)表征群落物种多样性沿着环境梯度变化的速率。

Simpson 指数计算公式为：

$$1/D = \sum_{i=1}^s \frac{N(N-1)}{n_i(n_i-1)} \quad (1)$$

式中： $S$  为所测得全部物种数； $n_i$  为第  $i$  个物种中所含的个体数， $N$  为总的个体数量。

Jaccard 指数计算公式为：

$$C_j = \frac{c}{a+b-c} \quad (2)$$

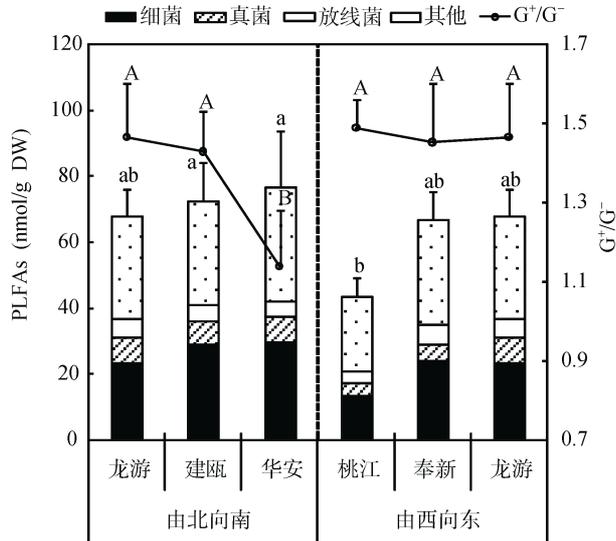
式中： $a$ 、 $b$  为两群落的物种数； $c$  为两群落共有的物种数； $C_j$  表征了群落相似度。

基于 SPSS19.0,利用方差分析法(ANOVA)和 LSD 法( $P < 0.05$ )进行数据差异显著性分析,采用偏相关分析和皮尔逊相关系数法(Pearson)进行相关分析。多样性指数(Simpson 指数和 Jaccard 指数)、Mantel 和偏 Mantel 检验、典范对应分析(Canonical correspondence analysis, CCA)使用 R 语言 Vegan 生态学函数包进行运算。

## 2 结果与分析

### 2.1 毛竹林表层土壤微生物群落结构及其影响因素

在表层土壤(0 ~ 20 cm)中,微生物群落的 PLFAs 种类丰富,共检测到 39 种,其中有 22 种存在于所有样品中。土壤优势 PLFAs 由 16:00、18:00、15:0 iso、18:1 $\omega$ 9c 和 19:0 cyclo  $\omega$ 8c 组成,占总 PLFAs 的 56.3%。表层土壤中细菌含量最高,约占微生物总生物量的 35.7%,真菌与放线菌含量接近,约占总量的 9.5% 和 7.6%(图 2)。土壤总 PLFAs 从北至南(龙游-建瓯-华安)和从西向东(桃江-奉新-龙游)均有上升趋势,但



(不同小写字母表示不同地点表层土壤的总 PLFAs 间差异显著 ( $P < 0.05$ )；不同大写字母表示不同地点表层土壤的  $G^+/G^-$  值间差异显著 ( $P < 0.05$ )

图 2 不同地点毛竹林表层土壤微生物的磷脂脂肪酸 (PLFAs)总量及革兰氏阳性细菌/革兰氏阴性细菌比值 ( $G^+/G^-$ )

Fig. 2 Total PLFAs for microbial biomass, the ratio of  $G^+$  to  $G^-$  biomass in surface soils in Moso bamboo forests from different sites

不同地点间差异不显著。不同地点的毛竹林表层土壤  $G^+/G^-$  (革兰氏阳性细菌对革兰氏阴性细菌的比值)由北向南呈下降趋势，由西向东无显著性差异。

表层土壤的理化分析结果显示，毛竹林土壤较酸，pH 介于 4.2 ~ 4.7；有机质含量高，达到 30 ~ 40 g/kg；而全氮和全磷的含量较低，分别为 1.4 g/kg 和 0.35 g/kg 左右(表 3)。利用相关性分析检验气候和土壤理化性质对微生物生物量的影响，结果显示，年均温和年均降水量与竹林土壤微生物总生物量( $r = 0.534, P < 0.05$ ； $r = 0.540, P < 0.05$ )和细菌类群生物量( $r = 0.598, P < 0.05$ ； $r = 0.605, P < 0.05$ )呈显著正相关；放线菌与土壤全磷( $r = 0.585, P < 0.05$ )呈显著正相关； $G^+/G^-$  值与年均温呈显著负相关( $r = -0.650, P < 0.01$ )。

