DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2024.03.008
王琪, 徐佳慧, 程诚, 等. 不同风化程度凝灰岩表生细菌群落结构与功能比较. 土壤, 2024, 56(3): 517–524.

不同风化程度凝灰岩表生细菌群落结构与功能比较①

王 琪[1], 徐佳慧[1], 程 诚[1*], 盛下放[2], 席 珺[3]

(1 南京信息工程大学生态与应用气象学院，南京 210044；2 南京农业大学生命科学学院，南京 210095；3 蚌埠医学院生命科学学院，安徽蚌埠 233030)

摘 要：本研究利用高通量测序技术、Biolog EcoPlate 检测法结合生物信息学分析手段比较研究了江西省抚州市东乡县低风化(LR)和高风化凝灰岩(MR)以及附近红壤(SS)样品表生细菌群落 α 多样性、群落结构与功能的差异。结果表明，随着凝灰岩风化程度的加剧，细菌群落独特 OTU 数目、Chao1 指数以及微生物碳利用率和代谢多样性香农指数逐渐增高。酸杆菌门(Acidobacteria，相对丰度 17.8%～40.7%)、放线菌门(Actinobacteria，9.2%～29.2%)和变形菌门(Proteobacteria，18.8%～34.6%)是该生境中的优势菌门。随着凝灰岩风化程度的加剧，Acidobacteria 相对丰度越来越高，而 Actinobacteria 和 Alphaproteobacteria 相对丰度逐渐降低。岩石样品 pH、有机质(OM)含量以及有效态 P、K 和 Ca 的含量解释了凝灰岩表生细菌 99% 的群落结构变异。PICRUSt2 对细菌群落功能预测结果表明，3 组样品中编码碳酸酐酶(CA)、鞭毛合成和有机酸产生功能基因相对丰度的排序为 SS>MR>LR，而 LR 中产铁载体相关功能基因相对丰度最高。综上，随着风化程度的加剧，凝灰岩表生细菌群落 α-多样性随之升高，群落结构发生显著变化，表生细菌群落可能同时通过多种方式风化凝灰岩；且微生物群落对于不同种类碳源具有不同的优先利用模式。研究结果进一步丰富了凝灰岩风化形成红壤过程中微生物群落结构与功能的变迁规律。

关键词：凝灰岩；红壤；细菌群落；碳代谢；PICRUSt 功能预测
中图分类号：Q93 **文献标志码：**A

Community Structures and Functions of Epibiotic Bacteria in Tuff with Different Weathering Degrees

WANG Qi[1], XU Jiahui[1], CHENG Cheng[1*], SHENG Xiafang[2], XI Jun[3]
(1 *School of Ecology and Applied Meteorology*, *Nanjing University of Information Science & Technology*, *Nanjing* 210044, *China*; 2 *College of Life Sciences*, *Nanjing Agricultural University, Nanjing* 210095, *China*; 3 *College of Life Science*, *Bengbu Medical College*, *Bengbu*, *Anhui* 233030, *China*)

Abstract: In this study, the less (LR) and more (MR) weathered rock samples and the adjacent red soil samples (SS) were collected from Dongxiang County, Fuzhou, Jiangxi Province to compare the differences in diversity, structure and ecological functions of bacterial communities by applying the high-throughput sequencing of partial bacterial 16S rRNA genes, a metabolic profiling technique (Biolog EcoPlate) and bioinformatics analysis. It was found that as rock weathering degree intensified, the number of unique OTUs and Chao1 index of bacterial communities, as well as microbial carbon utilization and metabolic diversity Shannon index gradually increased. Acidobacterium (with relative abundance of 17.8%–40.7%), Actinobacteria (9.2%–9.2%) and Proteobacteria (18.8%–34.6%) were the most dominant phyla in these habitats, the relative abundance of Acidobacteria increased, while the relative abundances of Actinobacteria and Alphaproteobacterium decreased. pH, the contents of organic matter (OM), available P, K and Ca of rock (or soil) samples explained 99% of the community structure variation of tuff (or soil) surface bacterial communities. The prediction results of bacterial community function by PICRUSt2 showed that the relative abundances of genes encoding carbonic anhydrase (CA), flagella synthesis and organic acid production in the three groups of samples were in the order of SS>MR>LR, with LR having the highest relative abundance of iron producing carrier related functional genes. In conclusion, as the degree of rock weathering intensifies, α-diversity of bacterial community on tuff

①基金项目：国家自然科学基金面上项目 (41977040、42077288、42273079) 资助。
* 通讯作者(chengcheng918@nuist.edu.cn)
作者简介：王琪(1986—)，女，江苏镇江人，博士，副研究员，主要从事土壤微生物生态与资源相关研究。E-mail: qiwang@nuist.edu.cn

surface increases, and the community structure changes significantly changes. Bacterial communities inhabiting rock surface might simultaneously weather tuff in multiple ways. Additionally, microbial communities inhabiting tuff surfaces with different weathering degrees had different priority utilization patterns for different carbon sources. The present study further enriched the changes in microbial community structure and function during the weathering process from tuff to red soil.

