网络出版时间:2025-07-18 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.01.012

梵净山优势树种根系土壤细菌群落组成及功能潜势预测

杨莉琳[1a],侯建伟[2],邢存芳[2],尹波[1a],刘敏[1a],王祖华[1a],田风霞[1b]

(1 铜仁学院 a 农林工程与规划学院,b 经济管理学院,贵州 铜仁 554300;2 内蒙古自治区农牧业科学院,内蒙古 呼和浩特 010031)

[摘 要] 【目的】探讨梵净山典型优势树种根系土壤细菌群落结构、多样性、生态系统功能及其不同树种间差异的环境驱动因子。【方法】以梵净山世界自然遗产地的丝栗栲、西南米槠、厚皮栲、长柄水青冈、云山青冈和亮叶水青冈 6 种优势树种为研究对象,通过高通量测序技术分析根系土壤细菌群落组成及其在树种间的多样性差异,并应用 PICRUSt(phylogenetic investigation of communities by reconstruction of unobserved states)对功能基因进行预测,基于冗余分析或相关性分析揭示土壤细菌群落、功能基因及环境因子(气候因素和土壤化学性质)间的相互关系。【结果】土壤化学性质因树种不同而存在一定差异,梵净山 6 种优势树种根系土壤碱解氮(AN)、有效磷(AP)和速效钾(AK)含量分别为 4.09~12.98,5.64~9.91 和 29.38~68.33 mg/kg;全氮(TN)、全磷(TP)和全碳(TC)含量分别为 1.85~3.41,0.29~0.50 和 33.01~85.77 g/kg;pH 和 C/N 分别为 4.45~4.82 和 17.19~27.58。高通量测序结果表明,从 72 份土壤样品中共鉴定出 851 个属的细菌,分属 38 个门、99 个纲、238 个目、394 个科。在不同树种间,细菌群落组成存在一定差异,其中酸杆菌门、变形菌门和放线菌门是根系土壤细菌的主要优势门类,三者相对丰度之和的均值为 88.27%。多样性分析表明,虽然不同树种根系土壤中的细菌群落在丰富度和多样性上表现出很高的相似性,但也存在一定差异,其中厚皮栲根系土壤的 Chao1 指数最高,为 5 284.8;亮叶水青冈的 Shannon 指数最高,为 9.1;而长柄水青冈的 Chao1 指数和 Shannon 指数均为最低,分别为 4 469.8 和 8.5。PICRUSt 功能预测表明,不同树种根系土壤细菌主要参与 5 类一级代谢通路及其下属的 33 个子功能代谢通路,其中厚皮栲和长柄水青冈的 KEGG 功能基因相对丰度明显高于其他树种。冗余分析显示,海拔(Alt)和土壤 AN 含量是驱动土壤细菌群落结构变化的关键影响因素。相关性分析表明,细菌多样性指数与年平均温度(MAT)、年均大气湿度(AAH)呈显著负相关,而与土壤全碳(TC)呈显著正相关;KEGG 功能基因相对丰度与环境因子的相关性较弱,而与细菌门水平的相对丰度存在较强相关性。【结论】梵净山 6 种优势树种根系土壤的化学性质、细菌群落组成、多样性及 KEGG 功能基因相对丰度存在一定差异。Alt 和土壤 AN 含量是不同树种根系土壤细菌群落结构产生差异的关键环境驱动因子,而 KEGG 功能基因相对丰度主要与细菌群落结构变化相关。

[关键词] 优势树种;土壤细菌;群落组成;功能潜势;驱动因子;梵净山

[中图分类号] S718.52+1.3 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)01-0120-12

Root soil bacterial community composition and functional potential prediction of typical dominant tree species in Fanjing Mountain

YANG Lilin[1a], HOU Jianwei[2], XING Cunfang[2], YIN Bo[1a], LIU Min[1a], WANG Zuhua[1a], TIAN Fengxia[1b]

(1 a *College of Agroforestry Engineering and Planning*, b *School of Economics and Management*, *Tongren University*, *Tongren*, *Guizhou* 554300, *China*; 2 *Inner Mongolia Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences*, *Hohhot*, *Inner Mongolia* 010031, *China*)

[收稿日期] 2024-09-07 [修回日期] 2024-12-07

[基金项目] 贵州省教育厅创新群体重大研究项目(黔教合 KY 字[2016]053 号);贵州省科技计划项目(黔科合基础[2019]1312,黔科合基础-ZK/[2023]一般 465);铜仁市科技计划项目(铜市科研[2024]33 号);铜仁学院博士基金项目(trxyDH1525)