利用典范对应分析(CCA)方法分析环境因子对毛竹林表层土壤微生物群落的影响，结果显示，前两个排序轴的环境因子总共解释了土壤微生物群落 70.6% 的变异(图 3)。方差分析结果表明，土壤微生物群落结构与采样地年均温( $P < 0.01$ )、土壤含水量( $P < 0.05$ )、pH( $P < 0.01$ )及有机质含量( $P < 0.05$ )呈显著相关，说明气候与土壤因子共同影响了毛竹林表层土壤微生物的群落结构。

表 3 不同地点毛竹林表层土壤的基本理化性质

Table 3 Physical and chemical properties of surface soil in moso bamboo forests from different sites

采样点	pH	土壤含水率(%)	有机质(g/kg)	全氮(g/kg)	全磷(g/kg)
浙江龙游	4.48 ± 0.37 a	21.72 ± 3.32 a	42.61 ± 3.17 a	1.47 ± 0.24 a	0.43 ± 0.10 a
福建建瓯	4.37 ± 0.13 a	24.60 ± 3.92 a	37.28 ± 8.53 a	1.64 ± 0.33 a	0.34 ± 0.16 a
福建华安	4.57 ± 0.12 a	24.92 ± 1.87 a	34.43 ± 4.13 a	1.06 ± 0.23 a	0.32 ± 0.14 a
江西奉新	4.49 ± 0.08 a	24.92 ± 1.31 a	38.27 ± 4.58 a	1.77 ± 0.44 a	0.41 ± 0.01 a
湖南益阳	4.23 ± 0.11 a	19.36 ± 3.40 a	30.91 ± 1.25 a	1.16 ± 0.13 a	0.25 ± 0.03 a

注：表内数值为平均值 ± 标准差；不同小写字母表示不同采样点间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

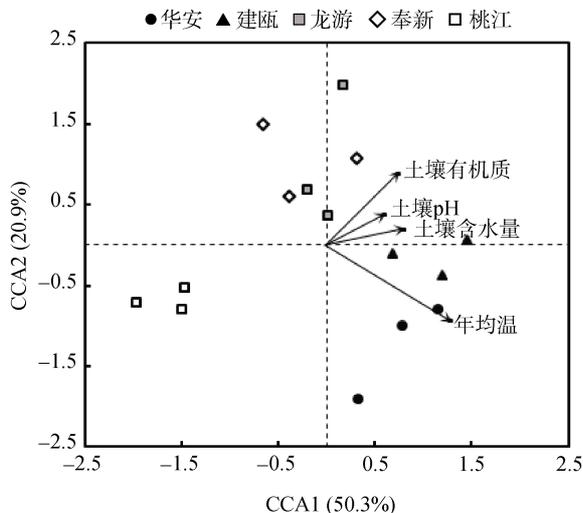
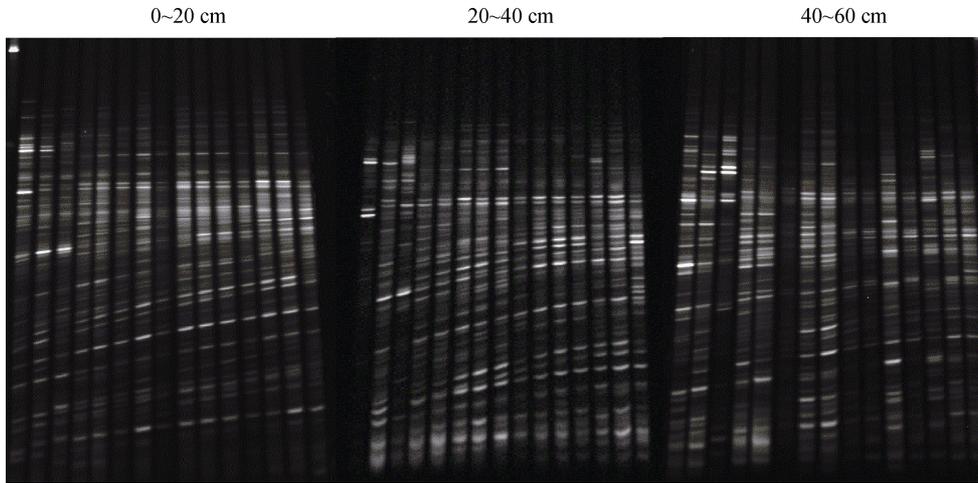


图 3 不同地点毛竹林表层土壤的微生物群落与环境因子关系的典范对应分析

Fig. 3 Canonical correspondence analysis (CCA) illustrating relationship between environmental variables and microbial community structure in surface soil in moso bamboo forests