Key words: Tuff; Red soil; Bacterial community; Carbon metabolism; PICRUSt function prediction

风化作用是指地表及其附近的岩石和土壤通过物理、化学和生物过程发生的变化和破坏。作为地表最重要的地球化学现象之一，岩石风化在很长一段时间内对土壤形成、元素地球循环和大气 CO_2 浓度的调控具有重要作用[1-4]。微生物群落以及地衣是岩石的第一批定殖者，以单细胞或生物膜的形式存在，能影响矿物风化速率及土壤有机质数量与质量[5]。原位观察和微宇宙培养试验结果表明，微生物可以通过产酸、铁载体和金属复合配体、改变氧化还原条件和酸解作用来加速岩石和矿物的风化进程[6-8]。此外，菌体的粘附作用对矿物的生物风化也有很大贡献[9]。

不同岩石(矿物)(包括壁画、砂岩、石灰石、白云石、碳酸盐矿物、花岗岩、凝灰岩、玄武岩等)表生细菌群落分布、群落组成及相关风化潜能已有一系列报道[10-16]；且岩石(矿物)表生微生物群落受岩石和矿物颗粒物理化学性质及当地气候条件的影响[17]。已有研究采用变性梯度凝胶电泳(DGGE)、X-射线光电子能谱等手段检测了不同来源凝灰岩表面生物膜中微生物群落结构及岩石中的真菌残体[18-20]，而不同风化程度凝灰岩表生微生物群落与功能变迁的研究却鲜见报道。在本课题组之前的研究中利用可培养方法，从江西省抚州市东乡县不同风化程度凝灰岩及附近土壤中分离鉴定了可培养细菌，发现风化的凝灰岩表生可培养细菌从凝灰岩中溶出 Fe 和 Al 的能力更强，而土壤可培养细菌从凝灰岩中溶出 Si 的能力更强[21]。考虑到土壤可培养微生物仅占所有微生物的1%，由此可知得到的关于凝灰岩表生细菌群落及其生态功能的信息是有限的，而高通量测序技术的飞速发展则为环境中微生物群落的检测提供了革命性工具[22]。

深入研究岩石(或土壤)理化性质如何影响微生物群落多样性、结构以及岩石风化相关的功能，有助于更好地理解微生物群落在养分循环和土壤形成中的作用[22]。本研究分析了之前研究采集的不同风化程度凝灰岩样品和邻近红壤样品细菌群落结构与多样性、矿物风化潜能及对不同碳源的利用情况，以期进一步丰富凝灰岩的风化原理。

1 材料与方法

1.1 样品采集与理化性质分析

于江西省抚州市东乡县(28°23′ N, 116°62′ E)采集了低风化(LR)和高风化(MR)凝灰岩以及邻近的红壤(SS)(粉砂亚黏土、铁铝土)[21]。该地区属于亚热带湿润气候，气候湿润、雨量充沛、四季分明、光热充足，生长期长。年平均气温 19～21 ℃，年平均降水量 1 600～1 900 mm。该地区主要岩石为凝灰岩，主要土壤类型为红壤。XRD 分析显示此处凝灰岩和土壤样品的矿物组分主要包括石英、钾长石、高岭石、伊利石和蒙脱石，其中蒙脱石为 LR 样品特有矿物组分，而高岭石仅在 MR 和 SS 组样品中检测到[21]。不同风化程度凝灰岩和土壤样品性质如表 1 所示。用于高通量测序和细菌群落代谢图谱(Biolog)分析的岩石(土壤)样品用干冰运往实验室后 –80 °C 冻存。

表 1 不同风化程度凝灰岩和土壤样品性质

Table 1 Properties of weathered tuff and soil samples

指标	LR	MR	SS
OM (g/kg)	8.8 ± 1.0 c	11.3 ± 1.2 b	19.2 ± 3.6 a
pH	7.32 ± 0.17 a	4.63 ± 0.04 b	4.77 ± 0.10 b
Si (mg/kg)	41.0 ± 3.6 b	52.7 ± 7.5 a	34.2 ± 8.6 b
Al (mg/kg)	135 ± 21 b	361 ± 41 a	396 ± 48 a
K (mg/kg)	46.3 ± 2.1 c	145 ± 18 b	310 ± 84 a
Fe (mg/kg)	134 ± 14 c	176 ± 16 b	223 ± 22 a
Ca (mg/kg)	771 ± 50 a	443 ± 12 b	281 ± 48 c
Mg (mg/kg)	163 ± 10 a	84 ± 12 b	48 ± 5 c
P (mg/kg)	24.0 ± 1.0 b	50.5 ± 9.2 a	27.6 ± 3.4 b

注：LR，低风化岩石样品；MR，高风化岩石样品；SS，土壤样品。同行数据小写字母不同表示样品间差异显著(P<0.05)。

1.2　DNA 提取与 Miseq 高通量测序

利用 Fast DNA® Spin kit soil (MP Biomedicals, Santa Ana, CA, USA)试剂盒从 1.0 g 岩石(或土壤)样品中提取总 DNA，使用 NanoDrop ND-1000 分光光度计对纯化后的 DNA 进行定量检测，将符合要求的 DNA 于 –80 °C 冻存。利用 341F/805R 对细菌 16S rRNA 基因序列 V3～V4 区进行扩增[23]，PCR 产物纯化后利用 Illumina MiSeq PE250 平台进行高通量测序，原始数据于 NCBI 数据库获得登录号(PRJEB22180)。