[作者简介] 杨莉琳(1967—),女,河北石家庄人,研究员,博士,主要从事植物营养与环境生态研究。E-mail:280149697@qq.com

[通信作者] 侯建伟(1986—),男,内蒙古通辽人,教授,博士,主要从事土壤肥力与植物营养研究。Email:hjw19860627@126.com

Abstract：【Objective】This research aims to explore the structure，diversity and ecosystem function of rhizosphere soil bacterial communities of typical dominant tree species in Fanjing Mountain and the environmental factors driving the differences among different tree species.【Method】With six dominant tree species in Fanjing Mountain World Natural Heritage Site，namely *Castanopsis fargesii* Franch.，*Castanopsis cuspidate* (Thunb.) Schott.，*Castanopsis chunii* Franch.，*Fagus longipetiolata* Seem.，*Cyclobalanopsis sessilifolia* (Blume.) Schott. and *Fagus lucida* Rehd. et Wils.，as the objects of the study，the composition of the rhizosphere soil bacterial communities and their differences in diversity among species were analyzed by high-throughput sequencing technology，and functional genes were predicted by applying PICRUSt (phylogenetic investigation of communities by reconstruction of unobserved states). The interrelationships among soil bacterial communities，functional genes and environmental factors (climatic factors and soil chemical properties) were revealed based on redundancy or correlation analyses.【Result】Soil chemical properties varied somewhat among different tree species. The soil available nitrogen (AN)，available phosphorus (AP) and available potassium (AK) contents of the root of the six dominant trees in Fanjing Mountain ranged from 4.09 to 12.98，5.64 to 9.91 and 29.38 to 68.33 mg/kg，respectively. The contents of total nitrogen (TN)，total phosphorus (TP) and total carbon (TC) ranged from 1.85 to 3.41，0.29 to 0.50 and 33.01 to 85.77 g/kg，respectively. pH and C/N ranged from 4.45 to 4.82 and 17.19 to 27.58，respectively. High-throughput sequencing showed that a total of 851 genera of bacteria were identified from 72 soil samples，belonging to 38 phylum，99 classes，238 orders and 394 families. There were some differences in the bacterial community composition among different tree species and Acidobacteria，Proteobacteria and Actinobacteria were found to be the main dominant bacterial phyla in rhizosphere soil，with the average value of the sum of their relative abundance being 88.27%. The diversity study indicated that although the bacterial communities in the rhizosphere soil of different tree species showed high similarity in abundance and diversity，there were certain differences. The Chao1 index of the rhizosphere soil of *Castanopsis chunii* Franch. was the highest (5 284.8)，and the Shannon index of *Fagus lucida* Rehd. et Wils. was the highest (9.1)，whereas the Chao1 index and the Shannon index of the *Fagus longipetiolata* Seem. were both the lowest (4 469.8 and 8.5，respectively). PICRUSt functional prediction showed that the root soil bacteria of diffe-rent tree species were mainly involved in five types of primary metabolic pathways and their subordinate sub-functional metabolic pathways of 33 types. Among all the tree species，the relative abundance of KEGG functional genes of *Castanopsis chunii* Franch and *Fagus longipetiolata* Seem. was significantly higher than those of other tree species. Redundancy analyses showed that alitude(Alt) and soil AN content were significant influencing factors driving the changes in soil bacterial community structure. Correlation analysis showed that the bacterial diversity index was significantly negatively correlated with mean annual temperature (MAT) and annual atmospheric humidity (AAH)，while it was significantly positively correlated with soil total carbon(TC). The environmental factors were weakly related with relative abundance of KEGG functional genes，and were strongly correlated with the relative abundance of bacterial phylum levels.【Conclusion】There are certain differences in chemical properties，bacterial community composition，diversity and relative abundance of KEGG functional genes in the rhizosphere soils of the six dominant tree species in Fanjing Mountain. Alt and soil AN content are the key environmental factors driving the differences in the bacterial community structure of the rhizosphere soils of the different tree species，while the relative abundance of KEGG functional genes is mainly associated with the changes in the bacterial community structure.

Key words：dominant tree species；soil bacteria；community composition；functional potential；driving factor；Fanjing Mountain

梵净山地处热带、亚热带生物区系向温带生物区系转变的生态交错区,是我国第 13 处世界自然遗产、国家级自然保护区[1],梵净山地带性植被的优势树种对维持整个亚热带森林生态系统功能和稳定性发挥着重要作用。土壤微生物群落结构与功能组成的系统研究,有助于全面揭示土壤微生态过程。土壤细菌是土壤微生物中数量最多(约占微生物数量的 80%)的类群,在土壤养分汇源转化和植物养分吸收过程中发挥着不可替代的作用,其群落结构与组成是反映土壤生态功能的重要指标[2]。因此,研究梵净山优势树种根系土壤细菌群落及其功能的变化特征,以及二者关联关系,有助于深入理解典型生态交错区中森林土壤细菌的生态功能。

国内外对热带、亚热带和温带地区森林生态系统中土壤细菌群落结构及其对生态环境因子变化的响应均已有大量的研究[3-5],不同气候带的菌群组成不论在菌门还是菌纲等级上都有明显差异,且不同气候带菌群组成特征明显[6]。如在热带地区,森林土壤微生物群落多样性随着海拔的上升和土层的加深而降低[3];在亚热带,森林土壤细菌群落多样性和结构变化的主导因素是树种特征[4];在温带地区,pH 和温度是森林土壤细菌群落结构垂向分布的主控因素[5]。上述这些研究更多的是基于土壤、气候等环境因素的梯度变化而进行。实际上,树种差异也可影响土壤微生物的多样性和群落结构[7]。有研究表明,阔叶树种山毛榉(*Fagus sylvatica*)根系土壤中变形菌门的种类较针叶树种云杉(*Picea sperata*)更丰富[8]。长期种植欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)和云杉等树种可显著降低土壤 pH,进而影响土壤中不同养分的可用状态和土壤微生物[9]。北美冷杉(*Abies nordmannina*)和云杉能够通过凋落物分解和根系分泌物产生硝化抑制剂降低硝化细菌的丰度[10]。

