

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2024.04.012

赵雯钰, 杨宾, 程诚, 等. 东川泥石流源区板岩表生细菌生物多样性. 土壤, 2024, 56(4): 788–796.

东川泥石流源区板岩表生细菌生物多样性^①

赵雯钰¹, 杨宾¹, 程诚¹, 王琪^{1*}, 臧胜刚², 盛下放²

(1 南京信息工程大学应用气象学院, 南京 210044; 2 南京农业大学生命科学学院, 南京 210095)

摘要: 选取云南省昆明市蒋家沟泥石流源区低风化(LT 组)和高风化(MT 组)岩石样品以及流通区岩石(F 组)样品为研究对象, 利用细菌 16S rRNA 基因序列高通量测序技术研究岩石表生细菌群落结构与多样性, 并通过冗余分析(RDA)探究岩石样品理化性质对岩石表生细菌群落变异的驱动作用。结果表明: 该区域岩石属于板岩; LT 组岩石样品细菌群落 α 多样性指数(包括 Faith's 系统发育多样性指数(PD)、Shannon 指数、Chao1 指数和每个样品具有的独特 OTU 数目)均显著高于 MT 组和 F 组岩石样品, 且 α 多样性指数与板岩有机质含量呈显著正相关($r=0.80 \sim 0.91$, $P<0.01$)。该区域板岩表生细菌的优势种群包括 Firmicutes(厚壁菌门, 相对丰度 66%)、Proteobacteria(变形菌门, 15%)和 Actinobacteria(放线菌门, 11%)。PCoA 和 UPMGA 聚类分析结果显示 3 组岩石样品的表生细菌群落存在显著差异。Firmicutes 菌门的相对丰度由高到低分别为 MT 组>F 组>LT 组, Actinobacteria 和 Proteobacteria 菌门的相对丰度由高到低分别为 LT 组>F 组>MT 组。RDA 结果显示板岩理化性质解释了该区域岩石样品 93% 的群落变异, 其中有效态 Ca 含量是板岩表生细菌群落结构变异的最主要驱动因素, 解释了 36.6% 的群落结构变异。相关性结果表明优势菌门(除 Firmicutes 外)的相对丰度均与有效态 Si 和 Mn 含量呈显著正相关, 而与有效态 Ca 含量呈显著负相关。本研究进一步丰富了岩石表生微生物物种资源及表生微生物群落变化的驱动机制。

关键词: 板岩; 高通量测序; 表生细菌; 生物多样性; 群落结构

中图分类号: Q93 **文献标志码:** A

Biodiversity of Bacterial Communities Inhabiting Slate Surfaces of Debris Flow Areas in Dongchuan, China

ZHAO Wenyu¹, YANG Bin¹, CHENG Cheng¹, WANG Qi^{1*}, ZANG Shenggang², SHENG Xiafang²

(1 School of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China; 2 College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: The low weathered (LT) and high weathered (MT) rock samples from the source area, and the rock samples from the circulation area (F) of Jiangjiagou debris flow in Kunming City, Yunnan Province were collected as the materials. The high-throughput sequencing of bacterial 16S rRNA gene sequence was used to study the community structure and diversity of bacterial communities inhabiting rock surface, and the driving effects of the physiochemical properties of rock samples on the variation of rock epiphytic bacteria community were explored through redundancy analysis (RDA). The results indicated that the rocks in this area belonged to slate. The α -diversity indexes of bacterial community in rock samples of LT group (including Faith's phylogenetic Diversity index (PD), Shannon index, Chao1 index and the number of unique OTUs in each sample) were significantly higher than those in rock samples of MT group and F group, and α -diversity index was significantly positively correlated with the organic matter content of slate ($r=0.80 - 0.91$, $P<0.01$). The dominant populations of surface bacteria in the slate included Firmicutes (with relative abundance of 66%), Proteobacteria (15%) and Actinobacteria (11%). The results of PCoA and UPMGA showed significant differences in the bacterial communities of the three rock samples. The relative abundance of Firmicutes from high to low was MT group > F group > LT group, while the relative abundances of Actinobacteria and Proteobacteria from high to low were LT group > F group > MT group. RDA results showed that physiochemical properties of slate explained 93% of the variation of rock sample community, and the content of available Ca was the main driver for the variation of

①基金项目: 国家自然科学基金面上项目(41977040、42077288、42273079)和高端外国专家引进计划项目(110000216220228007)资助。

* 通讯作者(qiawang@nuist.edu.cn)

作者简介: 赵雯钰(2000—), 四川成都人, 硕士研究生, 主要从事土壤微生物生态与资源相关研究。E-mail: 202212330012@nuist.edu.cn

the bacterial community inhabiting salte surface, which explained 36.6% of the total variation. The relative abundance of dominant phyla (except for Firmicutes) were significantly positively correlated with the contents of available Si and Mn, while negatively correlated with the content of available Ca. This study further enriches the resources of rock surface microbiota and the driving mechanisms of variation in rock surface microbial communities.

Key words: Slate; MiSeq sequencing; Epiphytic bacteria; Biodiversity; Community structure

昆明市东川区是中国泥石流灾害最频繁、最强烈的地区之一,被认为是泥石流灾害的自然博物馆^[1]。长期受构造运动和气候因素的影响,该地区岩石遭受了化学和物理双重风化^[2]。岩石可以被视为初级生态系统,由于其独特的矿物成分,只有少数具有岩石风化功能的微生物才能在其表面定殖和生存^[3]。因此岩石表面微生物的定殖一直是恶劣生境中生命科学研究的主要焦点。微生物群落在岩石风化和土壤形成过程中发挥重要作用^[4],能通过氧化还原反应、酸解反应、整合反应等作用方式加速岩石的风化^[5-9]。

关于不同生态系统中微生物分布、组成及其风化潜能已有大量报道^[10-13]。部分研究还特别关注了矿物风化细菌在贫营养的森林生态系统中的作用^[14-15]。不同的岩石表面栖息着截然不同的微生物群落^[16-17],它们通过生物风化获取岩石中的养分元素来满足自身生长的需求^[18-19]。根据先前的研究,岩石表生微生物定殖受岩石基质物理和化学性质的影响,如空隙结构、表面电荷、矿物组分(或岩石种类)和渗透性;表生微生物的定殖也受环境因子的影响,比如气候变化、养分和水分含量等^[11]。尽管关于不同岩石表生微生物群落的组成与多样性已有大量报道(包括砂岩、石灰石、白云石、碳酸盐矿物、花岗岩、凝灰岩、玄武岩等)^[4],但是尚未有关于泥石流地区不同风化程度岩石表生细菌群落结构、多样性及其驱动因素的相关研究。因此,本研究利用高通量测序技术研究泥石流源区、流通区岩石表生细菌群落结构与多样性,并通过冗余分析(RDA)探究岩石样品理化性质对岩石表生细菌群落变异的驱动作用。