## 2.2 毛竹林土壤剖面中细菌群落多样性及其影响因素

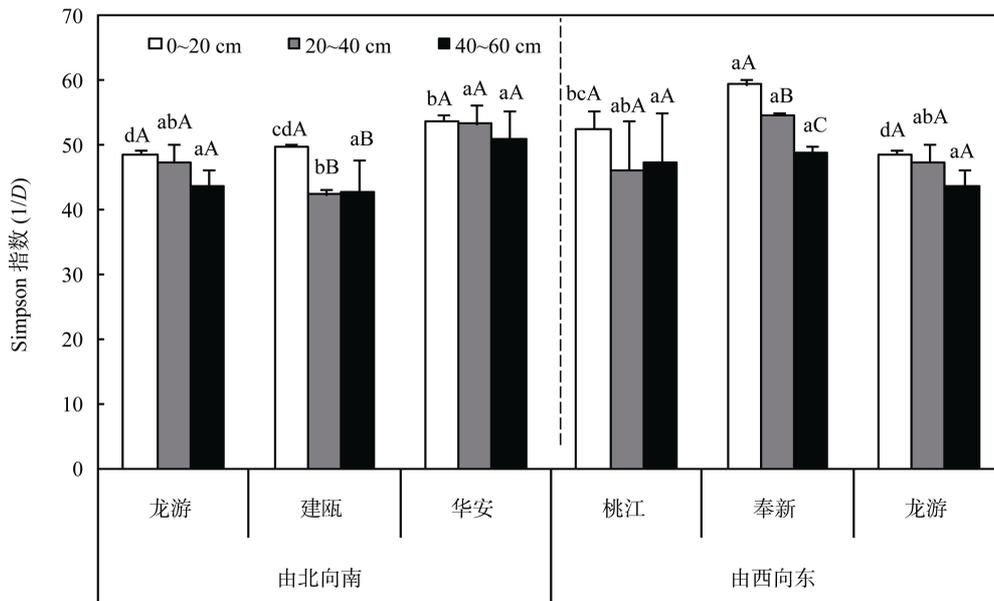
针对占微生物总生物量比例较高的细菌，分析毛竹林不同剖面深度土壤细菌群落的结构特征。细菌 DGGE 谱图(图 4)显示，不同泳道上条带分布状况较为相似，但条带亮度有所不同。不同采样点相同深度的土壤剖面中，细菌  $\alpha$  多样性 (Simpson 指数)沿南北或东西方向没有显著的地带性变化规律，但不同地点间表现出显著差异，奉新最高，龙游最低。在同一地点不同深度的土层中，细菌群落  $\alpha$  多样性大多没有显著性差异，有 2 个采样点(建瓯、奉新)表层细菌群落的  $\alpha$  多样性大于下层(图 5)。多因素方差分析表明采样地点( $F = 7.96, P < 0.001$ )和土层深度( $F = 15.6, P < 0.001$ )对细菌  $\alpha$  多样性有显著影响。



(从右到左分别为龙游、建瓯、华安、奉新、益阳，每个采样点有 3 个重复样本)

图 4 不同剖面深度毛竹林土壤细菌群落的变性梯度凝胶电泳(DGGE)谱图

Fig. 4 DGGE fingerprint atlas of bacterial communities in different layers of soil profiles in moso bamboo forests



(不同小写和大写字母分别表示不同采样点同一剖面深度间、相同采样点不同剖面深度间差异显著( $P < 0.05$ ))

图 5 不同剖面深度毛竹林土壤细菌群落的 Simpson 指数

Fig. 5 Simpson diversity indexes of bacterial communities in different layers of soil profiles in moso bamboo forests

从  $\beta$  多样性看，随着采样点间距离增加，不同毛竹林土壤剖面中细菌群落的 Jaccard 指数(群落相似度)降低，说明土壤细菌群落结构的差异增大(图 6)。采用线性方程拟合 Jaccard 指数与距离的关系，随着土壤剖面深度的增加，方程的拟合度(决定系数  $R^2$ )下降。3 个土层的拟合方程分别为： $y = -0.220x + 1.44$ ， $R^2 = 0.486$ ， $P < 0.001$  (0 ~ 20 cm)； $y = -0.267x + 1.51$ ， $R^2 = 0.322$ ， $P < 0.001$  (20 ~ 40 cm)； $y = -0.191x + 1.25$ ， $R^2 = 0.251$ ， $P < 0.001$  (40 ~ 60 cm)。从拟合线性方程的斜率看，在采样区域范围内(最大距离 670 km)亚表层土壤(20 ~ 40 cm)的斜率最大， $\beta$  多样性下降趋势最快，而下层土壤(20 ~ 40 cm)的斜率最小。