近年来,随着高通量测序技术的发展及测序数据挖掘能力的提升,越来越多的研究者开始关注不同树种根系微生物群落的结构和功能,指出树种种类、生长特性等生物因素和土壤、气候等非生物因素均可影响根系微生物的多样性及群落动态[11-12]。其中,宿主树种会通过改变微生物生存所需营养物质分配和根际微环境等,进而影响根系微生物的群落结构、多样性以及生态系统功能[13]。目前有关梵净山的相关研究主要涉及森林土壤理化性质、物种种类及多样性、珍稀濒危物种种群结构特征等[14-17],关于地下微生物群落的研究则主要集中在丛枝菌根真菌[4],对于梵净山不同优势树种根系土壤细菌群落组成及驱动因子的分析尚不够深入,尤其是缺乏对土壤细菌功能潜势的 PICRUSt (phylogenetic investigation of communities by reconstruction of unobserved states)预测分析。

本研究以梵净山丝栗栲(*Castanopsis fargesii* Franch.)、西南米槠(*Castanopsis carlesii*)、厚皮栲(*Castanopsis chunii* Franch.)、长柄水青冈(*Fagus longipetiolata* Seem.)、云山青冈(*Cyclobalanopsis sessilifolia* (Blume.) Schott.)和亮叶水青冈(*Fagus lucida* Rehd. et Wils.)等 6 种优势树种为研究对象,基于高通量测序技术研究不同优势树种根系土壤细菌群落特征(组成、结构、α-多样性)与功能潜势,并揭示其主要环境影响因子(气候因子和土壤化学性质),旨在为梵净山不同优势树种对森林生态系统功能的影响研究提供数据支撑和理论依据。

1 研究区域与方法

1.1 研究区概况

研究区位于梵净山自然保护区(27°46′50″—28°01′30″ N,108°35′55″—108°48′30″ E),地处我国西南部的江口县、印江自治县、松桃自治县三县交界处,属中亚热带季风湿润气候,年平均气温为 5.0～17.0 ℃,年平均降水量 1 100～3 000 mm。土壤以山地黄壤和黄棕壤为主,粉质壤土质地[18]。常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、中山落叶阔叶林、亚高山针叶林和高山灌木草甸由低海拔到高海拔依次垂直分布。丝栗栲、西南米槠、厚皮栲、长柄水青冈、云山青冈和亮叶水青冈是依梵净山海拔梯度分布的主要优势树种(表 1),本研究选择以上 6 个优势树种作为研究对象。

1.2 采样方法

避开山脊和山谷区域,选择一个相对均匀、平坦的斜坡,在 500～1 800 m 海拔依次寻找目标树种,记录海拔高度;然后沿各自海拔划定水平样地,并在平行于高程等高线的横断面上每一树种随机选择 12 株作为目标树,即 12 个重复。对每株目标树环绕树干 3 m 范围内随机分散设置 6 个采样点,先去除采样点土壤表面的凋落物,然后用土钻采集表层(0～20 cm)土壤,并混合为 1 个样品,6 个树种共计收集 72 个土壤样本。将各土样分成两部分分别装入灭菌塑封袋内,一部分经风干、研磨后分别过 0.15 mm 和 2 mm 孔径筛网,用于测定土壤化学性质;另一部分放入泡沫保温箱内并用冰袋覆盖,带回

实验室于－80 ℃保存，用于土壤细菌高通量测序。

表 1　梵净山 6 种优势树种立地环境、气候因子及其地理位置

Table 1　Standing environment, climatic factors and geographical location of six dominant tree species in Fanjing Mountain

树种 Tree species	代码 Code	海拔/m Altitude	年平均温度/℃ Mean annual temperature	年均大气湿度/% Annual atmospheric humidity	年均大气压/hPa Annual atmospheric pressure	东经 East longitude	北纬 Northern latitude
丝栗栲 *Castanopsis fargesii* Franch.	SLK	551	14.6	90.40	954.3	108°45′28.8″	27°51′54.0″
西南米槠 *Castanopsis carlesii*	XNMZ	914	12.2	86.88	888.3	108°45′50.4″	27°51′10.8″
厚皮栲 *Castanopsis chunii* Franch.	HPK	1 092	12.2	86.88	888.3	108°43′15.6″	27°53′42.0″
长柄水青冈 *Fagus longipetiolata* Seem.	CBSQG	1 131	12.2	86.88	888.3	108°43′19.2″	27°53′45.6″
云山青冈 *Cyclobalanopsis sessilifolia* (Blume.) Schott.	YSQG	1 133	12.2	86.88	888.3	108°43′19.2″	27°53′49.2″
亮叶水青冈 *Fagus lucida* Rehd. et Wils.	LYSQG	1 741	10.3	86.80	822.6	108°42′00.0″	27°54′25.2″

1.3　土壤细菌高通量测序

土壤细菌高通量测序由上海欧易生物医学科技股份有限公司完成，包括基因组 DNA 提取、PCR 扩增、测序以及序列处理与分析等流程，具体操作如下：

(1)DNA 提取。采用 DNA 抽提试剂盒(OMEGA M5635-02，美国)提取土样 DNA，之后采用琼脂糖凝胶电泳和 NanoDrop2000 检测 DNA 浓度。

(2)PCR 扩增。以基因组 DNA 为模板，用特异引物 343F：5′-TACGGRAGGCAGCAG-3′和 798R：5′-AGGGTATCTAATCCT-3′(Takara 公司的 Tks Gflex DNA Polymerase)，扩增细菌的 16S rRNA 基因 V3～V4 区域。

(3)测序。将 PCR 产物以 16S rDNA 序列为基础进行提纯、定量，并均一化构建文库，将通过质量检验的文库用 IlluminaMiSed 进行高通量测序。