1 材料与方法

1.1 样品采集

2014年10月于云南省昆明市东川区蒋家沟山谷变质板岩沉积区(20°14'N, 103°08'E)采集物源区低风化(LT组)和高风化(MT组)岩石样品以及流通区(F组)岩石样品(图1)。岩石的风化程度通过肉眼观察进行判断。用95%工业酒精表面消毒后的铲子收集岩石样品后装入无菌牛皮纸袋中。对于低风化的岩石样品,用表面消毒的锤子敲击岩石获得。每组岩石样品

取3份重复。岩石样品收集后过2 mm筛,一部分用干冰保鲜运送回实验室后-80℃冻存以便后续提取DNA;另一部分岩石样品风干后常温保存以便后续进行理化性质分析。

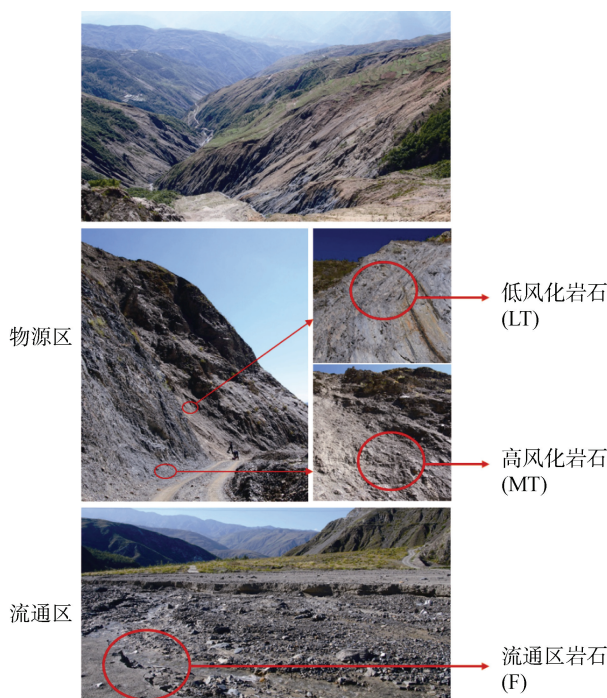


图1 采样点照片

Fig. 1 Images of the sampling sites

1.2 岩石样品理化性质分析

称取1 g风干岩石样品,按1:5(m/V)的比例加入煮沸后的去离子水(去除水中CO₂),摇床150 r/min振荡30 min后用pH计(PHS-3CT,中国上海)测定悬液的pH。采用重铬酸钾外加热法测定有机质含量。分别用0.5 mol/L NaOH和乙酸钠-乙酸(pH 4.0)溶液浸提岩石中的Al和Si,然后用分光光度法测定其含量。对于岩石中有效态Ca、Cu、Fe、K、Mg、Mn和Na含量的测定,则参考Huang等^[20]的方法,使用M3试剂^[21]浸提后利用电感耦合等离子体光学发射光谱仪(ICP-OES)(Optimal 2100DV, Perkin-Elmer, USA)测定。

参照Wang等^[22]的方法,将岩石样品研磨成粉末后,通过X衍射分析(XRD)检测岩石样品的矿物组

成。关于岩石样品的粒径分析则参考 Stemmer 等^[23]的方法通过湿筛和离心法分析岩石样品中不同粒径的质量占比。

1.3 岩石样品 DNA 提取、PCR 扩增与 MiSeq 高通量测序

称取 1 g 岩石样品利用 Fast DNA® Spin kit soil (MP Biomedicals, Santa Ana, CA, USA)试剂盒提取岩石表面总 DNA。参考 Wang 等^[24]的方法,利用 515F/806R 引物^[25]对细菌 16S rRNA 基因 V4 可变区约 300 bp 的序列进行 PCR 扩增;每个引物上都连接了 12 bp 的独特 barcode 以区分不同样品。然后,使用 Illumina MiSeq PE250 平台(Illumina, San Diego, CA)对纯化后的 PCR 样品进行高通量配对末端测序。获得的序列上传至 NCBI 数据库,登录号为 PRJNA985102。

1.4 数据统计分析

利用 i-Sanger 云数据分析平台(<http://www.isanger.com>)对高通量测序获得的数据进行分析。原始数据质控后,利用 UCLST 将高质量序列聚类成 OTU(相似性不低于 97%^[26])。利用 RDP 数据对每个 OTU 进行鉴定,置信阈值为 0.80^[27]。为避免不同测序深度对结果分析产生干扰,从每份样本中随机抽取 110 000 条序列进行后续 α 和 β 多样性分析。选择 Shannon 指数^[28]、Chao1 指数^[29]和 Faith 系统发育多样性指数(Faith's PD)^[30]为指标比较不同样品间 α 多样性的差异。采用主坐标分析(PCoA),分别根据计算出的 Bray-Curtis 距离、未加权的 unifracs 距离和加权的 unifracs 距离,评估样本之间微生物群落组成的差异,并采用 ANOSIM^[31]和 ADONIS 分析^[32]对差异的显著性进行检测。此外,还利用 UPGMA 法对样品进行聚类分析^[33]。利用 R 语言包进行 RDA 分析以探究岩石样品理化性质对板岩表生细菌群落变异的驱动作用。通过 Spearman 相关性分析探究细菌群落 α 多样性、优势细菌菌门相对丰度之间可能的相关性(SPSS v.21)^[34]。利用 Tukey-Kramer HSD 检验不同处理间差异的显著性。

2 结果与分析

2.1 不同风化程度板岩理化性质

如表 1 所示,不同样品组间有效态 Al、K、Si 和 Mn 含量和有机质存在显著差异。有效态 Al 含量由高到低依次是 LT 组>MT 组>F 组。有效态 K 含量由高到低依次是 MT 组>LT 组>F 组。有效态 Si、Mn 和有机质含量由高到低依次是 LT 组>F 组>MT 组。

