

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190256

华北落叶松不同代际人工林土壤养分及 细菌群落变化特征

张健飞 王 淳 徐雯雯 黄选瑞 张志东
(河北农业大学林学院, 河北 保定 071000)

摘要:【目的】探究不同代际华北落叶松人工林土壤养分及细菌变化有助于了解地力维持机制。为华北落叶松人工林可持续经营提供参考。【方法】本研究以塞罕坝地区华北落叶松不同代际人工林(一代林(17和37年生)、二代林(14年生))为研究对象,分析了不同代际林及不同土层土壤养分、土壤细菌群落组成和多样性的变异规律及土壤养分与细菌群落的耦合关系。【结果】(1)在0~10 cm和10~20 cm土层,一代林(17年生)和二代林(14年生)的速效钾和有效磷显著高于一代林(37年生)($P < 0.05$),但一代林(17年生)和二代林(14年生)间差异不明显($P > 0.05$)。随着土壤深度增加,各代际林土壤养分均呈现降低趋势。(2)在门水平上,3个林分的优势菌群均为变形菌门、放线菌门、疣微菌门和酸杆菌门。随着土层深度的增加,3个林分的变形菌门和放线菌门呈迅速下降趋势。(3)一代林(37年生)的ACE和Chao1细菌丰富度指数在3个代际林中最低,且在0~10 cm和20~30 cm土层代际林间差异显著($P < 0.05$)。在3个土层深度,土壤细菌多样性指数在一代林(17年生)和二代林(14年生)中相对较高,而在一代林(37年生)中相对较低。(4)相关分析表明,速效钾与变形菌门和放线菌门显著正相关,而与硝化螺旋菌门显著负相关($P < 0.05$)。随着有效磷含量的增加,变形菌门数量呈显著增加趋势($P < 0.05$)。【结论】华北落叶松二代林在早期发育阶段不存在地力衰退问题,随着林龄的增加,应加强速效钾、有效磷和碱解氮的调控,并重视特定细菌群落的变化以维持土壤肥力。

关键词: 华北落叶松;代际林;土壤养分;土壤细菌群落

中图分类号: S714.3; S714.8; S792.99 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2020)03-0036-10

引文格式: 张健飞,王淳,徐雯雯,等.华北落叶松不同代际人工林土壤养分及细菌群落变化特征[J].北京林业大学学报,2020,42(3):36-45. Zhang Jianfei, Wang Chun, Xu Wenwen, et al. Changes in soil nutrients and bacterial communities of *Larix principis-rupprechtii* plantations of different generations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(3): 36-45.

Changes in soil nutrients and bacterial communities of *Larix principis-rupprechtii* plantations of different generations

Zhang Jianfei Wang Chun Xu Wenwen Huang Xuanrui Zhang Zhidong
(School of Forestry, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, Hebei, China)

Abstract: [Objective] Exploring the variations of soil nutrients and bacterial communities in *Larix principis-rupprechtii* plantations with different generations is helpful to understand maintenance mechanisms of soil fertility. It provides a reference for the sustainable management of *Larix principis-rupprechtii* plantation. [Method] In this study, three *Larix principis-rupprechtii* plantations with different generations, including 17 years old first generation (Y1R), 37 years old first generation (M1R), 14 years old second generation (Y2R), were selected in Saihanba Area of northern China. The coupling relationship between soil nutrients and bacterial communities and their changes over generations were analyzed.

收稿日期: 2019-06-21 修回日期: 2019-11-20

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0600403), 林业公益性行业科研专项(20150430304), 国家自然科学基金项目(31971651)。

第一作者: 张健飞。主要研究方向: 森林土壤养分。Email: 627611546@qq.com 地址: 071000 河北省保定市莲池区乐凯南大街 2596 号河北农业大学林学院。

责任作者: 张志东, 博士, 副教授。主要研究方向: 森林多功能经营。Email: zhzhido@163.com 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

[Result] (1) In depths of 0–10 cm and 10–20 cm, the contents of soil readily available potassium (AK) and available phosphorous (AP) were significantly higher in Y1R and Y2R than in M1R ($P < 0.05$). There were no significant differences in soil AK and AP between Y1R and Y2R ($P > 0.05$). Soil nutrients showed a decreasing trend with increasing soil depths in all generations. (2) The dominant bacterial phyla were Proteobacteria, Actinobacteria, Verrucomicrobia and Acidobacteria in all generations. Proteobacteria and Actinobacteria decreased with increasing soil depth in all generations. (3) The ACE and Chao1 indicators of bacterial community were the lowest in M1R and their changes were significant among generations at depths of 0–10 cm and 10–20 cm. In all three soil layers, the soil bacterial diversity indicators were relatively higher in Y1R and Y2R than in M1R. (4) Correlation analysis showed that AK had significantly positive effects on Proteobacteria and Actinobacteria, while had significantly negative impact on Nitrospirae ($P < 0.05$). The number of Proteobacteria increased significantly with increasing AP content ($P < 0.05$).

[Conclusion] Soil fertility doesn't decline at the early development stage in second generation of *Larix principis-rupprechtii* plantations. Strengthening the regulation of soil available potassium, alkali hydrolyzable nitrogen and available phosphorus, and focusing on changes in specific soil microorganisms could be the optimum alternatives to improve soil fertility.