从毛竹林土壤理化性质看，随着土层深度的增加，土壤有机质含量迅速降低，全氮含量也有明显下降，土壤含水率和全磷含量下降趋势不显著，pH 略有升高但变化不显著(表 4)。基于 Mantel 检验对影响土壤剖面细菌群落结构的环境因子分析表明，不同剖面层次的细菌群落均与土壤 pH 和年均降水量显著相关；此外，表层(0 ~ 20 cm)土壤细菌群落结构受年均温的显著影响，中层(20 ~ 40 cm)土壤细菌与土壤总氮和含水量显著相关。总体而言，气候因子对中、上层土壤的细菌群落结构影响较大，对下层(40 ~ 60 cm)土壤的影响较小；土壤理化性质对中层(20 ~ 40 cm)土壤的细菌群落结构影响较大，对上层和下层土壤没有显著影响(表 5)。

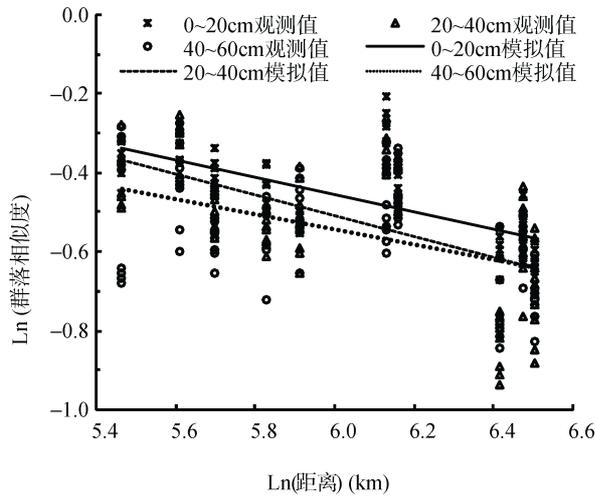


图 6 不同剖面深度毛竹林土壤细菌群落相似度(Jaccard 指数)与空间距离的关系

Fig. 6 The distance-decay relationships of similarity among soil bacterial communities (Jaccard index) in different layers of soil profiles in moso bamboo forests

### 3 讨论

#### 3.1 气候因子对毛竹林土壤微生物的影响

本研究中,对毛竹林表层土壤微生物的 PLFAs 分析结果显示,气候因子(年均温和年均降水量)显著影响了微生物群落结构。从北至南,随着采样点纬度的降低,年均温度从 17℃ 上升为 21℃,毛竹林微生物总 PLFAs 呈现增长的趋势,年均温和年均降水量影响了竹林土壤微生物的总生物量,而年均温显著影响了微生物群落的结构。这可能是由于大气温度上升引起土壤温度的上升,导致微生物生长代谢速率增加<sup>[20]</sup>,从而提高了土壤微生物的生物量。此外,气温和降水的变化改变了竹林土壤的一些理化性状,如水分可利用性、pH、碳氮含量等,间接影响了微生物的群落结构<sup>[21]</sup>。已有研究证明,改变大气温度和降水条件,土壤微生物群落结构发生显著变化<sup>[22]</sup>,

表 4 不同剖面深度毛竹林土壤的基本理化性质  
Table 4 Physical and chemical properties of different layers of soil profiles in moso bamboo forests