MT 组和 F 组的有效态 Ca 含量没有显著差异,但均显著高于 LT 组。所有岩石样品均呈碱性(pH 7.79 ~ 8.40)。

表 1 物源区不同岩石样品的化学性质
Table 1 Chemical properties of different slate rock samples

化学性质	LT 组	MT 组	F 组
有效态 Na (mg/kg)	9.4 ± 0.4 b	9.0 ± 0.5 b	11.4 ± 1.0 a
有效态 Fe (mg/kg)	112 ± 5 a	92 ± 3 b	129 ± 25 a
有效态 Mg (mg/kg)	394 ± 26 b	597 ± 40 a	377 ± 6 b
有效态 Al (mg/kg)	524 ± 41 a	244 ± 8 b	54 ± 11 c
有效态 K (mg/kg)	60.5 ± 2.7 b	76.9 ± 5.2 a	41.3 ± 3.9 c
有效态 Si (mg/kg)	414 ± 23 a	130 ± 7 c	169 ± 10 b
有效态 Mn (mg/kg)	30.7 ± 0.8 a	13.6 ± 0.9 c	27.0 ± 0.6 b
有效态 Ca (mg/kg)	784 ± 49 b	2 369 ± 586 a	2 295 ± 143 a
有机质 (g/kg)	8.19 ± 0.15 a	5.75 ± 0.05 c	7.67 ± 0.21 b
pH	7.87 ± 0.08 c	8.33 ± 0.07 a	8.17 ± 0.05 b

注:表中数据为平均值 ± 标准误(n=3);同行不同小写字母表示样品间差异显著(P<0.05)。

结合岩石形貌与 XRD 衍射分析,本研究所采集的岩石样品均为板岩,不同组板岩样品具有相似的矿物组分,主要包括蒙脱石、高岭石、黑云母和石英(图 2)。值得注意的是,仅在 MT 组岩石样品中发现了方解石的特征峰($d=3.21$)。不同岩石样品的粒径占比如表 2 所示,其中砾石的质量占比从高到低依次是 LT 组>MT 组>F 组,这表明 3 组板岩样品的风化程度由低到高依次是 LT 组<MT 组<F 组。

2.2 不同风化程度板岩表生细菌群落 α 多样性

细菌群落 16S rRNA 基因测序共获得 123 369 条高质量序列(每份样品 11 662 ~ 15 258 条优质序列)。这些序列分别归属于 29 个门,92 个纲,134 个目和 200 个科。其中 Firmicutes(厚壁菌门,相对丰度占比 66%)、Proteobacteria(变形菌门,相对丰度 15%)、Actinobacteria(放线菌门,相对丰度 11%)为最优势菌门。

以 Faith's 系统发育多样性指数(Faith's PD)、Shannon 指数、Chao1 指数和每个样品包括的独特 OTU 数目作为指标比较不同组岩石样品表生细菌群落 α 多样性,结果如图 3A 所示,不同组岩石样品间 α 多样性存在显著差异。总体上,LT 组岩石样品细菌群落 α 多样性指数均显著高于 MT 组和 F 组岩石样品,表明低风化的板岩样品表生细菌群落 α 多样性更高。

2.3 不同风化程度板岩表生细菌群落 β 多样性

基于 Bray-Curtis 相似距离计算的 PCoA 分析和 UPGMA 聚类分析被用来比较 OTU 水平上不同岩石

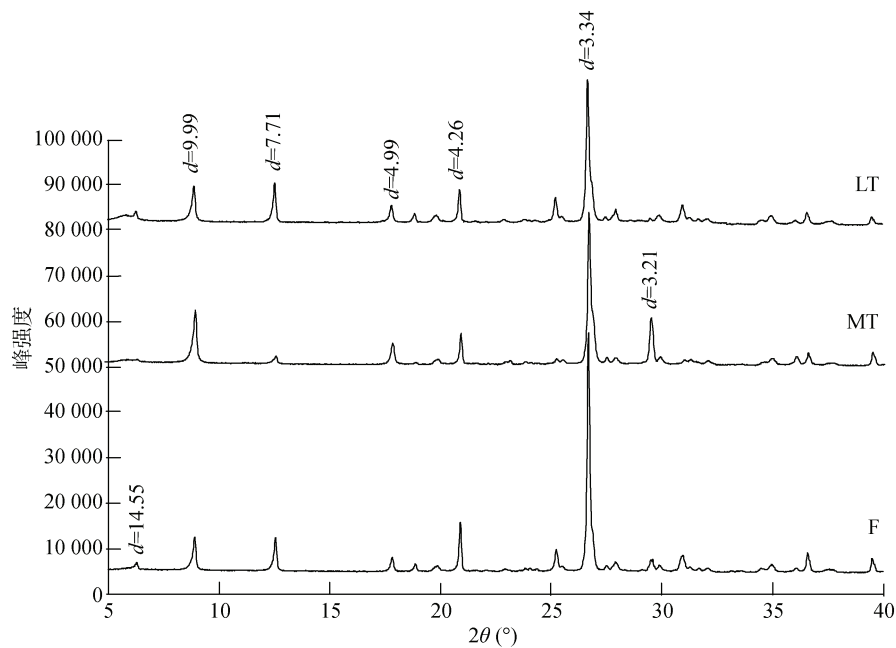


图 2 不同岩石样品的矿物组分分析
Fig. 2 Mineralogical compositions of different rock samples

表 2 不同岩石样品粒径组成
Table 2 Compositions of particle size fractions of different slate rock samples

样品	粒径组成 (%，m/m)				
	>2 000 μm 砾石	200 ~ 2 000 μm 粗砂	63 ~ 200 μm 细砂	2 ~ 63 μm 粉砂	<2 μm 黏粒
LT	34.8 ± 0.21 a	59.4 ± 0.94 a	1.42 ± 0.06 b	3.71 ± 0.31 b	0.12 ± 0.01 a
MT	29.6 ± 0.17 b	62.9 ± 1.38 a	3.31 ± 0.12 a	6.37 ± 0.23 a	0.14 ± 0.02 a
F	27.7 ± 0.09 c	62.1 ± 2.56 a	3.09 ± 0.12 a	6.41 ± 0.19 a	0.13 ± 0.01 a