1.3　高通量数据分析

参考 Sun 等[24]的方法对高通量测序原始数据进行处理：原始数据质控后利用 UCLUST 对高质量序列进行聚类分析，将相似度大于 97% 的序列定义为一个 OTU；利用 PyNAST 以及 RDP、Greengenes (GG) v 13_8_99 数据库对 OTU 进行系统发育分析[24-25]。为避免测序深度不同对结果分析造成影响，每份样品抽取 15 000 序列进行后续统计分析。

1.4　统计分析

选择独特 OTU 数目(OTUs)、Chao1 指数、覆盖度指数作为指标来比较不同样品细菌 α 多样性。基于 Bray-Curtis 矩阵距离利用 PCoA 分析来比较不同组样品间群落结构的差异；同时利用 UPGMA 法构建系统发育树来比较不同样品群落结构的相似度。采用 Spearman 相关系数来分析细菌群落 α 多样性指数和优势种属与岩石理化性质之间的相关性。利用 Tukey-Kramer HSD 来检验不同处理间是否有显著性差异。

利用 PICRUSt2 软件包对不同风化程度凝灰岩及土壤样品细菌群落潜在的生态功能进行预测[26]；并通过使用加权 NATI 指数计算样本中微生物与测序的参考基因组的相关程度来评估预测准确性并得到基于 KEGG 的通路预测。

1.5　利用 Biolog 微平板测定细菌群落的代谢谱

利用 96 孔微平板(Biolog Inc., Hayward, CA)来分析不同岩石(土壤)样品微生物群落的代谢谱[27]。通过计算 AWCD 值来评估微生物群落对各种碳源的利用率，并通过计算香农指数来指征微生物群落的碳代谢多样性。利用主成分分析(PCA)解析根际不同样品底物利用模式，进而对微生物群落的功能结构进行表征。

2　结果与分析

2.1　不同岩石(土壤)样品细菌群落结构

如表 2 所示，在 97% 相似度水平上覆盖度值均大于 0.99，这意味着本研究的测序深度能代表绝大多数细菌群落，能满足后续分析的需要。独特 OTU 数目、Chao1 指数在 3 组样品中的分布规律为 SS>MR>LR，表明凝灰岩随风化程度的增加细菌群落 α 多样性越高。

表 2　不同岩石(土壤)样品表生细菌群落结构与功能多样性

Table 2　Community structure and functional diversity of bacteria in different rock (soil) samples

样品	群落多样性			功能多样性		
	OTUs	Chao1 指数	覆盖度	碳源利用率(%)	香农指数	AWCD 值
LR	733 ± 38 c	837 ± 45 c	0.993 ± 0.001 b	61.3 ± 3.2 c	2.93 ± 0.05 b	0.64 ± 0.06 b
MR	831 ± 41 b	924 ± 15 b	0.993 ± 0.000 b	72.0 ± 1.9 b	3.04 ± 0.02 a	0.86 ± 0.06 a
SS	1 142 ± 25 a	1 166 ± 22 a	0.998 ± 0.001 a	79.6 ± 1.9 a	3.03 ± 0.02 a	0.80 ± 0.02 a

注：群落结构多样性基于每份样品随机抽取 15 000 序列进行计算，而功能多样性则基于 Biolog EcoPlates 培养 96 h 的吸光度值进行计算。表格中数值为平均数 ± 标准误(n=3)；同列数据小写字母不同表示样品间差异显著(P<0.05)。

如图 1 所示，UPMGA 分析结果表明，不同风化程度岩石(土壤)样品聚类成两个分支，LR 组样品单独聚成一支，MR 组和 SS 组样品聚成另外一支，且 MR 组和 SS 组样品的 3 个重复也分别各聚类成一支。不同风化程度凝灰岩样品表生细菌群落结构显著不同，且低风化凝灰岩表生细菌群落与高风化凝灰岩以及土壤样品细菌群落结构差异更大。

在门水平上，酸杆菌门 (Acidobacteria，相对丰度 17.8% ~ 40.7%)、放线菌门 (Actinobacteria，9.2% ~ 29.2%) 和变形菌门(Proteobacteria，18.8% ~ 34.6%)是该生境中的优势菌门。Acidobacteria 和 Gammaproteobacteria 的相对丰度随着凝灰岩风化程度的增加而显著增加。相反地，Actinobacteria、蓝藻门(Cyanobacteria) 和 Proteobacteria 的相对丰度随着凝灰岩风化程度的增加而显著降低(图 1)。

在属的水平上，将相对丰度大于 0.25% 的属定义为优势属。*Bryocella*、*Gaiella*、分支杆菌属 (*Mycobacterium*)、嗜酸杆菌属 (*Acidiphilium*)、甲基杆菌属 (*Methylobacterium*) 为 LR 组特有优势属；全噬菌属 (*Holophaga*)、大理石雕菌属 (*Marmoricola*)、