Key words: *Larix principis-rupprechtii*; intergeneration plantation; soil nutrient; soil bacterial community

土壤养分是植物生长所必需营养元素,包括氮、磷、钾和其他一些中量元素和微量元素。对土壤养分的研究,有利于理解人工林地力维持机制。研究表明,杨树(*Populus spp.*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林随着代际的增加,土壤有机碳、全氮、速效钾、有效磷等均呈显著降低的趋势,出现了土壤养分亏缺和土壤酸化的现象^[1-3]。东北地区兴安落叶松(*Larix gmelinii*)二代林与一代林相比,土壤有机质、氮、磷和钾均有所下降,但土壤酸化问题不明显^[4-6]。土层深度也会影响土壤养分变化,随着土层深度的增加,土壤部分养分元素会呈现减少^[7]或增加趋势^[8]。

土壤细菌是森林生态系统的重要组成部分,对关键生态功能发挥了重要的作用^[9]。土壤细菌群落的变化也能够影响土壤生物化学过程,进而影响土壤肥力。土壤细菌的群落结构还会随着土壤养分的变化而改变,影响植物的生产力^[10]。人工林连栽将引起土壤敏感细菌群落的变化,对土壤生态系统造成一定的影响。研究表明,马尾松和杉木二代林与一代林相比,细菌数量和多样性均呈下降趋势^[11],大部分细菌主要在中性环境中生存,其数量的减少可能与连栽导致的土壤酸化有关。而酸杆菌群(*Acidobacteria*)作为一种嗜酸菌在杉木二代林土壤中占明显优势,相对丰度随代际变化显著增高^[12]。土壤细菌群落组成受不同土壤养分的影响程度不同。研究表明,庞泉沟自然保护区的华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)土壤理化性质和土壤细菌群落有着密切的关系^[13]。兴安落叶松人工林pH和土壤养分均对土壤细菌群落组成有显著影响,

其中全磷、有效磷影响较大^[14]。不同土层间,土壤细菌数量也会呈现一定的垂直变化特征。研究表明,塞罕坝地区华北落叶松人工林土壤细菌数量随土层增加呈下降趋势^[15],但关于其土壤细菌群落组成和多样性随代际变化而改变的研究还未见报道。

华北落叶松是松科(*Pinaceae*)、落叶松属(*Larix*)乔木,在我国中部与北部大量栽植,具有抗逆性强,生长快,自然整枝明显,根系分布广,用途广等优点。但是华北落叶松作为冀北山地重要的用材树种之一,其人工林地力衰退和生产力下降问题始终困扰森林经营工作者。本研究以河北塞罕坝地区不同代际华北落叶松人工林为研究对象,分析不同代际林主要土壤养分含量、细菌群落结构和多样性变异,旨在揭示华北落叶松代际林地力维持机制,为华北落叶松人工林可持续经营提供一定的参考。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

塞罕坝地区处于冀北山区与蒙古高原的交汇地带,分为坝上和坝下两部分。海拔范围介于1 010~1 940 m之间。研究区极端最高气温33.4℃,最低气温-43.3℃,年均气温-1.3℃,年均降水量460.3 mm,是典型的半干旱半湿润寒温性大陆季风气候。土壤母质主要有风积物、残积物、坡积物等几种类型。坝上以风沙土为主,兼有草甸土和沼泽土。该区域的主要乔木树种有华北落叶松、白桦(*Betula platyphylla*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、山杨(*Populus davidiana*)等,林下植物主要包括柔毛绣线菊(*Spiraea velutina*)、叉分蓼(*Polygonum*

divaricatum)、地榆(*Sanguisorba officinalis*)、金莲花(*Trollius chinensis*)、老鹳草(*Geranium wilfordii*)等物种。

1.2 样地设置与采样

在研究区选取空间不连续,立地条件相似,不同林龄的华北落叶松一代林(17年生和37年生,拓荒栽植的第一批华北落叶松林);二代林(14年生,对华北落叶松一代林进行皆伐,并在原有土壤基质上重新栽植华北落叶松)(表1)。调查工作于2017年

7月进行。每种林分设置3个20 m × 30 m的样地。在每个样地中进行每木检尺,沿对角线确定3个取样点,去除土壤表层的枯枝落叶,使用内径4 cm的土钻按0~10 cm、10~20 cm、20~30 cm 3个土层取样(取样器具进行了喷洒酒精和高温消毒的灭菌处理),土壤过20目筛网,将同一样地相同土层土壤等量混合,去除杂质之后的样品每10 g一份,保存于无菌离心管中,置于冰柜-80 °C 储存备用。

表1 华北落叶松林分基本情况

Tab. 1 Description of different *Larix principis-rupprechtii* stands

林分 Stand	海拔 Altitude/m	坡度 Slope degree/(°)	坡向 Slope aspect	平均树高 Mean tree height/m	平均胸径 Mean DBH/cm	密度/(株·hm ⁻²) Density/(tree·ha ⁻¹)
Y	1 653.67	8	西南 Southwest	12.1	12.5	2 489
E	1 622.67	8	西南 Southwest	21.1	28.3	1 461
J	1 642.53	8	西南 Southwest	15.6	18.4	1 603

注: Y为一代林(17年生), E为二代林(14年生), J为一代林(37年生)。下同。Notes: Y, first generation (17 years old), E, second generation (14 years old), J, first generation (37 years old). The same below.

1.3 土壤养分测定

根据鲍士旦的《土壤农化分析》,土壤pH采用pH计测定。采用氧化法测定有机碳。土壤全氮含量采用半微量凯氏定氮法测定。采取钼蓝比色法测全磷和有效磷,火焰光度计测全钾和速效钾。碱解扩散法测定碱解氮。

1.4 土壤细菌高通量测序

采用CTAB方法对样本的DNA进行提取,并将提取的样品稀释至1 ng/μL。

使用16S V4区的引物为515F(5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3')和806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')进行PCR反应,共30 μL: Phusion Master Mix(2 ×)15 μL; Primer(2 μmol/L)3 μL(6 μmol/L); gDNA(1 ng/μL)10 μL(5~10 ng); H₂O 2 μL。反应程序如下:98 °C 预变性1 min; 30个循环包括(98 °C, 10 s; 50 °C, 30 s; 72 °C, 30 s; 72 °C, 5 min)。将PCR产物进行纯化、定量和均一化,并进行文库构建,文库质检符合要求后,使用HiSeq2500 PE250进行上机测序。