(4)序列处理与分析。采用 DADA2 方法构建 ASV(Amplicion sequence variant)表。首先对 DADA2 进行去重，得到 ASV 代表序列，然后对于不同类别的序列，分别采用 Silva 数据库(Release 132，http://www.Arb-silva.De)的模板序列进行 ASV 分类地位鉴定。细菌的 α 多样性指数主要包括 Chao1 指数和 Shannon 指数，可使用 Mothur 软件计算得到。功能基因采用 PICRUSt 软件，基于在线分析平台(http://picrust.github.io/picrust/)进行分析预测。具体方法为：将 QIIME 获得的 OTU 信息与 KEGG(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)数据库进行比对，并参考 KEGG 的一级和二级代谢通路的功能基因类别，对得到的功能基因进行划分归类，获得功能基因组成[19]。

1.4　土壤化学性质测定

供试土壤 pH 用 pH 计(Mettler Toledo Delta 320)测定，去离子水体积与土质量比为 5∶1[20]。参照《土壤农化分析》[21]中的有关方法，土壤有机碳(TC)用重铬酸钾氧化法测定；土壤碱解氮(AN)采用碱解扩散法测定；土壤有效磷(AP)和总磷(TP)用 EdgeLight UV754 分光光度计(上海，中国)通过 Mo-Sb 比色法检测；土壤速效钾(AK)和全钾(TK)通过 ICP-OES 火焰光度计(PerkinElmer，美国)进行分析；土壤全氮(TN)是在浓硫酸消化后，用凯氏定氮仪(KDN-812，上海，中国)测定。C/N 为 TC 与 TN 的含量比。

1.5　数据分析

首先，根据相对丰富度大小在门水平上统计不同树种根系土壤的细菌群落组成，并利用 Mothur 软件进行 α 多样性分析，明确不同树种土壤细菌群落的分布特征和多样性差异；然后，通过与 KEGG 数据库比对和注释，获得与土壤微生物生态系统功能密切相关的 KEGG 代谢通路功能基因，并根据基因相对丰度热图解析不同树种根系土壤功能基因相对丰度的差异；最后，通过冗余分析(redundancy analysis，RDA)揭示影响土壤细菌群落特征的主导因素，采用 Pearson 相关性分析明确环境因子与细菌群落多样性及功能基因相对丰度的相关关系。

上述分析均使用 R4.04 软件包 vegan 进行，柱形图和表格绘制用 Microsoft Excel 2010 和 Origin 2018 软件完成。

2　结果与分析

2.1　优势树种根系土壤的化学性质

由表 2 可见，梵净山 6 种优势树种根系土壤整

体肥力水平较低,pH 间无显著差异,但土壤化学性质因树种不同而存在差异。

表 2 梵净山 6 种优势树种根系土壤的化学性质

Table 2 Chemical properties of root soils of six dominant tree species in Fanjing Mountain

树种 Tree species	pH	AN/(mg·kg^{-1})	AP/(mg·kg^{-1})	AK/(mg·kg^{-1})	TN/(g·kg^{-1})	TP/(g·kg^{-1})	TC/(g·kg^{-1})	C/N
SLK	4.60±0.24 a	6.65±1.13 b	7.32±2.83 b	29.38±4.73 d	1.85±0.35 b	0.29±0.03 c	33.72±6.37 e	18.23 c
XNMZ	4.82±0.99 a	12.98±2.59 a	6.76±0.96 bc	58.67±5.40 b	3.11±1.34 a	0.34±0.07 c	85.77±9.49 a	27.58 a
HPK	4.45±0.21 a	8.17±1.45 b	9.91±2.04 a	68.33±6.94 a	3.41±0.53 a	0.34±0.09 c	64.24±7.83 c	18.84 bc
CBSQG	4.67±0.13 a	6.65±1.10 c	6.94±1.29 bc	41.67±5.14 c	1.92±0.46 b	0.45±0.08 ab	33.01±5.72 e	17.19 c
YSQG	4.68±0.25 a	4.09±0.92 d	5.65±0.58 c	64.75±5.03 a	3.17±0.31 a	0.36±0.10 bc	70.89±9.29 b	22.36 b
LYSQG	4.50±0.30 a	6.13±0.98 c	5.64±0.89 c	32.83±5.47 d	2.62±0.36 ab	0.50±0.23 a	53.67±6.31 d	20.48 bc

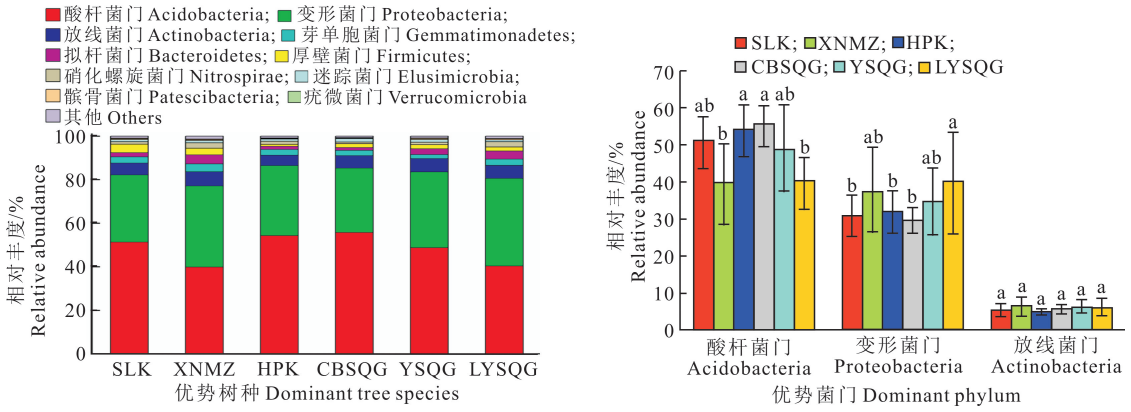
注:SLK. 丝栗栲;XNMZ. 西南米槠;HPK. 厚皮栲;CBSQG. 长柄水青冈;YSQG. 云山青冈;LYSQG. 亮叶水青冈。同列数据后标不同小写字母表示不同树种间差异显著($P<0.05$)。样本数 $N=72$。下同。