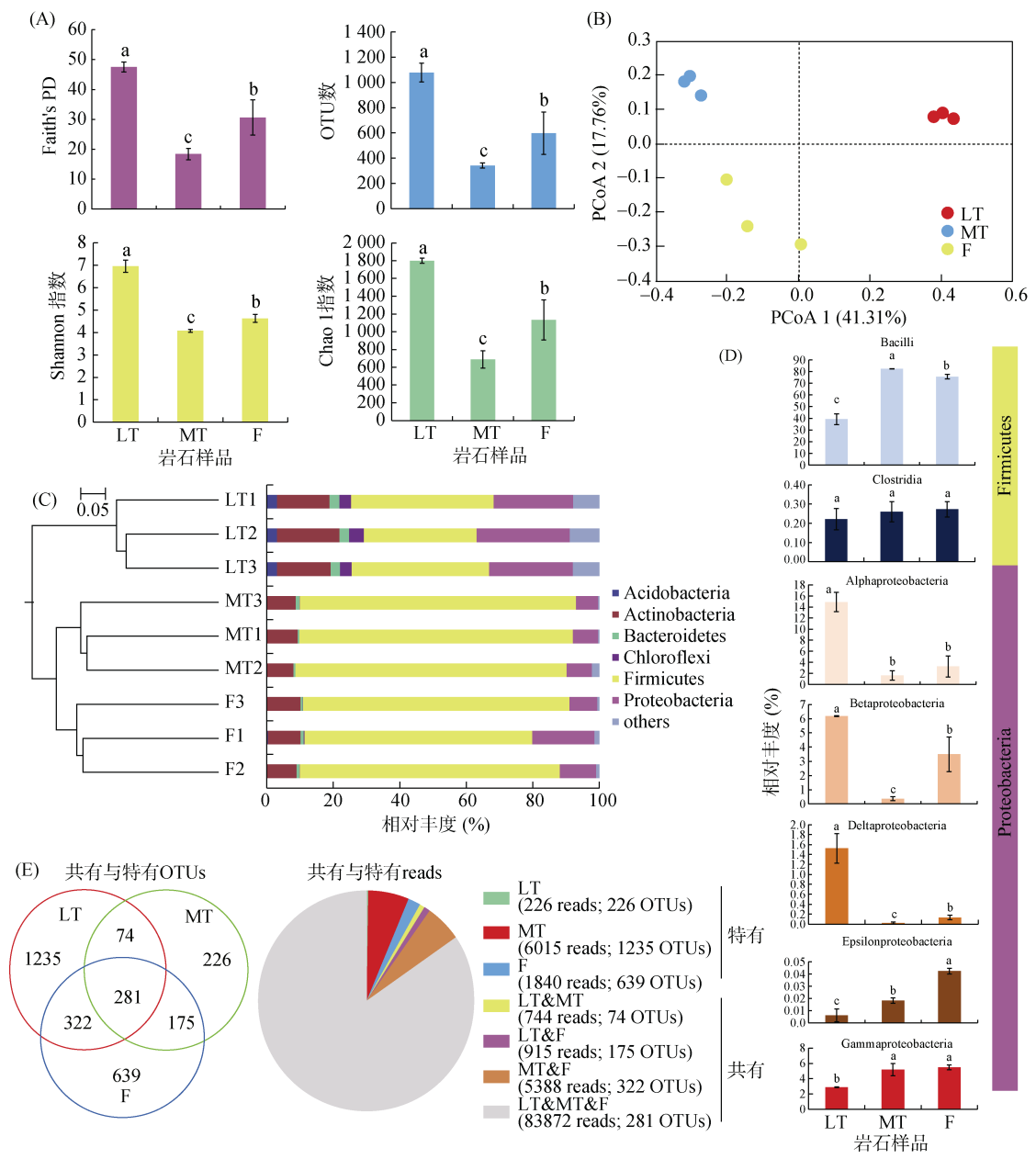
注：表中数据为平均值 ± 标准误(n=3)；同列不同小写字母表示样品间差异显著(P<0.05)。

样品表生细菌群落结构的差异，结果如图 3B、3C 所示，所有样品聚成独立的 3 组，其中 MT 组与 F 组岩石样品细菌群落结构更相似，与 LT 组岩石样品细菌群落存在显著差异。这一结论也进一步为 ADONIS 和 ANOSIM 分析所证实(表 3)。

在门水平上，LT 组岩石样品 Actinobacteria 和 Proteobacteria 菌门的相对丰度最高，其次是 F 组，MT 组岩石样品中其相对丰度最低。不同岩石样品表生细菌菌群中 Chloroflexi(绿弯菌门)和 Firmicutes 菌门的相对丰度由高到低分别为 MT 组>F 组>LT 组。不同采样点岩石表生细菌纲水平上的优势类群的相对丰度也有所不同(图 3D)。对于相对丰度最高的 Firmicutes 菌门，MT 组中 Bacilli(杆菌纲)的相对丰度最高，其次是 F 组，然后是 LT 组。

在属水平上，分别从 LT 组、MT 组和 F 组岩石样品鉴定到 190、125 和 172 个菌属。本研究将占有序列相对丰度 0.25% 以上的菌属定义为优势菌属。如

表 4 所示，MT 组和 F 组岩石样品中 *Lactococcus*(乳球菌属)、*Streptococcus*(链球菌属)、*Lactobacillus*(乳酸杆菌属)、*Leuconostoc*(明串珠菌属)、*Bacillus*(芽孢杆菌属)、*Solibacillus*(森林土源芽孢杆菌属)、*Lysinibacillus*(赖氨酸芽孢杆菌属)、*Exiguobacterium*(微小杆菌属)、*Brochothrix*(环丝菌属)、*Caulobacter*(柄杆菌属)和 *Pseudomonas*(假单胞菌属)的相对丰度显著高于 LT 组岩石样品。而 LT 组岩石样品中隶属于 Actinobacteria 菌门的 *Modestobacter* (贫养杆菌属)、隶属于 Bacteroidetes 菌门的 *Flavisolibacter*(黄色土源菌属)、隶属于 Planctomycetes 菌门的 *Gemmata*(出芽菌属)、Alphaproteobacteria 菌纲的 *Sphingomonas*(鞘鞍醇单胞菌属)和 *Methylobacterium*(甲基杆菌属)以及与氨氧化相关的 *Nitrospira*(硝化螺旋菌属)显著高于 MT 组和 F 组岩石样品。而 *Rhodobacter*(红细菌属)、*Hydrogenophaga*(氢噬胞菌属)和 *Limnobacter*(林杆菌属)仅在 F 组样品中检出。