根据条形码序列和PCR扩增引物序列从下机数据中拆出各样品数据,截去条形码和引物序列后使用FLASH对每个样品的读长进行拼接,得到的拼接序列为原始Tags数据;拼接得到的原始Tags数据,需要经过严格的过滤处理得到高质量的Tags数据。参照Qiime的Tags质量控制流程,进行如下操作:(1)Tags截取:将原始Tags数据从连续低质量值(默认质量阈值≤19)碱基数达到设定长度(默认长度值为3)的第一个低质量碱基位点截断;Tags长

度过滤:Tags经过截取后得到的Tags数据集,进一步过滤掉其中连续高质量碱基长度小于Tags长度75%的Tags。经过以上处理后得到的Tags需要进行去除嵌合体序列的处理,Tags序列通过与数据库进行比对检测嵌合体序列,并最终去除其中的嵌合体序列,得到最终的有效数据。

1.5 数据处理

利用Uparse软件对所有细菌样品进行聚类。用Mothur方法与SILVA的SSUrRNA数据库进行物种注释分析,获得分类学信息并在门(phylum)分类水平上统计各样本的细菌群落组成。

本研究采用Chao1, ACE, 香农-威纳多样性指数(Shannon), 辛普森多样性指数(Simpson)对微生物群落进行分析,使用Qiime软件计算微生物多样性,Chao1和ACE指数代表群落丰富度。Chao1指数S_C计算公式如下:

$$S_C = S_o + \frac{F_1^2}{2(F_2 + 1)} - \frac{F_1 F_2}{2(F_2 + 1)^2} \quad (1)$$

式中:S_o是已有OTU数,F₁是序列数为1的OTU数量,F₂是序列数为2的OTU数量。

ACE指数S_A计算公式如下:

$$S_A = S_a + \frac{S_r}{C} - \frac{F_1}{C} \gamma^2 \quad (2)$$

式中:S_r是等于或小于“abund”条序列的OTU数目,S_a为大于“abund”条序列的OTU数目,C是样本丰富度预测值,γ是稀有OTU的预测变异系数。

Shannon和Simpson指数均可以代表群落组成多样性程度。Shannon指数计算公式如下:

$$S_h = - \sum_{i=1}^{S_o} \frac{F_i}{N} \ln \frac{F_i}{N} \quad (3)$$

式中: F_i 是序列数为 i 的 OTU 数目, N 是序列数目总和。

Simpson 指数计算公式如下:

$$S_i = 1 - \sum_{i=1}^{S_o} \frac{F_i^2}{N} \quad (4)$$

运用 SPSS 软件的单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和 LSD 多重比较进行土壤养分和细菌群落组成及细菌多样性差异分析, 对土壤养分和细菌群落组成进行 Spearman 相关分析。采取 R 软件的 vegan 软件包中的冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 解释土壤养分含量与细菌特性之间的关系。利用 Sigmaplot 软件作图。

2 结果与分析

2.1 测序数据分析

从一代林 (17 年生)、二代林 (14 年生) 和一代林 (37 年生) 3 个林分土壤中分别获得 136 888、139 045 和 138 834 条原始序列, 其中有效序列分别为 122 170、130 694 和 129 200 条。随机从样品中抽取的测序数据量与对应的 OTU (operational taxonomic unit) 数目来构建稀释曲线。如图 1 所示, 在 97% 的相似度水平上, 3 个林分土壤样品的稀释曲线均趋于平缓, 说明测序处理的 OTU 能够较好的覆盖每个样品的细菌类群, 实验获得的测序数据量合理, 结果准确可信。

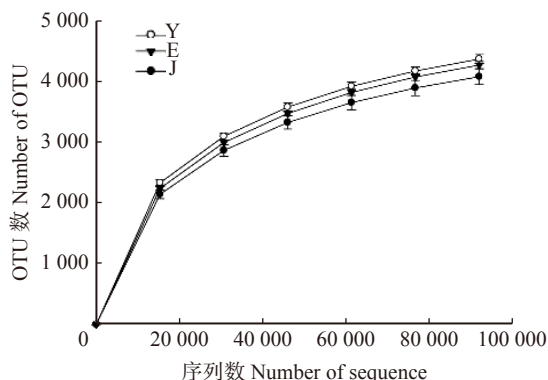


图 1 不同代际华北落叶松林土壤细菌稀释曲线

Fig. 1 Rarefaction curves for soil bacterial community in different generations of *Larix principis-rupprechtii* plantations

2.2 土壤理化性质变化

相同土层不同代际林间, 有效磷差异显著 ($P < 0.05$) (表 2)。在 10 ~ 20 cm 土层, 二代林 (14 年生) 的速效钾和有效磷均显著高于一代林 (17 年生) 和一代林 (37 年生) ($P < 0.05$)。在 0 ~ 10 cm 和 20 ~ 30 cm 土层, 各养分含量变化不显著 ($P > 0.05$)。相同代际林不同土层间, 速效钾、有效磷和 pH 存在一定的差异。除了二代林 (14 年生) 有效磷在各土层间无显著差异外, 其他林分均呈现 0 ~ 10 cm 土层显著高于其他 2 个土层 ($P < 0.05$)。在一代林 (17 年生) 中, 0 ~ 10 cm 土层速效钾含量显著高于其他 2 个土层 ($P < 0.05$), 而在二代 (14 年生) 和一代 (37 年生) 林中, 0 ~ 10 cm 和 10 ~ 20 cm 土层间无显著差异 ($P > 0.05$); pH 在一代林 (17 年生) 不同土层间无显著差异 ($P > 0.05$), 而在二代林 (14 年生) 和一代林 (37 年生) 不同土层间差异明显 ($P < 0.05$)。