Note:SLK. *Castanopsis fargesii* Franch.;XNMZ. *Castanopsis carlesii*;HPK. *Castanopsis chunii* Franch.;CBSQG. *Fagus longipetiolata* Seem.;YSQG. *Cyclobalanopsis sessilifolia* (Blume.) Schott.;LYSQG. *Fagus lucida* Rehd. et Wils.. Within a column,data followed by different lowercase letters indicate significant difference among different dominant tree species at $P<0.05$ level. Number of samples $N=72$. The same below.

表 2 显示,在有效养分方面,6 种优势树种根系土壤的 AN 含量为 4.09～12.98 mg/kg,其中西南米槠根系土壤中的 AN 含量显著高于其他树种,云山青冈根系土壤中的 AN 含量最低;6 种优势树种根系土壤中的 AP 和 AK 含量分别为 5.64～9.91 和 29.38～68.33 mg/kg,其中厚皮栲根系土壤的 AP 和 AK 含量均最高,根系土壤中 AP 和 AK 含量最低的分别是亮叶水青冈和丝栗栲。在全量养分方面,6 种优势树种根系土壤中的 TN 和 TP 含量分别为 1.85～3.41 和 0.29～0.50 g/kg,其中以厚皮栲根系土壤的 TN 含量最高,亮叶水青冈根系土壤的 TP 含量最高,而丝栗栲根系土壤的 TN 和 TP 含量均为最低。6 种树种根系土壤的 TC 含量为 33.01～85.77 g/kg,其中西南米槠根系土壤的 TC 含量最高,长柄水青冈最低。由于不同树种根系土壤间 TN 含量值差异相对较小,而 TC 含量总体差异较大,受 TC 含量的影响以西南米槠根系土壤的 C/N 最大,而长柄水青冈的 C/N 则最小。

2.2 优势树种根系土壤细菌群落的组成

对梵净山 6 种优势树种根系土壤的细菌群落组成进行分析,共检测到 38 门、99 纲、238 目、394 科和 851 属,在门水平上不同树种根系细菌群落的相对丰度和优势菌门如图 1 所示。



SLK. 丝栗栲;XNMZ. 西南米槠;HPK. 厚皮栲;CBSQG. 长柄水青冈;YSQG. 云山青冈;LYSQG. 亮叶水青冈。

图柱上标不同小写字母表示不同树种间差异显著($P<0.05$)。下同。

SLK. *Castanopsis fargesii* Franch.;XNMZ. *Castanopsis carlesii*;HPK. *Castanopsis chunii* Franch.;CBSQG. *Fagus longipetiolata* Seem.;YSQG. *Cyclobalanopsis sessilifolia* (Blume.) Schott.;LYSQG. *Fagus lucida* Rehd. et Wils..

Different lowercase letters on the bar indicate significant differences between tree species ($P<0.05$). The same below.

图 1 门水平上梵净山 6 种优势树种根系细菌群落的相对丰度(左)和优势菌门(右)

Fig. 1 Relative abundance (left) and dominant phyla (right) of root bacterial communities of six dominant tree species in Fanjing Mountain at the phylum level

由图 1 可见，相对丰度排名前 10 的细菌门分别为酸杆菌门（Acidobacteria）、变形菌门（Proteobacteria）、放线菌门（Actinobacteria）、芽单胞菌门（Gemmatimonadetes）、拟杆菌门（Bacteroidetes）、厚壁菌门（Firmicutes）、硝化螺旋菌门（Nitrospirae）、迷踪菌门（Elusimicrobia）、髌骨菌门（Patescibacteria）和疣微菌门（Verrucomicrobia）。酸杆菌门、变形菌门和放线菌门构成了梵净山 6 种优势树种根系土壤细菌群落的主要优势菌群，三者相对丰度之和的均值为 88.27%。由图 1 还可知，酸杆菌门在不同树种根系土壤中的相对丰度存在一定差异，表现为长柄水青冈和厚皮栲根系土壤中相对丰度较高，分别为 55.71% 和 54.29%，但与除了西南米槠和亮叶水青冈外的其他树种均无显著差异。相反，变形菌门在亮叶水青冈根系土壤中的相对丰度最高，为 40.22%，显著高于丝栗栲、厚皮栲和长柄水青冈（$P<0.05$），而与西南米槠和云山青冈无显著差异。尽管放线菌门也是 6 种优势树种根系土壤的三大优势细菌门类之一，但放线菌门的相对丰度在不同树种间差异不显著，其平均相对丰度仅为 5.76%，远低于酸杆菌门（48.39%）和变形菌门（34.11%）。