性质	剖面深度(cm)	浙江龙游	福建建瓯	福建华安	江西奉新	湖南益阳
pH	0~20	4.68 ± 0.68 aA	4.39 ± 0.39 abB	4.39 ± 0.39 abA	4.53 ± 0.53 abA	4.19 ± 0.19 bA
	20~40	4.66 ± 0.66 aA	4.52 ± 0.52 aAB	4.52 ± 0.520 aA	4.59 ± 0.59 aA	3.99 ± 0.99 bA
	40~60	4.62 ± 0.62 aA	4.84 ± 0.84 aA	4.53 ± 0.530 aA	4.74 ± 0.74 aA	3.96 ± 0.96 bA
含水率 (%)	0~20	21.3 ± 1.48 bcA	28.3 ± 8.28 aA	27.7 ± 7.72 aA	24.4 ± 4.77 abA	19.4 ± 9.40 cA
	20~40	20.5 ± 0.57 bA	26.7 ± 6.60 aA	25.5 ± 5.60 aA	20.6 ± 0.23 bAB	17.0 ± 7.22 bA
	40~60	20.7 ± 0.37 abA	25.7 ± 5.79 aA	23.9 ± 3.91 aA	17.6 ± 7.19 bB	17.0 ± 7.79 bA
有机质 (g/kg)	0~20	34.8 ± 4.51 bcA	48.3 ± 8.43 aA	40.8 ± 0.52 abA	33.5 ± 3.27 bcA	26.8 ± 6.21 cA
	20~40	20.8 ± 0.38 bB	29.1 ± 9.53 aB	30.9 ± 0.86 aB	20.2 ± 0.17 bB	16.5 ± 6.82 bB
	40~60	15.9 ± 5.94 abB	17.0 ± 7.45 abC	19.9 ± 9.91 aC	11.7 ± 1.51 bC	11.0 ± 0.79 bB
全氮 (g/kg)	0~20	1.47 ± 0.30 bA	2.15 ± 0.18 aA	1.43 ± 0.47 bA	1.33 ± 0.27 bA	1.26 ± 0.01 bA
	20~40	0.93 ± 0.20 bB	1.38 ± 0.02 aB	1.41 ± 0.21 aA	0.95 ± 0.18 bAB	0.77 ± 0.16 bB
	40~60	0.82 ± 0.05 aB	1.04 ± 0.06 aB	0.95 ± 0.07 aB	0.67 ± 0.17 aB	0.77 ± 0.11 aB
全磷 (g/kg)	0~20	0.39 ± 0.39 aA	0.45 ± 0.45 aA	0.64 ± 0.64 aA	0.38 ± 0.38 aA	0.25 ± 0.25 aA
	20~40	0.42 ± 0.42 aA	0.33 ± 0.33 aA	0.58 ± 0.39 aA	0.34 ± 0.05 aA	0.21 ± 0.03 aA
	40~60	0.36 ± 0.06 aA	0.19 ± 0.07 aA	0.59 ± 0.45 aA	0.34 ± 0.06 aA	0.22 ± 0.03 aA

注:表中数值为平均值 ± 标准差;不同小写字母表示不同采样点同一剖面深度样品间差异显著(P<0.05);不同大写字母表示相同采样点不同剖面深度样品间差异显著(P<0.05)。

表 5 环境因子与不同剖面深度毛竹林土壤细菌群落相关关系的 Mantel 和偏 Mantel 检验  
Table 5 The correlation between environmental variables and bacteria in different layers of soil profiles in moso bamboo forests by Mantel and partial Mantel test

土壤剖面深度(cm)	全部环境因子	全部气候因子	年均温	年均降水量	全部土壤因子	pH	全氮	含水率 (%)
0~20		0.379**	0.261*	0.347*	0.406**	0.233*		
20~40	0.416**	0.328**		0.453**		0.487**	0.289*	0.354*
40~60				0.262*		0.343*		

注:全部环境因子包括:土壤 pH、有机质、全氮、全磷、含水率、年均温和年均降水量;全部气候因子包括:年均温和年均降水量;全部土壤因子包括:土壤 pH、有机质、全氮、全磷、含水率。

细菌/真菌比例增加,微生物功能基因的组成分布也发生明显变化<sup>[23]</sup>。比较毛竹林土壤中不同微生物类群对气候变化的响应发现,细菌总量与年均温和年降水量均显著相关,但真菌和放线菌的相关性不显著。对草地土壤微生物的研究也发现,真菌和细菌对升温的反应不同<sup>[24]</sup>。同时,土壤细菌群落的  $G^+/G^-$  与年均温呈显著负相关,随温度增加,革兰氏阳性细菌( $G^+$ )所占比例下降,土壤养分环境从寡营养型向富营养型转变<sup>[25]</sup>。随着土壤温度的升高,有机质分解增加,导致易分解有机质含量下降,因此对养分缺乏环境耐受力强的革兰氏阳性细菌比例通常增加<sup>[26]</sup>。但在本研究中,毛竹林土壤有机质含量高,温度上升导致毛竹林中物质循环加速,土壤微生物获得更充足的养分,因此富营养型的革兰氏阴性细菌( $G^-$ )比例增加。

毛竹林表层土壤细菌群落同时受到年均温和年降水量的显著影响,而中、下层土壤中细菌群落仅受年降水量的显著影响。气温升高直接促进表层土壤的升温<sup>[27]</sup>,随土壤深度增加,向下传递的热量减少,因此下层土壤细菌的群落结构受年均温的影响相对较小。降雨决定了土壤的含水量和通气状况<sup>[28]</sup>,同时降雨影响了土壤养分组成及其在剖面中的迁移分布;此外,降雨还影响了毛竹根系的生长,进而间接影响了土壤微生物<sup>[29]</sup>,因此降雨影响了不同土层的细菌群落结构。