表 2 华北落叶松各代际林不同土层深度土壤养分特征

Tab. 2 Soil nutrient properties under different generations at three soil depths

林分 Stand	土层 Soil layer/cm	有机碳 DOC/(g·kg ⁻¹)	全氮 TN/(g·kg ⁻¹)	全磷 TP/(g·kg ⁻¹)	全钾 TK/(g·kg ⁻¹)	碱解氮 AN/(mg·kg ⁻¹)	有效磷 AP/(mg·kg ⁻¹)	速效钾 AK/(mg·kg ⁻¹)	pH
Y	0 ~ 10	19.75±3.14Aa	1.72±0.24Aa	0.22±0.02Aa	23.85±0.09Aa	173.28±19.72Aa	4.93±0.27Aa	156.29±9.33Aa	5.58±0.03Aa
	10 ~ 20	15.50±1.34Aa	1.40±0.08Aa	0.21±0.01Aa	24.10±0.36Aa	168.30±10.00Aa	3.68±0.17Bb	91.17±9.26Ba	5.63±0.05Aa
	20 ~ 30	13.20±0.51Aa	1.22±0.07Aa	0.22±0.01Aa	23.86±0.22Aa	156.85±11.41Aa	3.93±0.33Ba	67.22±5.72Ba	5.65±0.07Aa
E	0 ~ 10	30.78±3.18Aa	2.32±0.34Aa	0.33±0.08Aa	23.43±0.26Aa	256.93±35.04Aa	5.63±1.36Aa	157.55±14.60Aa	5.64±0.02Aa
	10 ~ 20	26.80±6.48Aa	2.06±0.49Aa	0.32±0.10Aa	24.02±0.13Aa	251.45±49.50Aa	4.80±0.52Aa	121.67±21.41ABa	5.64±0.02Aa
	20 ~ 30	20.85±5.42Aa	1.79±0.47Aa	0.32±0.10Aa	24.03±0.99Aa	209.63±38.27Aa	3.42±0.17Aa	94.33±14.52Ba	5.73±0.02Ba
J	0 ~ 10	21.84±6.46Aa	2.09±0.36Aa	0.29±0.06Aa	23.02±1.38Aa	206.14±21.18Aa	4.74±0.23Aa	125.30±13.83Aa	5.53±0.04Aa
	10 ~ 20	19.05±5.10Aa	1.73±0.29Aa	0.29±0.05Aa	23.12±1.46Aa	189.21±16.91Aa	3.61±0.27Bb	98.66±18.59ABa	5.55±0.01ABa
	20 ~ 30	17.38±4.39Aa	1.48±0.27Aa	0.29±0.04Aa	23.36±1.15Aa	168.30±18.44Aa	3.73±0.38Ba	75.22±4.68Ba	5.62±0.01Ba

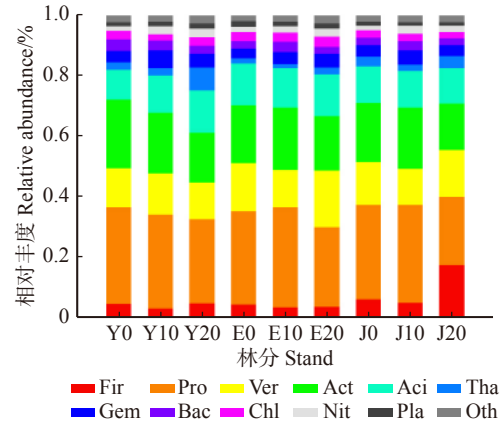
注: 不同大写字母代表相同代际林不同土层之间差异显著 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示相同土层不同代际林之间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。
Notes: different capital letters indicate significant differences in the same generation plantations among varied soil layers ($P < 0.05$); different lowercase letters indicate significant differences in the same soil depth among plantations of different generations ($P < 0.05$). DOC, organic carbon; TN, total nitrogen; TP, total phosphorous; TK, total potassium; AN, alkali hydrolyzable nitrogen; AP, available phosphorous; AK, readily available potassium. The same below.

2.3 土壤细菌群落组成变化

通过 Illumina 高通量测序从 3 个林分土壤中共检测到土壤细菌 52 门。一代林(17 年生)、二代林(14 年生)和一代林(37 年生)土壤细菌门数量分别为 50、46 和 48。相对丰度大于 1% 的门有 11 个,其中变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、疣微菌门(Verrucomicrobia)和酸杆菌门(Acidobacteria) 4 个门的相对丰度均大于 10%, 占到全部土壤细菌的 42.47%~78.05%。变形菌门在 3 个林分土壤中丰度最高, 介于 17.06%~36.95% 之间(图 2)。随着土层深度的增加, 3 个林分的变形菌门和放线菌门相对丰度均呈下降趋势。不同代际林间, 各优势菌群相对丰度无显著差异($P > 0.05$)。

2.4 土壤细菌群落多样性变化

同一土层不同代际林之间, ACE 和 Chao1 多样性指数差异显著($P < 0.05$)(图 3), 而 Shannon 和 Simpson 指数差异不明显($P > 0.05$)。在 0~10 cm 土层, 二代林(14 年生)的 ACE 指数显著高于一代林(37 年生)($P < 0.05$), 一代林(37 年生)的 Chao1 指数显著低于其他 2 个林分($P < 0.05$)。在 10~20 cm 土层, 一代林(17 年生)的多样性指数均为最高, 一代林(37 年生)的 ACE 和 Chao1 指数均为最低, 但 3 个林分间差异不明显($P > 0.05$)。在 20~30 cm 土