2.3　优势树种根系土壤细菌群落的丰富度和多样性

土壤细菌的 α 多样性指数（Chao1 指数和 Shannon 指数）是量化细菌群落丰富度和多样性的常用指标。图 2 表明，梵净山 6 种优势树种根系土壤细菌的 Chao1 指数表现为厚皮栲根系土壤最大（5 284.8），随后依次是亮叶水青冈、云山青冈、西南米槠和丝栗栲，而长柄水青冈根系土壤细菌的 Chao1 指数最小（4 469.8）。Shannon 指数以亮叶水青冈根系土壤最大（9.1），其次是云山青冈、西南米槠、厚皮栲和丝栗栲，而长柄水青冈根系土壤细菌的 Shannon 指数依然最小（8.5）。方差分析表明，除西南米槠、厚皮栲、云山青冈、亮叶水青冈与长柄水青冈的 Chao1 指数达到了差异显著水平外（$P<0.05$），其余树种间差异均不显著。Shannon 指数也仅是长柄水青冈与亮叶水青冈之间差异显著（$P<0.05$），其余树种间均无显著差异。说明虽然不同树种根系土壤中的细菌群落在丰富度和多样性上表现出一定差异，但其细菌群落仍具有很高的相似性。

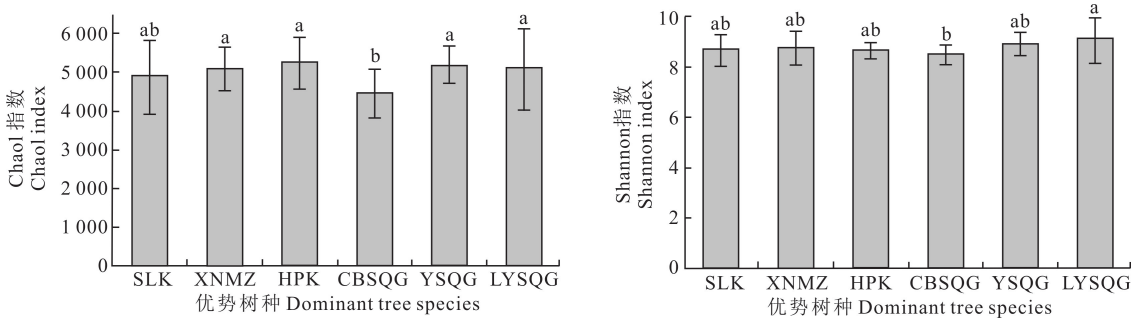
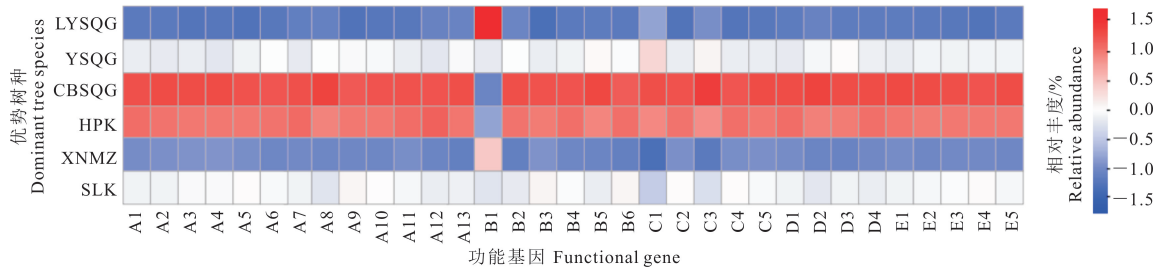


图 2　梵净山 6 种优势树种根系土壤细菌 Chao1 指数（左）和 Shannon 指数（右）的比较

Fig. 2　Comparison of Chao1 index (left) and Shannon index (right) of root soil bacteria of six dominant tree species in Fanjing Mountain

2.4　优势树种根系土壤细菌功能基因 PICRUSt 预测分析

通过与 KEGG 数据库比对和注释，获得了与梵净山 6 种优势树种根系土壤细菌生态系统功能密切相关的 5 类 KEGG 一级代谢通路（代谢（A）、人类疾病（B）、细胞过程（C）、环境信息处理（D）和遗传信息处理（E））功能基因，以及在这 5 类功能下与氨基酸代谢、碳水化合物代谢、脂质代谢、新陈代谢等相关的 32 类二级代谢通路功能基因，图 3 直观展示了 6 种不同优势树种根系土壤细菌功能基因相对丰度的变化。由图 3 可知，各树种间 32 类二级代谢通路功能基因差异显著，整体规律表现为：大多数功能基因在长柄水青冈和厚皮栲 2 个树种根系土壤中呈现出较高的相对丰度，而云山青冈和丝栗栲次之，亮叶水青冈和西南米槠则相对较低。值得注意的是，其中也存在一些特例，如与人类疾病相关的二级代谢通路 B1（癌症）功能基因的相对丰度，在长柄水青冈和厚皮栲根系土壤中较低，在亮叶水青冈和西南米槠根系土壤中则相对较高。此外，与细胞过程相关的二级代谢通路 C1（细胞通讯）功能基因，在云山青冈中的相对丰度显著高于其他基因，进一步显示了树种类型对特定功能基因相对丰度的独特影响。这些结果共同揭示了树种类型在塑造土壤细菌群落功能基因分布中的复杂作用，既存在总体趋势，也不乏特定通路的特殊性响应。