(A: α 多样性指数; B: 群落结构 PCoA 聚类分析; C: UPGMA 聚类分析及优势菌门相对丰度; D: 优势菌纲相对丰度; E: OTU 分布, 左边为特有和共有 OTU 的分布, 右边为对应序列数。图 D 中, 柱图上方不同小写字母表示不同样品间差异显著 ($P < 0.05$))

图 3 不同岩石样品表生细菌群落 α 多样性和群落结构比较

Fig. 3 Comparison of α diversity indices and bacterial community compositions inhabiting different rock surfaces

表 3 LT、MT 和 F 组岩石样品表生细菌群落相似性比较
Table 3 Similarity comparison of bacterial community compositions among LT, MT and F groups

距离矩阵类型	统计分析类型	相似性	P 值
Bray_Curtis	ADONIS	0.942	0.005**
	ANOSIM	0.998	0.001**
未加权的 unifrac	ADONIS	0.931	0.005**
	ANOSIM	0.992	0.004**
加权的 unifrac	ADONIS	0.966	0.001**
	ANOSIM	0.996	0.003**

注: **表示组间差异显著 ($P < 0.01$)。

在 OTU 水平上, 3 个不同采样位点的板岩表生细菌共检测到 3 114 个 OTU, 其中 281 个 OTU 是 3 组岩石样品共有的 OTU, 占所有序列数的 9.5%, 表明这些共有 OTU 大多是丰富物种。而每组岩石特有的 OTU 大多为丰富度较低的物种(图 3E)。此外, LT 组特有 OTU 数量(占 3 114 个 OTU 的 41.8%)大于 MT 组(7.6%)和 F 组(2.5%)。

2.4 岩石理化性质对板岩表生细菌群落的影响

与 RDA 模型显著相关 ($P < 0.05$) 的岩石理化因子(包括板岩中有效态 Ca、Mg、Si 和 Mn 的含量)被挑选出

来研究其对板岩细菌群落组成的影响。如图 4 所示，以上 4 种理化因子解释了近 93% 的板岩表生细菌群落变异(图 4A)，而有效态 Ca 含量是板岩表生细菌群落变异的主要贡献者，解释了 36.6% 的变异度(图 4B)。

表 4 优势菌属在不同岩石样品间的分布
Table 4 Distributions of abundant genus among different rock samples

菌门(亚门)	菌属	相对丰度 (%)		
		LT	MT	F
Actinobacteria	<i>Arthrobacter</i>	5.82 ± 0.25 b	7.15 ± 0.89 a	6.67 ± 0.86 ab
Actinobacteria	<i>Modestobacter</i>	0.81 ± 0.03 a	—	0.04 ± 0.02 b
Bacteroidetes	<i>Flavisolibacter</i>	0.26 ± 0.07 a	0.01 ± 0.01 b	0.01 ± 0.01 b
Firmicutes	<i>Lactococcus</i>	1.64 ± 0.07 b	3.70 ± 0.35 a	2.55 ± 1.07 a
Firmicutes	<i>Streptococcus</i>	1.18 ± 0.15 b	2.42 ± 0.43 a	2.40 ± 0.21 a
Firmicutes	<i>Lactobacillus</i>	0.20 ± 0.04 b	0.45 ± 0.07 a	0.46 ± 0.10 a
Firmicutes	<i>Leuconostoc</i>	0.11 ± 0.02 b	0.32 ± 0.07 a	0.21 ± 0.05 a
Firmicutes	<i>Bacillus</i>	4.52 ± 1.06 c	12.92 ± 0.75 a	10.41 ± 1.20 b
Firmicutes	<i>Solibacillus</i>	0.14 ± 0.02 b	0.39 ± 0.09 a	0.34 ± 0.09 a
Firmicutes	<i>Lysinibacillus</i>	0.57 ± 0.11 b	1.64 ± 0.15 a	1.44 ± 0.23 a
Firmicutes	<i>Exiguobacterium</i>	0.22 ± 0.05 b	0.64 ± 0.07 a	0.57 ± 0.13 a
Firmicutes	<i>Brochothrix</i>	0.08 ± 0.04 b	0.37 ± 0.06 a	0.27 ± 0.08 a
Nitrospirae	<i>Nitrospira</i>	0.31 ± 0.03 a	—	0.09 ± 0.07 b
Planctomycetes	<i>Gemmata</i>	0.29 ± 0.05 a	—	0.01 ± 0.01 b
Alphaproteobacteria	<i>Caulobacter</i>	0.15 ± 0.04 b	0.49 ± 0.25 a	0.54 ± 0.04 a
Alphaproteobacteria	<i>Kaistobacter</i>	7.42 ± 0.52 a	0.05 ± 0.01 c	0.32 ± 0.15 b
Alphaproteobacteria	<i>Sphingomonas</i>	0.59 ± 0.09 a	0.03 ± 0.03 b	0.02 ± 0.02 b
Alphaproteobacteria	<i>Rubellimicrobium</i>	0.88 ± 0.06 a	0.01 ± 0.01 c	0.12 ± 0.02 b
Alphaproteobacteria	<i>Rhodobacter</i>	—	—	0.69 ± 0.58 a
Alphaproteobacteria	<i>Agrobacterium</i>	0.31 ± 0.27 a	0.01 ± 0.01 c	0.06 ± 0.04 b
Alphaproteobacteria	<i>Methylobacterium</i>	0.36 ± 0.01 a	0.01 ± 0.01 b	0.03 ± 0.02 b
Betaproteobacteria	<i>Hydrogenophaga</i>	—	—	1.42 ± 0.96 a
Betaproteobacteria	<i>Limnobacter</i>	—	—	0.94 ± 0.70 a
Betaproteobacteria	<i>Thiobacillus</i>	3.62 ± 0.20 a	—	0.07 ± 0.03 b
Gammaproteobacteria	<i>Pseudomonas</i>	1.45 ± 0.19 b	4.10 ± 0.84 a	3.92 ± 0.63 a