数字表示土层厚度(0 为 0~10 cm, 10 为 10~20 cm, 20 为 20~30 cm)。Fir. 厚壁菌门; Pro. 变形菌门; Ver. 疣微菌门; Act. 放线菌门; Aci. 酸杆菌门; Tha. 奇古菌门; Gem. 芽单胞菌门; Bac. 拟杆菌门; Chl. 绿弯菌门; Nit. 硝化螺旋菌门; Pla. 浮霉菌门; Oth. 其他。下同。Number indicates soil thickness(0, 0-10 cm; 10, 10-20 cm; 20, 20-30 cm). Fir, Firmicutes; Pro, Proteobacteria; Ver, Verrucomicrobia; Act, Actinobacteria; Aci, Acidobacteria; Tha, Thaumarchaeota; Gem, Gemmatimonadetes; Bac, Bacteroidetes; Chl, Chloroflexi; Nit, Nitrospirae; Pla, Planctomycetes; Oth, others. The same below.

图 2 不同代际华北落叶松林分水平土壤细菌群落相对丰度

Fig. 2 Relative abundance of soil bacterial communities at the phylum level in different generations of *Larix principis-rupprechtii* plantations

层, 一代林(17 年生)和二代林(14 年生)的 ACE 和 Chao1 指数均显著高于一代林(37 年生)($P < 0.05$)。

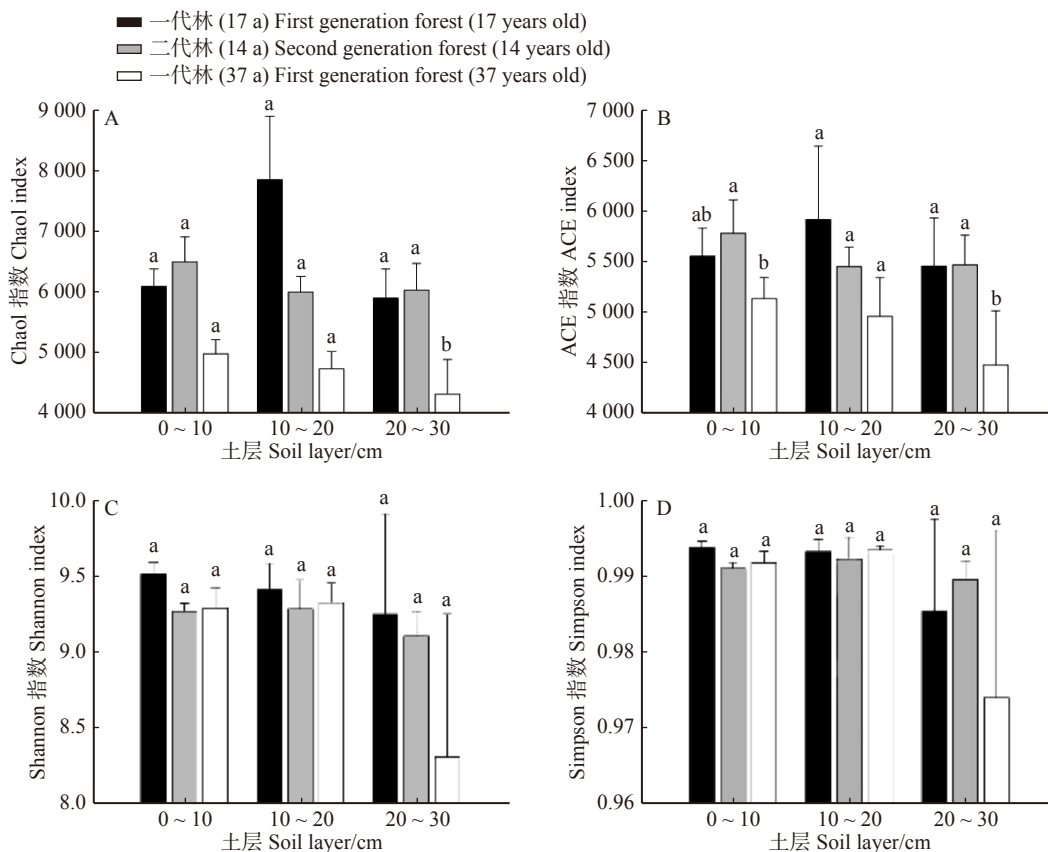


图 3 华北落叶松各代际林不同土层深度土壤细菌多样性指数

Fig. 3 Soil bacterial diversity indices among different generations of *Larix principis-rupprechtii* plantations at three soil depths

钾和有效磷的减少,不存在地力衰退问题。在浅土层,分解后的凋落物转化成供华北落叶松吸收的物质,随着土壤深度增加,凋落物分解速率降低,导致速效钾显著减少。同时也可能是由于本研究土壤 pH 存在梯度变化, pH 越低,土壤中的阳离子占比越大,对钾的结合能力也就越弱,也就导致了钾的流失。有效磷随土层深度的增加呈显著的下降趋势。这与马云波等人^[8]的研究结果不同。原因主要是林分表层土壤中根系分布密集,根系及细菌将磷转化为有效磷的活化作用明显,可以使土壤中大量的无效磷转化为有效磷供植物吸收^[19]。

3.2 土壤细菌群落组成及多样性变化

本研究应用 Illumina 高通量测序技术,分析了细菌的系统发育类群,对不同代际林土壤细菌群落结构变化特征进行了研究。研究结果表明,在门水平上,3个林分中共检测到11个门的相对丰度大于1%,其中变形菌门、放线菌门、疣微菌门和酸杆菌门为优势菌群。这与杨菁等人^[20]的研究相似。变形菌门和放线菌门为富营养菌群^[21-22],疣微菌门和酸杆菌门为寡营养菌群^[23-24]。3个林分的变形菌门和放线菌门的相对丰度均高于疣微菌门和酸杆菌门,这表明在一定程度上该地区的土壤养分含量较高。