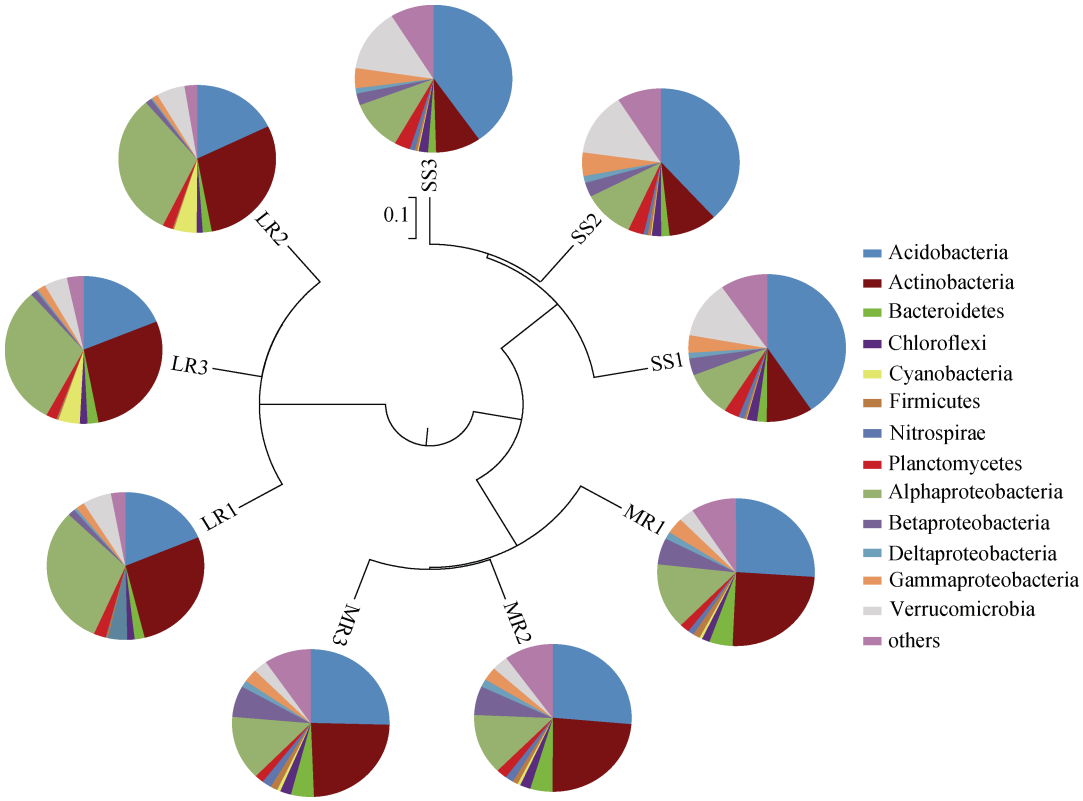


图 1　不同岩石(土壤)样品表生细菌群落的 UPMGA 聚类分析及优势菌门(亚门)相对丰度分布

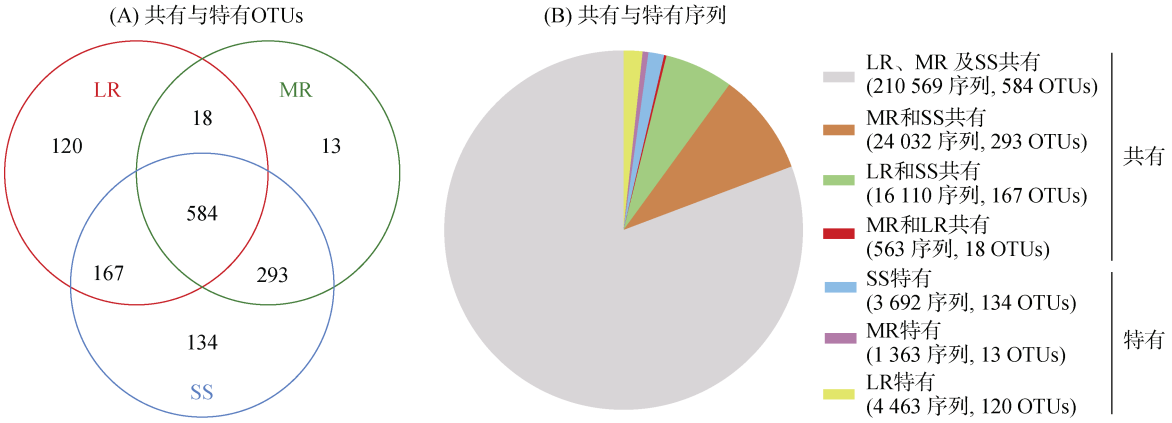
Fig. 1　UPMGA clustering analysis of bacterial communities in different rock (soil) samples and relative abundances of dominant bacterial phyla (subphyla)

Oryzihumus、芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、苯基杆菌属 (*Phenylobacterium*)、水居菌属 (*Aquincola*)、马赛菌属 (*Massilia*) 和假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 仅在 MR 组样品中检测到；浮霉菌属 (*Planctomyces*) 为 SS 组样品特有优势属。