### 3.2 土壤理化性质对毛竹林土壤微生物的影响

本研究中发现土壤理化性质与微生物总生物量的相关性较低,但对微生物群落结构却有着显著影响。虽然土壤类型是影响土壤微生物多样性和群落结构的主要因素<sup>[30]</sup>,但在本研究中的毛竹林土壤类型均为红壤,土壤有机质较为丰富,土壤养分性质差异较小,同时研究区同属中亚热带季风气候区,高温多雨的水热条件适合土壤微生物生长,因此不同地点的毛竹林表层土壤微生物总生物量相对接近。

在不同地点的毛竹林表层土壤以及不同土壤剖面中,土壤 pH 均显著影响了微生物的群落结构。毛竹林分布区的红壤矿物风化淋溶强烈,养分贫瘠,酸、黏、瘦特征明显<sup>[31]</sup>,同时毛竹根系向土壤分泌有机酸,进一步加剧了土壤酸化。一般而言,pH 5~9 的环境适合微生物生长<sup>[32]</sup>,而本研究中的毛竹林土壤 pH 变幅为 3.9~4.7,土壤酸性较强,由于大部分微生物对强酸环境条件敏感,因此 pH 在强酸区的较小变化对微生物群落结构的影响程度较大。虽然毛竹林土壤全氮、有机质和水分含量也影响微生物的生长,但由于不同采样点间的差异较小,因此对微生物群落结构的影响较 pH 低。

### 3.3 土壤细菌群落多样性及距离衰减关系

在区域尺度上(浙江、福建、江西、湖南),随着采样点间距离增大(最大距离 670 km),微生物群落相似度降低,空间距离的增大限制了微生物的随机扩散,导致不同地区毛竹林土壤微生物群落间的差异增大。本研究中, $\beta$ 多样性随距离衰减的斜率为  $-0.19 \sim -0.27$ ,与盐沼沉积物中氨氧化细菌群落结构在区域尺度(70~1350 km)的变化斜率( $k = -0.27$ )相近<sup>[33]</sup>。不同毛竹林土壤剖面中, $\beta$ 多样性随距离衰减模式略有不同,这可能由于气候和植被的共同作用导致。毛竹根系发达,主要分布在 0~20 cm 土层,向表层土壤分泌了大量的有机物质(糖类、氨基酸、维生素等),与竹林凋落物和竹林蒸腾作用共同影响着土壤微生物的生存环境<sup>[34-37]</sup>;随着土壤剖面深度增加,毛竹根系分布很少,对细菌群落的影响降低<sup>[38-39]</sup>。本研究中,表层土壤受气候和植被的影响最高,但气候因子导致微生物群落趋异的作用弱于相同植被覆盖导致其趋同的作用,因此,表层土壤微生物  $\beta$ 多样性距离衰减斜率低于受植被影响相对较小的亚表层土壤。不同深度剖面土壤样品中细菌  $\alpha$ 多样性指数之间差异不显著,但其变化趋势也是表层土壤大于下层土壤,与 Agnelli 等<sup>[40]</sup>对森林土壤剖面中微生物的研究结论相似。

## 4 结论

本研究针对我国东南部毛竹林分布区,在区域尺度上(南北距离约 470 km、东西距离约 670 km),沿经度和纬度共设置了 5 个采样点,采集 0~60 cm 剖面的土壤样本,研究毛竹林土壤微生物的群落结构的分布及其影响因子。结果表明,毛竹林土壤微生物总量在区域尺度上未呈现出明显的地带性分布,但土壤微生物群落结构存在显著差异,气候因子和土壤理化性质共同影响了土壤微生物群落结构,生境异质性是空间分布的重要形成原因。随着土壤剖面深度增加,气候因子对土壤细菌群落结构的影响减弱。地理距离增大导致扩散限制,毛竹林土壤细菌群落间相似度减小,其中亚表层土壤细菌群落相似度下降最快,表层土壤由于竹林根系等的影响其距离衰减斜率低于中间层土壤。总体而言,环境选择和扩散限制共同影响了毛竹林土壤微生物的空间分布状况,竹林根系对于土壤微生物群落多样性和功能具有重要的作用。竹林生长扩散快,根系发达,在我国南方保持水土、恢复植被和提升土壤肥力等方面起着重要作用,因此深入研究不同气候、地形和管理方式下竹林微生物空