不同代际林对变形菌门、放线菌门的影响均不显著,原因可能是这两种菌群的生态幅较宽,其相对丰度受环境的影响较小。变形菌门是一种能增强土壤固氮能力的异养型细菌^[25-26],土壤有机质含量越高,其生长越良好。在3个土层中,一代林(17年生)的有机碳要低于二代林(14年生),一代林(17年生)的变形菌门相对丰度在10~20 cm 土层要低于二代林(14年生),与有机碳变化趋势相似。放线菌门对加快土壤中动植物残体分解有重要作用,同时也会促进土壤氮素的循环^[27]。在0~10 cm 土层中,一代林(17年生)放线菌门和变形菌门相对丰度高于轮栽林(27年生)、二代林(14年生)和一代林(37年生)。在20~30 cm 土层中,变形菌门与放线菌门的相对丰度相较于前2个土层显著降低,原因可能是土壤养分降低,减少了土壤中碳源,氮源的供给,导致2种优势菌群相对丰度降低。虽然酸杆菌在酸性土壤中能更好的生长^[28],但本研究中酸杆菌门的相对丰度在优势菌群中相对较低,表明还有其他因素影响该地区土壤中酸杆菌门的生长。

细菌群落多样性是描述土壤生态特征的关键指标。本研究表明,一代林(37年生)的土壤细菌群落 OTU 数目低于其他2个林分,这与一些研究认为随着林龄增长土壤细菌数量下降的结果相似^[29-30]。在表层土壤由于凋落物、根系分泌物的输入,为细菌提

供了大量的能量来源,导致细菌多样性较高^[31],而随着土层深度的增加,土壤细菌多样性总体呈下降趋势,本研究进一步验证了这个结果。主要是因为凋落物是决定细菌群落结构的主要因素,浅层土壤根系发达、紧邻凋落物层,以凋落物中营养物质为能量来源的细菌数量也较多^[32]。一般认为,连栽由于土壤肥力下降,土壤有机质减少,细菌丰富度降低^[33],而本研究中,在0~10 cm 和10~30 cm 土层,二代林(14年生)的 ACE 与 Chao1 指数均要高于其他2个林分,这与土壤有机碳的变化趋势相似,丰富的有机碳增加了土壤细菌的碳源^[34],使细菌丰度提高。这可能是二代林(14年生)土壤细菌数量较多的原因。

3.3 土壤养分与细菌群落的关系

不同的土壤养分对土壤细菌的生长起到不同的作用,土壤细菌通过分解和吸收作用使土壤肥力发生变化。在门水平上,速效钾对土壤细菌群落组成的影响最大,其次为碱解氮和有效磷,这与李明等^[35]的研究结果相似。在优势菌群中,变形菌门和放线菌门受速效钾影响显著,同时也是影响土壤速效钾的2个重要菌群。碱解氮能较准确地反映出土壤氮素的供应情况^[36]。疣微菌门与碱解氮呈显著正相关关系,表明疣微菌门是影响土壤中氮循环的重要菌群。酸杆菌门与 pH 无显著相关,这也说明土壤酸度对酸杆菌门的群落分布影响较小。在主要菌群中,硝化螺旋菌门与有机碳、有效磷和速效钾均呈显著负相关,这可能是由于该菌群是进行硝化作用的重要细菌,菌群需要吸收各种养分以进行硝化作用,也就导致了其他养分的减少。芽单胞菌门与有机碳、全氮和碱解氮均呈显著负相关,说明该菌群可能会导致土壤中碳、氮元素的减少,同时还会影响氮元素的速效性。在3个林分间,变形菌门和放线菌门丰度变化与土壤养分的变化趋势相似。两者为可培养菌群^[37],环境适应性强,可运用传统的培养方法,将它们加入到土壤中,有利于促进土壤养分的循环,同时也应注重有效磷、速效钾和碱解氮的调控,使细菌丰度和多样性增加,维持和提高土壤肥力。

4 结 论

(1)不同代际林间和不同土层间有机碳、全量养分和碱解氮的差异均不明显,土壤呈酸性,二代林(14年生)和一代林(37年生)土壤 pH 随土层加深显著降低。表层土壤的速效养分要显著高于深层土壤。除全钾外,二代林(14年生)各土壤养分相对于其他林分均较高。

(2)在门水平上,3个林分的优势菌群均为变形

菌门、放线菌门、疣微菌门和酸杆菌门,其中变形菌门丰度最高。3个林分的土壤细菌多样性存在一定的差异。一代林(37年生)的ACE和Chao1指数低于二代林(14年生)和一代林(17年生)。

(3)速效钾和有效磷对微生物群落组成影响较大,变形菌门和放线菌门均与速效钾呈显著正相关,疣微菌门与碱解氮呈显著正相关,硝化螺旋菌门和芽单胞菌门与多种土壤养分均呈显著负相关关系。因此,在塞罕坝地区华北落叶松中、幼龄林经营管理阶段,应重视特定微生物肥的输入,同时也应注重有效磷和速效钾的调控,使微生物丰度和多样性增加,提高土壤肥力。本研究所得结论能初步反映华北落叶松不同代际林间土壤肥力的变异规律以及理解土壤微生物与土壤养分之间的耦合关系,在今后的研究中还应关注塞罕坝地区华北落叶松二代林是否会随着林龄的增长出现地力衰退问题以及土壤酶活性和真菌对土壤养分的调控机制。