OTU 水平上，特有和共有 OTU 在 3 组样品中的分布如图 2 所示。1 329 个 OTU 中有 584 个属于共有 OTU，占总 OTU 的 43.9%。这些共有 OTU 属于优势种，占总序列数的 80.7%。而特有 OTU 大多为稀有种，SS 组样品特有 OTU 最多，占总 OTU 的 10.1%，其次为 LR 组样品(占总 OTU 的 9.0%)，MR 组特有 OTU 数目占总 OTU 的 1.0%。

2.2　岩石(土壤)理化性质对表生细菌群落结构变异的驱动作用

RDA 模型共解释了 99% 的细菌群落变异，其中轴 1 和轴 2 共解释了 97.9% 的群落结构变异(图 3)。



(左侧为 OTU 韦恩图，右侧为韦恩图中 OTU 所包含的序列数)

图 2　不同岩石(土壤)样品表生细菌群落共有和特有 OTUs(A)与序列(B)的分布

Fig. 2　The distribution of shared and unique OTUs (A) and reads (B) among different rock and soil samples

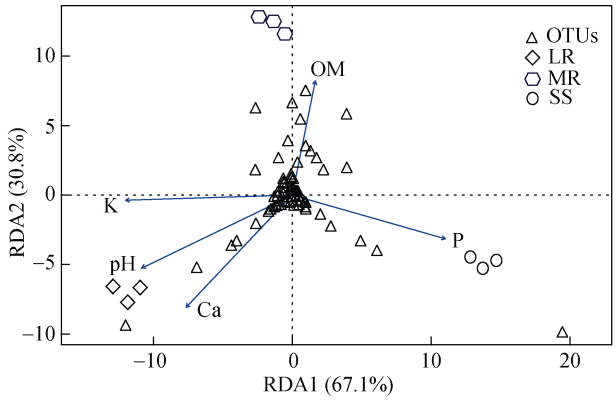


图 3　细菌群落与岩石(土壤)理化性质间关系的冗余分析

Fig. 3　Redundancy analysis of the relationship between bacterial communities and physicochemical properties of rock (soil) samples

RDA 模型分析中 3 组样品的聚类情况和 PCoA 分析结果一致。如表 3 所示，细菌群落 α 多样性指数与 OM 含量呈显著正相关，与有效态 Ca 含量呈显著负相关；Acidobacteria 相对丰度与 pH 和 Ca 含量呈显著负相关，同时与 OM 含量呈显著正相关；与之相反，Actinobacteria 相对丰度与 OM 呈显著负相关，但与 Ca 含量呈显著正相关；Alphaproteobacteria 相对丰度与 pH、有效态 K 和 Ca 含量呈显著正相关；疣微菌门(Verrucomicrobia) 相对丰度与 OM 含量也呈显著正相关。

2.3　岩石(土壤)表生细菌群落潜在生态功能比较

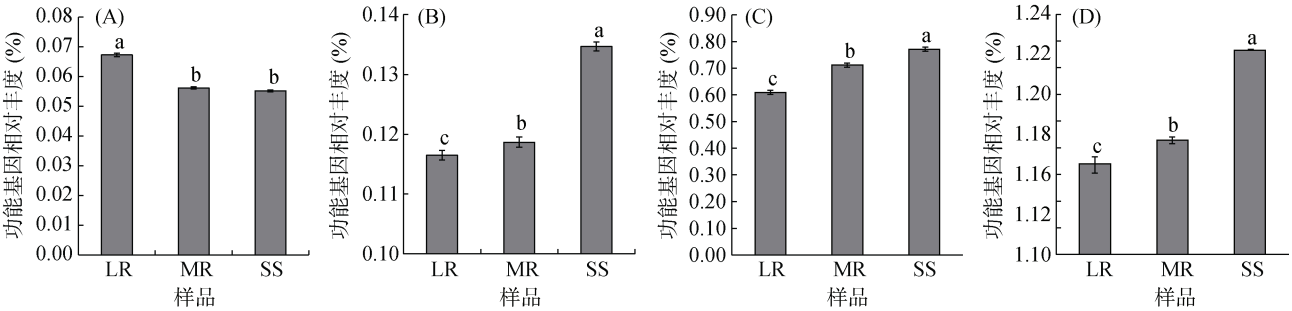
LR、MR 和 SS 组样品的 NSTI 值分别为 0.139、0.156 和 0.168。选取铁载体合成、碳酸酐酶、鞭毛合成和产有机酸这 4 个类群的功能基因丰度来评估不同岩石(土壤)细菌群落风化矿物的潜能。如图 4 所示，编码鞭毛相关功能基因的相对丰度在 3 组样品中的分布为 SS>MR>LR。SS 组样品中编码碳酸酐酶和产有机酸相关功能基因的丰度显著高于 MR 组和 LR 组，LR 组中铁载体合成相关功能基因丰度显著高于 MR 组和 SS 组，说明细菌群落可能通过多种机制来加速岩石风化。