间分布格局形成机制及其生态系统功能维持机制, 可以为应对全球气候变化背景下的竹林土壤可持续管理提供理论依据。

#### 参考文献:

- [1] Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111(14): 5 266–5 270
- [2] Hanson CA, Fuhrman JA, Horner-Devine MC, Martiny JBH. Beyond biogeographic patterns: processes shaping the microbial landscape[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10: 497–506
- [3] Kallimanis AS, Mazaris AD, Tzanopoulos J, Halley JM, Pantis JD, Sgardelis SP. How does habitat diversity affect the species–area relationship? [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17: 532–538
- [4] 贺纪正, 葛源. 土壤微生物生物地理学研究进展[J]. *生态学报*, 2008, 28(11): 5 571–5 582
- [5] Griffiths RI, Thomson BC, James P, Bell T, Bailey M, Whiteley AS. The bacterial biogeography of British soils[J]. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(6): 1 642–1 654
- [6] Ranjard L, Dequiedt S, Chemidlin Prévost-Bouré N, Thioulouse J, Saby NP, Lelievre M, Maron PA, Morin FE, Bispo A, Jolivet C, Arrouays D, Lemanceau P. Turnover of soil bacterial diversity driven by wide-scale environmental heterogeneity[J]. *Nature Communications*, 2013, 4: 1 434
- [7] Fierer N, Jackson RB. The diversity and biogeography of soil bacterial communities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103: 626–631
- [8] Wu Y, Ma B, Zhou L, Wang H, Xu J, Kemmitt S, Brookes P. Changes in the soil microbial community structure with latitude in eastern China, based on phospholipid fatty acid analysis[J]. *Applied Soil Ecology*, 2009, 43: 234–240
- [9] 贾治邦. 中国森林资源报告—第七次全国森林资源清查[M]. 北京: 中国林业出版社, 2009: 9–10
- [10] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000
- [11] Zhong WH, Gu T, Wang W, Zhang B, Lin XG, Huang QR, Shen WS. The effects of mineral fertilizer and organic manure on soil microbial community and diversity[J]. *Plant and Soil*, 2010, 326(1/2): 511–522
- [12] Brant JB, Sulzman EW, Myrold DD. Microbial community utilization of added carbon substrates in response to long-term carbon input manipulation[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(8): 2 219–2 232
- [13] Gregory PZ, Donald RZ, David BR, Neil WM, Kurt SP, David CW. Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1997, 61: 475–481
- [14] Zelles L, Bai QY, Rackwitz R, Chadwick D, Beese F. Determination of phospholipid-derived and lipopolysaccharide-derived fatty-acids as an estimate of microbial biomass and community structures in soils [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1995, 19(2/3): 115–123
- [15] Kourtev PS, Ehrenfeld JG, Haggblom M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil[J]. *Ecology*, 2002, 83(11): 3 152–3 166
- [16] Bach LH, Grytnes JA, Halvorsen R, Ohlson M. Tree influence on soil microbial community structure[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(11): 1 934–1 943
- [17] 林先贵. 土壤微生物研究原理与方法[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009
- [18] Haegeman B, Sen B, Godon JJ, Hamelin J. Only Simpson Diversity can be Estimated Accurately from Microbial Community Fingerprints[J]. *Microbial Ecology*, 2014, 68: 169–172
- [19] Whittaker RH. Evolution of species diversity in land communities[J]. *Evolutionary Biology*, 1977, 10: 1–67
- [20] 贺纪正, 曹鹏, 郑袁明. 代谢异速生长理论及其在微生物生态学领域的应用[J]. *生态学报*, 2013, 33(9): 2 645–2 655
- [21] Zhang X, Zhang G, Chen Q, Han X. Soil bacterial communities respond to climate changes in a temperate steppe[J]. *PLoS One*, 2013, 8(11): e78616
- [22] Vanhala P, Karhu K, Tuomi M, Björklöf K, Fritze H, Hyvärinen H, Liski J. Transplantation of organic surface horizons of boreal soils into warmer regions alters microbiology but not the temperature sensitivity of decomposition[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(1): 538–550
- [23] Liu S, Wang F, Xue K, Sun B, Zhang Y, He Z, van Nostrand JD, Zhou J, Yang Y. The interactive effects of soil transplant into colder regions and cropping on soil microbiology and biogeochemistry[J]. *Environmental Microbiology*, 2014, DOI: 10.1111/1462-2920.12398
- [24] Zhang WJ, Xu Q, Wang XK, Bian XM. Impacts of experimental atmospheric warming on soil microbial community structure in a tallgrass prairie [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(8): 1 746–1 751
- [25] Saetre P, Baath E. Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce-birch stand[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(7): 909–917
- [26] 汪峰, 蒋瑀霁, 李昌明, 孙波. 不同气候条件下潮土微生物群落的变化[J]. *土壤*, 2014, 46(2): 290–296
- [27] Wan S, Luo Y, Wallace LL. Changes in microclimate induced by experimental warming and clipping in tallgrass prairie[J]. *Global Change Biology*, 2002, 8: 754–768
- [28] Austin AT, Yahdjian L, Stark JM, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta DA, Schaeffer SM. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems[J]. *Oecologia*, 2004, 141: 221–235
- [29] 王义东, 王辉民, 马泽清, 李庆康, 施蕾蕾, 徐飞. 土壤呼吸对降雨响应的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(5): 601–610
- [30] Girvan MS, Bullimore J, Pretty JN, Osborn AM, Ball AS. Soil type is the primary determinant of the composition of the total and active bacterial communities in arable soils[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(3): 1 800–1 809
- [31] 王伯仁, 徐明岗, 文石林. 长期不同施肥对旱地红壤性质和