参 考 文 献

- [1] 许坛,王华田,王延平,等.杨树人工林土壤养分有效性变化及其与土壤细菌群落演变的相关性[J].应用与环境生物学报,2014,20(3):491-498.
- Xu T, Wang H T, Wang Y P, et al. Correlation between soil nutrient availability and bacteria community succession in poplar plantations[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2014, 20(3): 491-498.
- [2] 陈莉莎,张金池,陆茜,等.杨树多代连作对土壤养分特征和生物活性的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2014,38(5):85-90.
- Chen L S, Zhang J C, Lu Q, et al. Effects of continuous planting of poplars on soil biological activity and nutrients[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2014, 38(5): 85-90.
- [3] 张鼎华,叶章发,李宝福,等.杉木、马尾松轮作对林地土壤肥力和林木生长的影响[J].林业科学,2001,37(5):10-15.
- Zhang D H, Ye Z F, Li B F, et al. The effects of rotating plantation on the soil fertility of forest land and the growth of stand[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2001, 37(5): 10-15.
- [4] 阎德仁,王晶莹,杨茂仁,等.落叶松人工林土壤衰退趋势[J].生态学杂志,1997,16(2):63-67.
- Yan D R, Wang J Y, Yang M R, et al. Tendency of soil degradation in the pure larch plantations[J]. Chinese Journal of Ecology, 1997, 16(2): 63-67.
- [5] 王洪君,宫芳,郑宝仁,等.落叶松人工林的土壤理化性质[J].东北林业大学学报,1997,25(3):76-80.
- Wang H J, Gong F, Zheng B R, et al. Physical and chemical properties of the soil for larch plantations[J]. Journal of Northeast Forestry University, 1997, 25(3): 76-80.
- [6] 席苏桦,张忠山,于化春,等.落叶松二代更新对地力影响及林木生长的研究[J].东北林业大学学报,1999,27(5):15-19.
- Xi S H, Zhang Z S, Yu H C, et al. Study on the effect of the second generation for larch plantations on the soil fertility and the growth of standing trees[J]. Journal of Northeast Forestry University, 1999, 27(5): 15-19.
- [7] 郭雄飞.生物炭对间作体系中刨花润楠生长及土壤养分年际变化的影响[J].生态学报,2019,39(13):1-11.
- Guo X F. Effect of biochar on *Machilus pauhoi* growth and soil nutrient interannual variation in an intercropping system[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(13): 1-11.
- [8] 马云波,许中旗,张岩,等.冀北山区华北落叶松人工林对土壤化学性质的影响[J].水土保持学报,2015,29(4):165-170.
- Ma Y B, Xu Z Q, Zhang Y, et al. Impact of larch plantation on soil chemical property in north mountain of Hebei[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2015, 29(4): 165-170.
- [9] Ochoa-Hueso R, Collins S L, Delgado-Baquerizo M, et al. Drought consistently alters the composition of soil fungal and bacterial communities in grasslands from two continents[J]. Global Change Biology, 2018, 24(7): 2818-2827.
- [10] Zhu H, He X, Wang K, et al. Interactions of vegetation succession, soil bio-chemical properties and bacterial communities in a Karst ecosystem[J]. European Journal of Soil Biology, 2012, 51: 1-7.
- [11] 盛炜彤,杨承栋,范少辉,等.杉木人工林的土壤性质变化[J].林业科学研究,2003,16(4):377-385.
- Sheng W T, Yang C D, Fan S H, et al. Variation of soil properties of Chinese fir plantation[J]. Forest Research, 2003, 16(4): 377-385.
- [12] 杨安娜,陆云峰,张俊红,等.杉木人工林土壤养分及酸杆菌群落结构变化[J].林业科学,2019,55(1):119-127.
- Yang A N, Lu Y F, Zhang J H, et al. Changes in soil nutrients and *Acidobacteria* community structure in *Cunninghamia lanceolata* plantations[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2019, 55(1): 119-127.
- [13] 牛红榜,刘万学,万方浩,等.紫茎泽兰入侵对土壤微生物群落和理化性质的影响[J].生态学报,2007,27(7):3051-3060.
- Niu H B, Liu W X, Wan F H, et al. Invasive effects of *Ageratina adenophora* on soil bacterial community and physical and chemical properties[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(7): 3051-3060.
- [14] 杨立宾,隋心,朱道光,等.寒温带兴安落叶松林土壤细菌微生物量和群落组成研究[J].中南林业科技大学学报,2018,38(8):67-75.
- Yang L B, Sui X, Zhu D G, et al. Study on soil bacterial biomass and community composition of *Larix gmelinii* in cold temperate zone[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2018, 38(8): 67-75.
- [15] 于洋,王海燕,丁国栋,等.华北落叶松人工林土壤微生物数量特征及其与土壤性质的关系[J].东北林业大学学报,2011,39(3):76-80.