A1. 氨基酸代谢;A2. 其他次生代谢产物的生物合成;A3. 碳水化合物代谢;A4. 脂质代谢;A5. 新陈代谢;A6. 辅助因子和维生素的代谢;A7. 其他氨基酸代谢;A8. 萜类和聚酮类代谢;A9. 能量代谢;A10. 核苷酸代谢;A11. 遗传信息处理;A12. 异种生物降解与代谢;A13. 酶家族;B1. 癌症;B2. 心血管疾病;B3. 代谢疾病;B4. 传染病;B5. 免疫系统疾病;B6. 神经退行性疾病;C1. 细胞通讯;C2. 细胞生长与死亡;C3. 细胞活性;C4. 细胞过程和信号;C5. 运输和分解代谢;D1. 信号分子与相互作用;D2. 膜运输;D3. 信号转导;D4. 环境适应;E1. 转录;E2. 翻译;E3. 复制和修复;E4. 折叠、分类和降解;E5. 聚糖的生物合成与代谢。图 5～7 同。图中红色越深表示功能基因相对丰度越高,蓝色越深代表基因相对丰度越低。

A1. Amino acid metabolism; A2. Biosynthesis of other secondary metabolites; A3. Carbohydrate metabolism; A4. Lipid metabolism; A5. Metabolism; A6. Metabolism of cofactors and vitamins; A7. Metabolism of other amino acids; A8. Metabolism of terpenoids and polyketides; A9. Energy metabolism; A10. Nucleotide metabolism; A11. Genetic information processing; A12. Xenobiotics biodegradation and metabolism; A13. Enzyme families; B1. Cancers; B2. Cardiovascular diseases; B3. Metabolic diseases; B4. Infectious diseases; B5. Immune system diseases; B6. Neurodegenerative diseases; C1. Cell communication; C2. Cell growth and death; C3. Cell motility; C4. Cellular processes and signaling; C5. Transport and catabolism; D1. Signaling molecules and interaction; D2. Membrane transport; D3. Signal transduction; D4. Environmental adaptation; E1. Transcription; E2. Translation; E3. Replication and repair; E4. Folding, sorting and degradation; E5. Glycan biosynthesis and metabolism. The same as in Fig. 5－7. The darker red colour in the graph indicates a higher relative abundance of functional genes, while the darker blue colour represents a lower relative abundance of genes.

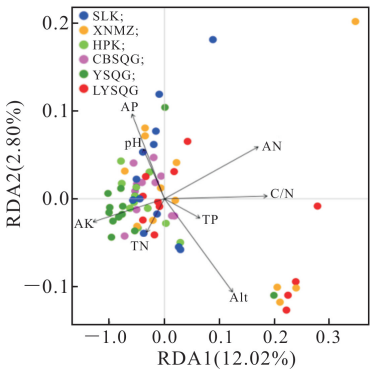
图 3 梵净山 6 种优势树种根系土壤细菌 KEGG 二级代谢通路基因相对丰度的变化

Fig. 3 Changes in relative abundance of KEGG secondary metabolic pathway genes of root soil bacteria of six dominant tree species in Fanjing Mountain

2.5 优势树种根系土壤细菌群落组成与功能基因的影响因子

为了揭示影响梵净山 6 种优势树种根系土壤细菌群落结构的主控环境因子,将其立地环境、气候因子(表 1)和土壤化学性质(表 2)等 12 个因子作为解释变量构建 RDA 模型,经前向选择后剩余 Alt、土壤 pH、AN、AP、AK、TN、TP 和 C/N 等 8 个环境因子,对其进行冗余分析(RDA),结果见图 4。由图 4 可知,不同树种根系土壤细菌群落结构有显著差异($P<0.05$),环境轴共解释了 14.82%的细菌群落结构变化,其中第 1 轴(RDA1)和第 2 轴(RDA2)解释率分别为 12.02%和 2.80%。经 Envfit 函数进一步检验发现,Alt($r^2=0.08$)和 AN($r^2=0.10$)是细菌群落结构的显著影响因素($P<0.05$)。

图 5 和图 6 的相关性热图分别展示了环境因子与细菌 α 多样性指数(Chao1 和 Shannon 指数)及功能基因相对丰度的相关关系。由图 5 可知,Shannon 指数仅与 MAT 和 AAH 呈显著负相关($P<0.05$),与其他环境因子无显著相关性;而 Chao1 指数与土壤 TC 呈显著正相关($P<0.05$)。由图 6 可知,除 C_1 和 E_3 外,其余土壤 KEGG 二级代谢通路基因均与土壤 C/N 呈极显著负相关($P<0.01$),TC 含量与包括代谢(A2、A4、A7、A12)、人类疾病(B2、B5)、细胞过程(C5)、环境信息处理(D1)在内的多类二级代谢通路呈显著负相关($P<0.05$),C1(细胞通讯)与 AAH 呈显著负相关($P<0.05$),另有少数基因(如 A12、B1)与 AN 含量呈显著负相关,而其他二级代谢通路基因与环境因子则无显著相关性。说明 6 种优势树种根系土壤细菌群落多样性和功能基因相对丰度的变化受环境因子的直接影响较小。

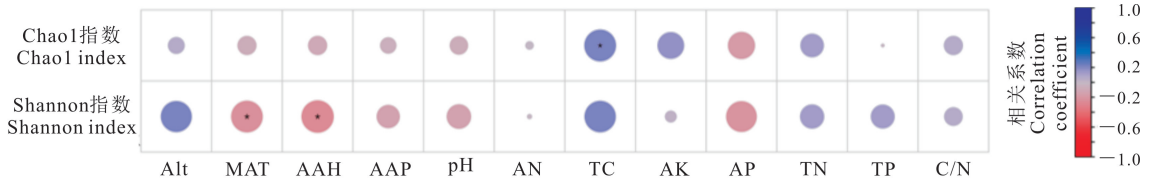


Alt. 海拔;pH. 土壤 pH;AP. 有效磷;AK. 速效钾;TN. 全氮;TP. 全磷;AN. 碱解氮;C/N. 碳氮比。

Alt. Altitude; pH. Soil pH; AP. Available phosphorus; AK. Available potassium; TN. Total nitrogen; TP. Total phosphorus; AN. Available nitrogen; C/N. Carbon nitrogen ratio.