- 作物生长的影响[J]. 水土保持, 2005, 19(1): 97–100, 144
- [32] 韦革宏, 王卫卫. 微生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2007
- [33] Martiny JB, Eisen JA, Penn K, Allison SD, Horner-Devine MC. Drivers of bacterial  $\beta$ -diversity depend on spatial scale[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(19): 7 850–7 854
- [34] Waid JS. Does soil biodiversity depend upon metabiotic activity and influences[J]. Applied Soil Ecology, 1999, 13: 151–158
- [35] Philippot L, Raaijmakers JM, Lemanceau P, van der Putten WH. Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere[J]. Nature Reviews Microbiology, 2013, 11(11): 789–799
- [36] Dini-Andreote F, van Elsas JD. Back to the basics: The need for ecophysiological insights to enhance our understanding of microbial behaviour in the rhizosphere[J]. Plant and Soil, 2013, 373(1/2): 1–15
- [37] 周桔, 雷霆. 土壤微生物多样性影响因素及研究方法的现状与展望[J]. 生物多样性, 2007, 15(3): 306–311
- [38] 张丹桔, 张健, 杨万勤, 吴福忠, 黄玉梅, 张志伟, 王旭, 王小强, 朱琳. 一个年龄序列巨桉人工林植物和土壤生物多样性[J]. 生态学报, 2013, 33(13): 3 947–3 962
- [39] 冯书珍, 苏以荣, 秦新民, 肖伟, 葛云辉, 何寻阳. 喀斯特峰丛洼地土壤剖面微生物特性对植被和坡位的响应[J]. 生态学报, 2013, 33(10): 3 148–3 157
- [40] Agnelli A, Ascher J, Cortia G, Ceccherinib MT, Nannipieri P, Pietramellara G. Distribution of microbial communities in a forest soil profile investigated by microbial biomass, soil respiration and DGGE of total and extracellular DNA[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36: 859–868

## Characteristics of Spatial Pattern and Influence Factors for Soil Microbial Community Structure in Moso Bamboo Forests in Middle Subtropical China

ZHOU Sai<sup>1,2</sup>, LIANG Yu-ting<sup>1</sup>, ZHANG Hou-xi<sup>1,2</sup>, ZHUANG Shun-yao<sup>1</sup>, SUN Bo<sup>1\*</sup>

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture (Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences), Nanjing 210008, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** This study was carried out in the main distribution area of Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) in the middle subtropical zone of China, which including Zhejiang, Fujian, Jiangxi and Anhui provinces. Two sampling zones (including five sampling sites) were set according to the longitude and latitude, and 15 topsoil (0–20cm) and 15 soil profiles (0–60cm) were sampled. The spatial pattern of microbial community in the topsoil and soil profiles in Moso bamboo forests was studied based on phospholipid fatty acids (PLFAs) analysis and polymerase chain reaction-denaturing gradient gel electrophoresis (PCR-DGGE). The results indicated that soil microbial communities in the topsoils showed no apparent zonality in the total biomass and  $\alpha$  diversity, but the soil bacterial community structure changed significantly among different sites. The microbial community structure in the topsoil was affected by both the climatic factors and the soil physicochemical properties, and the relative influence of the climatic factors decreased with the increase of soil depth. Significant distance-decay relationship was observed in soil bacterial communities which showed the decrease in similarity of bacterial community structure ( $\beta$  diversity) with the increase of geographic distance. The surface layer (0–20cm) had a less slope than the subsurface layer (20–40cm), which could be caused by the strong impact of roots under the Moso bamboo forest. Environmental selection combined with dispersal limitation influence the spatial distribution pattern of soil microbial community under Moso bamboo.

**Key words:** Soil microbial community structure;  $\alpha$  diversity;  $\beta$  diversity; Moso bamboo forest; Regional scale; Distance-decay relationship