- Yu Y, Wang H Y, Ding G D, et al. Quantitative characteristics of soil microbe and its relationship with soil properties in *Larix principis-rupprechtii* plantations[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2011, 39(3): 76–80.
- [16] Zhang Y M, Zhou G Y, Wu N, et al. Soil enzyme activity changes in different-aged spruce forests of the eastern Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Pedosphere, 2004, 14(3): 305–312.
- [17] 赵海燕, 徐福利, 王渭玲, 等. 秦岭地区华北落叶松人工林土壤养分和酶活性变化[J]. 生态学报, 2015, 35(4): 1086–1094.
- Zhao H Y, Xu F L, Wang W L, et al. Soil nutrients and enzyme activities in *Larix principis-rupprechtii* plantations in the Qinling Mountains, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(4): 1086–1094.
- [18] 陈钦程, 徐福利, 王渭玲, 等. 秦岭北麓不同林龄华北落叶松土壤速效钾变化规律[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(5): 1243–1249.
- Chen Q C, Xu F L, Wang W L, et al. Seasonal dynamics of available K in soil for different ages of *Larix principis-rupprechtii* in the northern foot of the Qinling[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2014, 20(5): 1243–1249.
- [19] 张庆费, 由文辉, 宋永昌, 等. 浙江天童植物群落演替对土壤化学性质的影响[J]. 应用生态学报, 1999, 10(1): 21–24.
- Zhang Q F, You W H, Song Y C, et al. Effect of plant community succession on soil chemical properties in Tiantong, Zhejiang Province[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1999, 10(1): 21–24.
- [20] 杨菁, 周国英, 田媛媛, 等. 降香黄檀不同混交林土壤细菌多样性差异分析[J]. 生态学报, 2015, 35(24): 8117–8127.
- Yang J, Zhou G Y, Tian Y Y, et al. Differential analysis of soil bacteria diversity in different mixed forests of *Dalbergia odorifera*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(24): 8117–8127.
- [21] Stefano F, Stefano A, Jakob P, et al. Bacterial communities associated with benthic organic matter in headwater stream microhabitats[J]. Environmental Microbiology, 2010, 7(10): 1633–1640.
- [22] Kirchman D L. The ecology of *Cytophaga-Flavobacteria* in aquatic environments[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2002, 39(2): 91–100.
- [23] Noah F, Bradford M A, Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria[J]. Ecology, 2007, 88(6): 1354–1364.
- [24] Liu J, Sui Y, Yu Z, et al. Diversity and distribution patterns of *Acidobacterial* communities in the black soil zone of northeast China[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2016, 95: 212–222.
- [25] Zhang C, Liu G, Xue S, et al. Soil bacterial community dynamics reflect changes in plant community and soil properties during the secondary succession of abandoned farmland in the Loess Plateau[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2016, 97: 40–49.
- [26] Noah F, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(3): 626–631.
- [27] Mohamed H, Miloud B, Zohra F, et al. Isolation and characterization of *Actinobacteria* from Algerian Sahara soils with antibacterial activities[J]. International Journal of Molecular and Cellular Medicine, 2017, 6(2): 109–120.
- [28] 丁新景, 黄雅丽, 敬如岩, 等. 基于高通量测序的黄河三角洲4种人工林土壤细菌结构及多样性研究[J]. 生态学报, 2018, 38(16): 5857–5864.
- Ding X J, Huang Y L, Jing R Y, et al. Bacterial structure and diversity of four plantations in the Yellow River Delta by high-throughput sequencing[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(16): 5857–5864.
- [29] 杨涛, 徐慧, 李慧, 等. 樟子松人工林土壤养分、微生物及酶活性的研究[J]. 水土保持学报, 2005, 19(3): 50–53.
- Yang T, Xu H, Li H, et al. Soil nutrient, microorganism and enzyme activity in *Pinus sylvestris* plantations[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2005, 19(3): 50–53.
- [30] 毛蓉, 崔强, 赵琼, 等. 不同林龄杨树农田防护林土壤微生物量碳、氮和微生物活性[J]. 应用生态学报, 2009, 20(9): 2079–2084.
- Mao R, Cui Q, Zhao Q, et al. Soil bacterial biomass and activity in relation to stand age of poplar shelterbelts[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(9): 2079–2084.
- [31] Zhou Z C, Shangguan Z P. Vertical distribution of fine roots in relation to soil factors in *Pinus tabulaeformis* Carr. forest of the Loess Plateau of China[J]. Plant & Soil, 2007, 291(1/2): 119–129.
- [32] 王光华, 金剑, 徐美娜, 等. 植物、土壤及土壤管理对土壤微生物群落结构的影响[J]. 生态学杂志, 2006, 25(5): 550–556.
- Wang G H, Jin J, Xu M N, et al. Effects of plant, soil and soil management on soil bacterial community diversity[J]. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(5): 550–556.
- [33] 吴凤芝, 王学征. 设施黄瓜连作和轮作中土壤微生物群落多样性的变化及其与产量品质的关系[J]. 中国农业科学, 2007, 40(10): 2274–2280.
- Wu F Z, Wang X Z. Effect of monocropping and rotation on soil bacterial community diversity and cucumber yield, quality under protected cultivation[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(10): 2274–2280.
- [34] 孟会生, 洪坚平, 杨毅, 等. 配施磷细菌肥对复垦土壤细菌多样性及磷有效性的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(9): 3016–3022.
- Meng H S, Hong J P, Yang Y, et al. Effect of applying phosphorus bacteria fertilizer on bacterial diversity and phosphorus availability in reclaimed soil[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(9): 3016–3022.
- [35] 李明, 马飞, 肖国举. 稻作条件下不同施肥模式对盐碱化土壤细

- 菌和古菌群落结构的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2018, 37(3): 495-504.
- Li M, Ma F, Xiao G J. Effect of varying fertilization patterns on bacteria and *Archaea* communities in saline-alkali soil under rice cultivation[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(3): 495-504.
- [36] 李晓莎, 李倩茹, 许中旗, 等. 冀北山地华北落叶松人工林与杨桦次生林的土壤养分差异[J]. *中南林业科技大学学报*, 2017, 37(9): 20-26.
- Li X S, Li Q R, Xu Z Q, et al. Difference of *Larix principis-rupprechtii* plantations and secondary poplar-birch forests in soil nutrients in northern Yanshan Mountain[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2017, 37(9): 20-26.
- [37] 隋心, 张荣涛, 钟海秀, 等. 利用高通量测序对三江平原小叶章湿地土壤细菌多样性的研究[J]. *土壤*, 2015, 47(5): 919-925.
- Sui X, Zhang R T, Zhong H X, et al. Study on bacterial diversity of *Deyeuxia angustifolia* wetland by application of high-throughput sequencing technology in Sanjiang Plain[J]. *Soils*, 2015, 47(5): 919-925.
- (责任编辑 赵 勃
责任编辑 余新晓 赵秀海)