注：表中数据为平均值 ± 标准误(n=3)，"—" 表示未检出，同行不同小写字母表示样品间差异显著(P<0.05)。

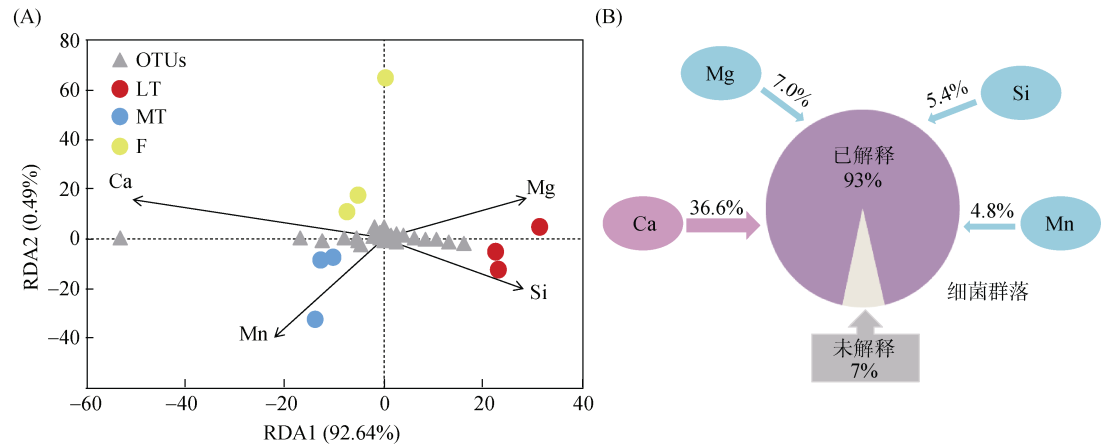


图 4 不同岩石样品表生细菌群落结构冗余分析(A)及岩石样品中有效态 Ca、Mg、Si 和 Mn 含量对岩石表生细菌群落变异的解释度(B)

Fig. 4 Redundancy analysis of bacterial communities inhabiting slate rock sample surface, which depicts correlations between bacterial communities and rock properties (A) and variance percentages explained by studied rock properties (B)

表生细菌群落 α 多样性指数与岩石样品有效态 Ca 和 Mg 含量呈显著负相关, 与有效态 Si 和 Mn 含量呈显著正相关(表 5)。此外, 表生细菌群落 α 多样性指数与有机质含量呈正相关($r=0.80 \sim 0.91$, $P<0.01$), 与 pH 呈负相关($r=-0.93 \sim -0.91$, $P<0.05$)。而优势菌门(除了 Firmicutes)的相对丰度均与有效态 Si 和 Mn 含量呈显著正相关, 而与有效态 Ca 含量呈显著负相关。

表 5 RDA 模型筛选的岩石理化性质指标与表生细菌群落 α 多样性指数及不同菌门相对丰度之间的相关性

Table 5 Spearman's correlations among α -diversity indexes, relative abundances of bacterial phyla with rock properties selected with RDA model

	有效态 Ca	有效态 Mg	有效态 Si	有效态 Mn
OTU	-0.853**	-0.653	0.936**	0.834**
Chao1	-0.776*	-0.694*	0.910**	0.832**
Faith's PD	-0.834**	-0.708*	0.925**	0.872**
Shannon	-0.907**	-0.542	0.973**	0.760*
Acidobacteria	-0.932**	-0.436	0.992**	0.681*
Actinobacteria	-0.905**	-0.492	0.952**	0.719*
Bacteroidetes	-0.968**	-0.414	0.981**	0.689*
Chloroflexi	-0.930**	-0.422	0.973**	0.671*
Firmicutes	0.904**	0.519	-0.973**	-0.739*
Proteobacteria	-0.829**	-0.602	0.927**	0.781*

注: *表示在 $P<0.05$ 水平显著相关, **表示在 $P<0.01$ 水平显著相关, $n=9$ 。

3 讨论

不同生态系统中存在着不同的微生物群落^[35-36]。Lepleux 等^[12]发现磷灰石表生细菌的优势菌群主要为 Proteobacteria(相对丰度为 50%~73%)、Bacteroidetes (7%~37%)和 Acidobacteria(1%~16%)。钾质粗面岩表生细菌的优势菌群为 Actinobacteria (22%~28%)、Chloroflexi (16%~23%)和 Firmicutes (7%~20%)^[37]。玄武岩表生细菌中最优势的菌群为 Actinobacteria(相对丰度>80%), 而 Proteobacteria 占比 <2.3%; Cynobacteria (蓝细菌门)则为石灰石和灰华石表生细菌群落中的优势种群, 相对丰度分别 >12% 和 >22%^[38-42]。本研究发现, 板岩表生细菌的优势种群分别为 Firmicutes(相对丰度占比 34%~83%)、Proteobacteria(7%~28%)和 Actinobacteria(8%~19%) (图 3), 与其他岩石表生细菌群落明显不同。本研究中, Firmicutes 是板岩表面相对丰度最高的菌门, 其在土壤、水体和厌氧发酵过程中普遍存在, 在有机质的分解和周转中起重要作用^[43-44]。Firmicutes 菌门的很多菌株可以产生芽孢, 能抵御脱水和极端环境。本

研究中, *Bacillus* 属是隶属于 Firmicutes 菌门的板岩表面最优势属。*Bacillus* 属细菌在各种岩石表面和土壤中均能被检测到^[20,38,40,45], 这可能是因为它们在抑制病原菌、促进植物生长和风化岩石中发挥着重要作用^[43,46]。基于对常见石灰岩-泥岩蚀变岩芯中细菌群落的调查, Lazar 等^[39]认为芽孢杆菌起源于森林土壤, 最有可能以岩石基质中不稳定的有机物输入为食。

岩石风化过程中, 不同矿物组分会影响岩石中 Ca、Mg、P、K、Si 和 Al 等元素的生物可利用性, 因此风化引起的营养阳离子含量的变化会对岩石表生微生物群落的分类和功能多样性产生显著影响^[37,42,45,47], 尤其岩石养分元素含量会吸引特定种群微生物在岩石表面优先定殖^[48]。Wang 等^[37]发现有效态 P 含量是钾质粗面岩表生细菌群落最重要的驱动因子, 解释了 70% 的群落结构变异。含盐量、Ca 含量以及含水量被发现是影响盐碱土表生微生物群落的重要环境因子^[42]。本研究发现, 板岩中有效态 Ca 含量是板岩表生细菌群落结构变化的主要驱动因素, 解释了约 37% 的群落结构变异(图 4)。不同种类岩石(矿物)表生微生物群落结构驱动因子的差异, 也印证了岩石表生微生物定殖受岩石基质物理和化学性质的影响这一观点。