表 3　细菌群落 α 多样性指数、优势菌门(亚门)相对丰度与岩石(土壤)性质之间的相关性

Table 3　Spearman's correlations between α diversity indices, relative abundances of bacterial phyla (subphyla) and properties of rock (soil) samples

		pH	OM	P	K	Ca
多样性指数	OTU	–0.636	0.805**	–0.117	–0.180	–0.859**
	Chao 1	–0.660	0.758*	–0.143	–0.218	–0.881**
	Good's coverage	–0.567	0.716*	–0.229	–0.127	–0.821**
细菌菌门(亚门)相对丰度	Acidobacteria	–0.729*	0.783*	–0.047	–0.314	–0.919**
	Actinobacteria	0.627	–0.797*	0.164	0.179	0.860**
	Bacteroidetes	–0.472	–0.316	0.891**	–0.806**	–0.118
	Chloroflexi	–0.800**	0.470	0.640	–0.680*	–0.727*
	Cyanobacteria	0.986**	–0.571	–0.481	0.769*	0.965**
	Firmicutes	–0.679*	–0.044	0.912**	–0.871**	–0.370
	Nitrospirae	–0.901**	0.298	0.848**	–0.896**	–0.712*
	Planctomycetes	–0.266	0.691*	–0.516	0.209	–0.584
	Alphaproteobacteria	0.975**	–0.619	–0.442	0.735*	0.973**
	Betaproteobacteria	–0.800**	0.013	0.914**	–0.959**	–0.532
	Deltaproteobacteria	–0.958**	0.323	0.671*	–0.903**	–0.823**
	Gammaproteobacteria	–0.813**	0.742*	0.116	–0.444	–0.923**
	Verrucomicrobia	–0.241	0.723*	–0.538	0.245	–0.572

注：*、**分别表示相关性达 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 显著水平。



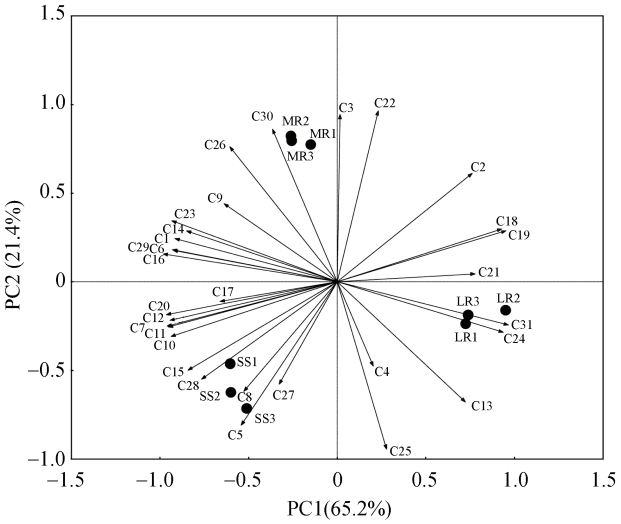
(A. 铁载体合成；B. 碳酸酐酶；C. 鞭毛合成；D. 产有机酸。图中小写字母不同表示样品间差异显著($P<0.05$))

图 4　与矿物风化相关的功能基因家族相对丰度的预测

Fig. 4　Inferred microbiome functions associated with mineral weathering

2.4 不同风化程度凝灰岩(土壤)表生细菌群落碳代谢谱

如表 2 所示，SS 组微生物群落的碳源利用率最高，其次是 MR 组，然后是 LR 组。另外，SS 组和 MR 组微生物群落代谢的 AWCD 值和香农指数显著高于 LR 组。PCA 分析结果表明，LR 组、MR 组和 SS 组样品微生物对碳源底物的利用模式具有显著差异(图 5)。LR 组微生物群落利用更多的底物包括 D-葡糖胺酸(C13)、衣康酸(C21)、L-精氨酸(C24)和腐胺(C31)，而吐温 80(C3)、α-酮丁酸(C22)、L-苯丙氨酸(C26)和苯乙胺(C30)则在 MR 组样品中被利用更多，SS 组样品微生物群落则利用了更多的 β-甲基-D-葡萄糖苷(C8)、D,L-α-甘油(C15)和 L-苏氨酸(C28)。



(C01, pyruvic acid methyl ester; C02, Tween 40; C03, Tween 80; C04, α-cyclodextrin; C05, glycogen; C06, D-cellobiose; C07, α-D-lactose; C08, β-methyl-D-glucoside; C09, D-xylose; C10, I-erythritol; C11, D-mannitol; C12, N-acetyl-D-glucosamine; C13, D-glucosaminic acid; C14, glucose-1-phosphate; C15, D,L-α-glycerol; C16, D-galactonic acid γ-lactone; C17, D-galacturonic acid; C18, 2-hydroxy benzoic acid; C19, 4-hydroxy benzoic acid; C20, γ-hydroxybutyric acid; C21, itaconic acid; C22, α-ketobutyric acid; C23, D-malic acid; C24, L-arginine; C25, L-asparagine; C26, L-phenylalanine; C27, L-serine; C28, L-threonine; C29, glycyl-L-glutamic acid; C30, phenylethyl-amine; C31, putrescine)

图 5 不同岩石(土壤)样品微生物群落碳源利用情况的 PCA 分析

Fig. 5 PCA analysis of microbial community carbon source utilization in different rock (soil) samples

3 讨论

本研究发现随着凝灰岩风化程度的加剧，表生细菌群落 α-多样性也显著增加。伴随着凝灰岩的风化程度加剧，岩石中的 Si、Al、K、Fe 等结构元素不断溶出[21]，并产生黏土矿物和腐殖基质，以可交换态和生物可利用的形式保留这些营养物质，从而孕育遗传和代谢多样性更为丰富的微生物群落。本研究还发现细菌群落 α 多样性指数与 OM 含量呈显著正相关(表 3)。有机质含量的增加既为微生物活动提供了能源物质，同时也为酶促反应提供了丰富的底物。本课题组之前的研究中发现伴随着苔藓地衣等先锋植物的覆盖，钾质粗面岩的风化速率大大提升，且风化程度越高，表生细菌群落 α 生物多样性越丰富[14]。Santelli 等人[28]也发现，栖息在海底熔岩中的细菌的多样性和丰度与岩石风化程度呈正相关。

在本研究中检测到凝灰岩和土壤中细菌优势菌门为 Acidobacteria、Actinobacteria 和 Proteobacteria(尤其是 Alphaproteobacteria)(图 1)；这与之前关于岩石(或矿物)表生优势细菌菌群的相关研究结果是一致的[29-32]。Actinobacteria 和 Proteobacteria 经常在磷灰石、花岗岩、海底玄武岩、火山玄武岩、紫色粉砂岩、钾质粗面岩等岩石表面出现，表明它们对岩石和矿物表面的定居和栖息具有良好的适应性。另外本研究中 Acidobacteria 随凝灰岩风化程度的加剧在细菌群落中的占比越来越高，其中由凝灰岩风化形成的红壤中 Acidobacteria 的相对丰度最高，且 Acidobacteria 的相对丰度与土壤 pH 的相关性系数为 –0.729(P<0.05)。Jones 等[33]发现 Acidobacteria 的相对丰度与土壤 pH 呈显著负相关。无论环境 pH 如何，细菌细胞内的 pH 都接近中性，并且细菌通常通过增加胞内缓冲能力或降低细胞膜的渗透性来增强其对酸性环境的适应性。Acidobacteria 能通过共享相似的细胞结构来补偿适应低 pH，比如与土壤 pH 呈负相关的一类新型支链甘油二烷基甘油四醚膜酯[34]。

先前的研究表明环境因素(比如栖息地类型和异质性)在形成细菌群落过程中发挥重要作用。一些限制性的营养元素(如 P、K、Si、Al、Ca)的含量能驱动矿物表生细菌群落结构的变异[1,35]，特别是在贫营养条件下，岩石(或矿物)中限制性营养成分对不同组成的微生物群落的优先定殖具有选择性。本研究通过 RDA 模型分析也发现 pH、OM 以及有效态 P、K 和 Ca 的含量共解释 99% 的细菌群落变异，是细菌群落结构的重要驱动因素。之前有研究报道 pH 可能起到了有效的栖息地过滤器的作用，即随着 pH 偏离中性越来越酸时，细菌群落成员谱系中隶属于 Acidobacteria 的重复序列就越来越多[36]。

4 结论

从凝灰岩到红壤的风化过程中，随凝灰岩风化程度的加剧，pH 不断下降而岩石(土壤)中有机质含量、表生细菌群落结构 α 多样性与代谢多样性越来越高。

Acidobacteria、Actinobacteria 和 Proteobacteria 是不同风化程度凝灰岩(土壤)表生的优势菌门，Acidobacteria 的相对丰度随着凝灰岩风化程度的增加而增加，而 Actinobacteria 和 Alphaproteobacteria 的相对丰度随着凝灰岩风化程度的增加而显著降低。岩石(土壤)的 pH、OM 含量以及有效态 P、K 和 Ca 含量共解释了 99% 的细菌群落变异，是细菌群落结构的重要驱动因素，细菌群落 α 多样性指数及 Acidobacteria 菌门的相对丰度与 OM 含量呈显著正相关。

参考文献：

[1] 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.

[2] Hilley G E, Porder S. A framework for predicting global silicate weathering and CO_2 drawdown rates over geologic time-scales[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(44): 16855–16859.

[3] Fang Q, Lu A H, Hong H L, et al. Mineral weathering is linked to microbial priming in the critical zone[J]. Nature Communications, 2023, 14(1): 345.

[4] 赵越, 杨金玲, 许哲, 等. 模拟酸雨淋溶下不同母质发育雏形土矿物风化中的盐基离子与硅计量关系[J]. 土壤学报, 2023, 60(5): 1456–1467.

[5] 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.

[6] Picard L, Turpault M P, Oger P M, et al. Identification of a novel type of glucose dehydrogenase involved in the mineral weathering ability of *Collimonas pratensis* strain PMB3(1)[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2021, 97(1): fiaa232.

[7] Lemare M, Puja H, David S R, et al. Engineering siderophore production in *Pseudomonas* to improve asbestos weathering[J]. Microbial Biotechnology, 2022, 15(9): 2351–2363.