作为生物体的必需营养元素, Ca 参与了许多细菌生长代谢过程, 包括热休克、趋化性、分化及细胞分裂等^[42]。Sridevi 等^[49]发现, Ca 的添加显著改变了落叶次生林中土壤细菌群落的组成, 并影响了数百种细菌类群的相对丰度。Groffman 等^[50]发现, 在北部硬木森林中, Ca 的添加导致微生物生物量氮降低。而 Kalwasińska 等^[42]发现, 盐碱土中微生物群落 OTU 的数量与 Ca 含量呈正相关。以上研究结果的不一致可能是细菌群落所占据的独特微生境造成的。本研究发现, F 和 MT 组板岩样品的 Ca 含量显著高于低风化 LT 组板岩样品(表 1); 且板岩中有效态 Ca 含量与 Firmicutes 的相对丰度呈正相关, 与板岩表生细菌群落 α 多样性指数呈负相关。这可能与岩石样品中有机质含量有关, 如表 1 所示, LT 组板岩样品中有机质含量显著高于 MT 和 F 组板岩样品。Kirtzel 等^[51]发现, 当暴露在氧气中时, 黑板岩的风化会导致有机质的降解和有机化合物的释放。在本研究中也发现了类似的现象, 风化程度较低的 LT 组板岩样品中有机质含量明显高于风化程度较高的 MT 和 F 组板岩; 更高的有机质含量能为微生物提供更丰富的营养, 因此 LT 组板岩样品表生细菌群落生物多样性更丰富。而高风化板岩样品中有机质含量的下降可能与 Firmicutes

相对丰度显著提高相关, 因为有研究发现 Firmicutes 能加速有机质的分解和周转^[43-45]。

4 结论

本研究首次报道了泥石流源区岩石表生微生物群落结构与生物多样性。研究发现, 东川泥石流地区的岩石主要为板岩, 板岩风化程度越低其表生细菌群落 α 多样性指数越高, 且 α 多样性指数与岩石中有机质含量呈显著正相关。板岩表生细菌优势菌门为 Firmicutes(厚壁菌门, 相对丰度 66%)、Proteobacteria(变形菌门, 相对丰度 15%)和 Actinobacteria(放线菌门, 相对丰度 11%)。低风化物源区岩石样品、高风化物源区岩石样品以及流通区岩石样品表生细菌群落显著不同, 而岩石中有效态 Ca 含量是板岩表生细菌群落结构最主要的驱动因子。

参考文献:

- [1] Ding M T, Wei F Q, Hu K H. Property insurance against debris-flow disasters based on risk assessment and the principal-agent theory[J]. *Natural Hazards*, 2012, 60(3): 801-817.
- [2] Che V B, Fontijn K, Ernst G G J, et al. Evaluating the degree of weathering in landslide-prone soils in the humid tropics: The case of Limbe, SW Cameroon[J]. *Geoderma*, 2012, 170: 378-389.
- [3] Uroz S, Calvaruso C, Turpault M P, et al. Mineral weathering by bacteria: ecology, actors and mechanisms. *Trends in Microbiology*, 2009, 17: 378-387.
- [4] Esposito A, Ciccazzo S, Borruso L, et al. A three-scale analysis of bacterial communities involved in rocks colonization and soil formation in high mountain environments[J]. *Current Microbiology*, 2013, 67(4): 472-479.
- [5] Santelli C M, Welch S A, Westrich H R, et al. The effect of Fe-oxidizing bacteria on Fe-silicate mineral dissolution[J]. *Chemical Geology*, 2001, 180(1/2/3/4): 99-115.
- [6] Benzerara K, Barakat M, Menguy N, et al. Experimental colonization and alteration of orthopyroxene by the pleomorphic bacteria *Ramlibacter tataouinensis*[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2004, 21(5): 341-349.
- [7] van Thienen P, Benzerara K, Breuer D, et al. Water, life, and planetary geodynamical evolution[J]. *Space Science Reviews*, 2007, 129(1): 167-203.
- [8] Balland C, Poszwa A, Leyval C, et al. Dissolution rates of phyllosilicates as a function of bacterial metabolic diversity[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2010, 74(19): 5478-5493.
- [9] Ferret C, Sterckeman T, Cornu J Y, et al. Siderophore-promoted dissolution of smectite by fluorescent *Pseudomonas*[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2014, 6(5): 459-467.
- [10] Hutchens E, Valsami-Jones E, McEldowney S, et al. The role of heterotrophic bacteria in feldspar dissolution—an experimental approach[J]. *Mineralogical Magazine*, 2003, 67(6): 1157-1170.
- [11] Calvaruso C, Turpault M P, Frey-Klett P. Root-associated bacteria contribute to mineral weathering and to mineral nutrition in trees: A budgeting analysis[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(2): 1258-1266.
- [12] Lepleux C, Turpault M P, Oger P, et al. Correlation of the abundance of betaproteobacteria on mineral surfaces with mineral weathering in forest soils[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(19): 7114-7119.
- [13] Lapanje A, Wimmersberger C, Furrer G, et al. Pattern of elemental release during the granite dissolution can be changed by aerobic heterotrophic bacterial strains isolated from damma glacier (central Alps) deglaciated granite sand[J]. *Microbial Ecology*, 2012, 63(4): 865-882.
- [14] Uroz S, Turpault M P, Van Scholl L, et al. Long term impact of mineral amendment on the distribution of the mineral weathering associated bacterial communities from the beech *Scleroderma citrinum* ectomycorrhizosphere[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(11): 2275-2282.
- [15] Colin Y, Nicolitch O, Turpault M P, et al. Mineral types and tree species determine the functional and taxonomic structures of forest soil bacterial communities[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, 83(5): e02684-e02616.
- [16] Matlakowska R, Skłodowska A. The culturable bacteria isolated from organic-rich black shale potentially useful in biometallurgical procedures[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2009, 107(3): 858-866.
- [17] Olsson-Francis K, Simpson A E, Wolff-Boenisch D, et al. The effect of rock composition on cyanobacterial weathering of crystalline basalt and rhyolite[J]. *Geobiology*, 2012, 10(5): 434-444.
- [18] Matlakowska R, Skłodowska A, Nejbert K. Bioweathering of Kupferschiefer black shale (Fore-Sudetic Monocline, SW Poland) by indigenous bacteria: Implication for dissolution and precipitation of minerals in deep underground mine[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 81(1): 99-110.
- [19] Zhao F, Qiu G, Huang Z, et al. Characterization of *Rhizobium* sp. Q32 isolated from weathered rocks and its role in silicate mineral weathering[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2013, 30(7): 616-622.
- [20] Huang J, Sheng X F, Xi J, et al. Depth-related changes in community structure of culturable mineral weathering bacteria and in weathering patterns caused by them along two contrasting soil profiles[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(1): 29-42.
- [21] Mehlich A. Mehlich 3 soil test extractant: A modification of Mehlich 2 extractant[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1984, 15(12): 1409-1416.
- [22] Wang Q, Cheng C, He L Y, et al. Characterization of depth-related changes in bacterial communities involved in mineral weathering along a mineral-rich soil profile[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2014, 31(5): 431-444.

- [23] Stemmer M, Gerzabek M H, Kandeler E. Organic matter and enzyme activity in particle-size fractions of soils obtained after low-energy sonication[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30(1): 9–17.
- [24] Wang Q, Li Z Z, Li X W, et al. Interactive effects of ozone exposure and nitrogen addition on the rhizosphere bacterial community of poplar saplings[J]. *The Science of the Total Environment*, 2021, 754: 142134.
- [25] Hugerth L W, Wefer H A, Lundin S, et al. DegePrime, a program for degenerate primer design for broad-taxonomic-range PCR in microbial ecology studies[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(16): 5116–5123.
- [26] Edgar R C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST[J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(19): 2460–2461.
- [27] Cole J R, Chai B, Farris R J, et al. The Ribosomal Database Project (RDP-II): Sequences and tools for high-throughput rRNA analysis[J]. *Nucleic Acids Research*, 2005, 33(Database issue): D294–D296.
- [28] Izsák J. Parameter dependence of correlation between the Shannon index and members of parametric diversity index family[J]. *Ecological Indicators*, 2007, 7(1): 181–194.
- [29] Faulkner J R, Magee A F, Shapiro B, et al. Horseshoe-based Bayesian nonparametric estimation of effective population size trajectories[J]. *Biometrics*, 2020, 76(3): 677–690.
- [30] Faith D P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity[J]. *Biological Conservation*, 1992, 61(1): 0006320792912013.
- [31] Ramírez C, Romero J. The microbiome of *Seriola lalandi* of wild and aquaculture origin reveals differences in composition and potential function[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1844.
- [32] Pärnänen K, Karkman A, Hultman J, et al. Maternal gut and breast milk microbiota affect infant gut antibiotic resistome and mobile genetic elements[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3891.
- [33] Caporaso J G, Bittinger K, Bushman F D, et al. PyNAST: A flexible tool for aligning sequences to a template alignment[J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(2): 266–267.
- [34] Hauke J, Kossowski T. Comparison of values of pearson's and spearman's correlation coefficients on the same sets of data[J]. *QUAGEO*, 2011, 30(2): 87–93.
- [35] Kelly L C, Cockell C S, Piceno Y M, et al. Bacterial diversity of weathered terrestrial Icelandic volcanic glasses[J]. *Microbial Ecology*, 2010, 60(4): 740–752.
- [36] Olsson-Francis K, Pearson V K, Schofield P F, et al. A study of the microbial community at the interface between granite bedrock and soil using a culture-independent and culture-dependent approach[J]. *Advances in Microbiology*, 2016, 6(3): 233–245.
- [37] Wang Q, Cheng C, Agathokleous E, et al. Enhanced diversity and rock-weathering potential of bacterial communities inhabiting potash trachyte surface beneath mosses and lichens - A case study in Nanjing, China[J]. *The Science of the Total Environment*, 2021, 785: 147357.
- [38] Choe Y H, Kim M, Woo J, et al. Comparing rock-inhabiting microbial communities in different rock types from a high Arctic polar desert[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2018, 94(6): 10.1093/femsec/fiy070.
- [39] Lazar C S, Lehmann R, Stoll W, et al. The endolithic bacterial diversity of shallow bedrock ecosystems[J]. *The Science of the Total Environment*, 2019, 679: 35–44.
- [40] Lee J, Cho J, Cho Y J, et al. The latitudinal gradient in rock-inhabiting bacterial community compositions in *Victoria Land, Antarctica*[J]. *The Science of the Total Environment*, 2019, 657: 731–738.
- [41] Tang Y, Lian B, Dong H L, et al. Endolithic bacterial communities in dolomite and limestone rocks from the Nanjiang Canyon in Guizhou karst area (China)[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2012, 29(3): 213–225.
- [42] Kalwasińska A, Deja-Sikora E, Szabó A, et al. Salino-alkaline lime of anthropogenic origin a reservoir of diverse microbial communities[J]. *The Science of the Total Environment*, 2019, 655: 842–854.
- [43] Chen S, Cheng H C, Wyckoff K N, et al. Linkages of Firmicutes and Bacteroidetes populations to methanogenic process performance[J]. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 2016, 43(6): 771–781.
- [44] Seong C N, Kang J W, Lee J H, et al. Taxonomic hierarchy of the Phylum Firmicutes and novel Firmicutes species originated from various environments in Korea[J]. *Journal of Microbiology*, 2018, 56(1): 1–10.
- [45] Tang J, Tang X X, Qin Y M, et al. Karst rocky desertification progress: Soil calcium as a possible driving force[J]. *The Science of the Total Environment*, 2019, 649: 1250–1259.
- [46] Wang Q, Xie Q D, He L Y, et al. The abundance and mineral-weathering effectiveness of *Bacillus* strains in the altered rocks and the soil[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2018, 58(9): 770–781.
- [47] Gleeson D B, Kennedy N M, Clipson N, et al. Characterization of bacterial community structure on a weathered pegmatitic granite[J]. *Microbial Ecology*, 2006, 51(4): 526–534.
- [48] Carson J K, Campbell L, Rooney D, et al. Minerals in soil select distinct bacterial communities in their microhabitats[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 67(3): 381–388.
- [49] Sridevi G, Minocha R, Turlapati S A, et al. Soil bacterial communities of a calcium-supplemented and a reference watershed at the Hubbard Brook Experimental Forest (HBEF), New Hampshire, USA[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 79(3): 728–740.
- [50] Groffman P M, Fisk M C, Driscoll C T, et al. Calcium additions and microbial nitrogen cycle processes in a northern hardwood forest[J]. *Ecosystems*, 2006, 9(8): 1289–1305.
- [51] Kirtzel J, Ueberschaar N, Deckert-Gaudig T, et al. Organic acids, siderophores, enzymes and mechanical pressure for black slate bioweathering with the basidiomycete *Schizophyllum commune*[J]. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(4): 1535–1546.