[8] 毛欣欣, 何琳燕, 王琪, 等. 具矿物风化效应伯克霍尔德氏菌的筛选与生物学特性研究[J]. 土壤, 2017, 49(1): 77–82.

[9] Gerrits R, Pokharel R, Breitenbach R, et al. How the rock-inhabiting fungus K. petricola A95 enhances olivine dissolution through attachment[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2020, 282: 76–97.

[10] Hobart K K, Greensky Z, Hernandez K, et al. Microbial communities from weathered outcrops of a sulfide-rich ultramafic intrusion, and implications for mine waste management[J]. Environmental Microbiology, 2023, 25(12): 3512–3526.

[11] Mugnai G, Borruso L, Wu Y L, et al. Ecological strategies of bacterial communities in prehistoric stone wall paintings across weathering gradients: A case study from the Borana zone in southern Ethiopia[J]. The Science of the Total Environment, 2024, 907: 168026.

[12] Brewer T E, Fierer N. Tales from the tomb: The microbial ecology of exposed rock surfaces[J]. Environmental Microbiology, 2018, 20(3): 958–970.

[13] Mieszkin S, Richet P, Bach C, et al. Oak decaying wood harbors taxonomically and functionally different bacterial communities in sapwood and heartwood[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 155: 108160.

[14] 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.

[15] Doetterl S, Berhe A A, Arnold C, et al. Links among warming, carbon and microbial dynamics mediated by soil mineral weathering[J]. Nature Geoscience, 2018, 11: 589–593.

[16] Wild B, Daval D, Beaulieu E, et al. *In-situ* dissolution rates of silicate minerals and associated bacterial communities in the critical zone (Strengbach catchment, France)[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2019, 249: 95–120.

[17] 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.

[18] Story S P. Microbial transport in volcanic tuff Rainier Mesa, Nevada test site[D]. Las Vegas, Nevada, United States: University of Nevada, 1994.

[19] Purvis G, Sano N, van der Land C, et al. A comparison of the molecular composition of plant and fungal structural biopolymer standards with the organic material in Early Cretaceous Ontong *Java* Plateau Tuff[J]. Chemical Geology, 2021, 565: 120078.

[20] De Luca D, Caputo P, Perfetto T, et al. Characterisation of environmental biofilms colonising wall paintings of the fornelle cave in the archaeological site of *Cales*[J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2021, 18(15): 8048.

[21] Xi J, Wei M L, Tang B K. Differences in weathering pattern, stress resistance and community structure of culturable rock-weathering bacteria between altered rocks and soils[J]. RSC Advances, 2018, 8(26): 14201–14211.

[22] 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.

[23] Herlemann D P, Labrenz M, Jürgens K, et al. Transitions in bacterial communities along the 2000 km salinity gradient of the Baltic Sea[J]. The ISME Journal, 2011, 5(10): 1571–1579.

[24] Sun R B, Zhang X X, Guo X S, et al. Bacterial diversity in soils subjected to long-term chemical fertilization can be more stably maintained with the addition of livestock manure than wheat straw[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 88: 9–18.
[25] Langille M G I, Zaneveld J, Caporaso, J G, et al. Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences[J]. Nature Biotechnology, 2013, 31(9): 814–821.
[26] Douglas G M, Maffei V J, Zaneveld J R, et al. PICRUSt2 for prediction of metagenome functions[J]. Nature Biotechnology, 2020, 38(6): 685–688.
[27] Huang J, Sheng X F, He L Y, et al. Characterization of depth-related changes in bacterial community compositions and functions of a paddy soil profile[J]. FEMS Microbiology Letters, 2013, 347(1): 33–42.
[28] Santelli C M, Edgcomb V P, Bach W, et al. The diversity and abundance of bacteria inhabiting seafloor lavas positively correlate with rock alteration[J]. Environmental Microbiology, 2009, 11(1): 86–98.
[29] 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.
[30] Chen W, Wang Q, He L Y, et al. Changes in the weathering activity and populations of culturable rock-weathering bacteria from the altered purple siltstone and the adjacent soil[J]. Geomicrobiology Journal, 2016, 33(8): 724–733.
[31] Cockell C S, Olsson K, Knowles F, et al. Bacteria in weathered basaltic glass, Iceland[J]. Geomicrobiology Journal, 2009, 26(7): 491–507.
[32] Wang Q, Ma G Y, He L Y, et al. Characterization of bacterial community inhabiting the surfaces of weathered bricks of Nanjing Ming city walls[J]. The Science of the Total Environment, 2011, 409(4): 756–762.
[33] Jones R T, Robeson M S, Lauber C L, et al. A comprehensive survey of soil acidobacterial diversity using pyrosequencing and clone library analyses[J]. The ISME Journal, 2009, 3(4): 442–453.
[34] Weijers J W H, Schouten S, van den Donker J C, et al. Environmental controls on bacterial tetraether membrane lipid distribution in soils[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2007, 71(3): 703–713.
[35] 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.
[36] Booth I R. Regulation of cytoplasmic pH in bacteria[J]. Microbiological Reviews, 1985, 49(4): 359–378.