图 4 梵净山 6 种优势树种根系土壤细菌群落结构与环境因子的 RDA 分析

Fig. 4 RDA analysis of soil bacterial community structure and environmental factors in the root of six dominant tree species in Fanjing Mountain

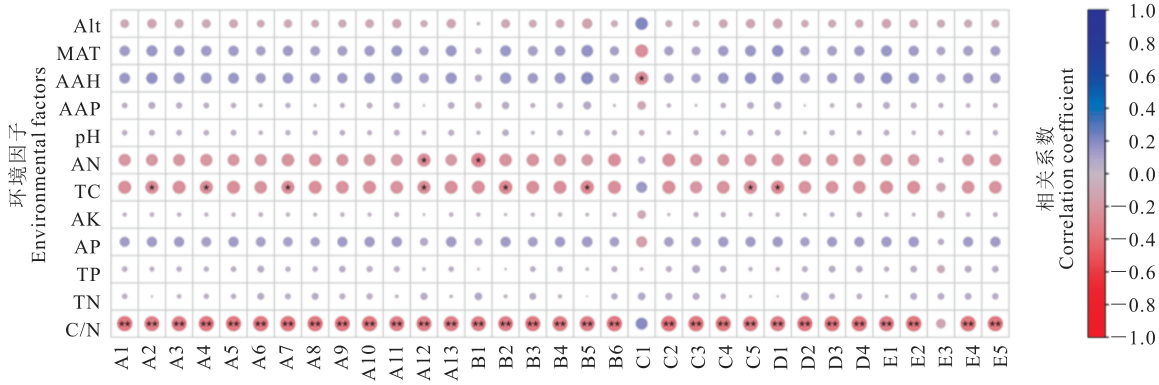


Alt. 海拔；MAT. 年平均温度；AAH. 年均大气湿度；AAP. 年均大气压；pH. 土壤 pH；AN. 碱解氮；TC. 全碳；AK. 速效钾；AP. 有效磷；TP. 全磷；TN. 全氮；C/N. 碳氮比；* 表示 $P<0.05$。下同。

Alt. Altitude; MAT. Mean annual temperature; AAH. Annual atmospheric humidity; AAP. Annual atmospheric pressure; pH. Soil pH; AN. Available nitrogen; TC. Total carbon; AK. Available potassium; AP. Available phosphorus; TP. Total phosphorus; TN. Total nitrogen; C/N. Carbon to nitrogen ratio; * means $P<0.05$. The same below.

图 5　梵净山 6 种优势树种环境因子与根系土壤细菌 α 多样性指数的相关性热图

Fig. 5　Heat map of correlation between environmental factors and root soil bacterial alpha diversity index of six dominant tree species in Fanjing Mountain



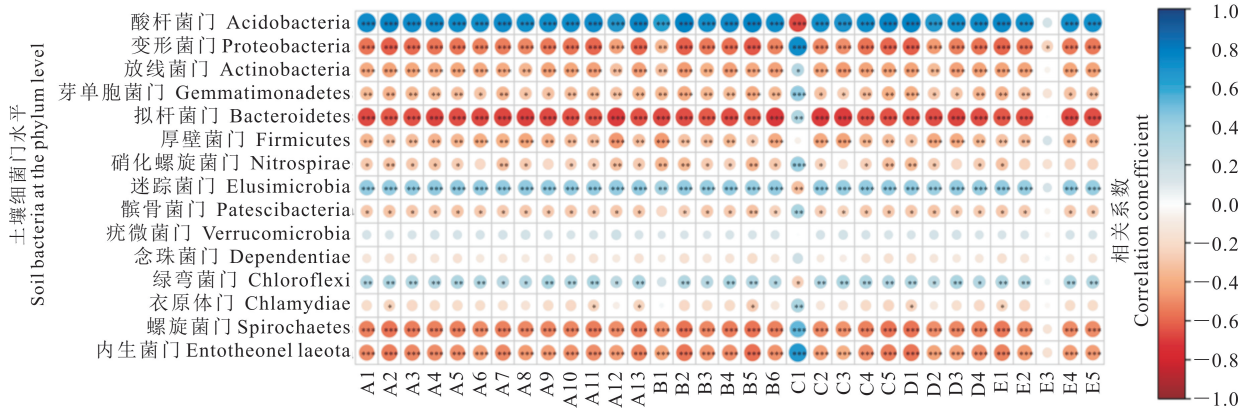
. $P<0.05$； *. $P<0.01$。

图 6　6 种优势树种环境因子与其根系土壤细菌 KEGG 二级代谢通路基因相对丰度的相关性热图

Fig. 6　Heat map of correlation between environmental factors and their relative abundance of KEGG secondary metabolic pathway genes in root soil bacteria of six dominant tree species

2.6　优势树种根系土壤细菌群落组成和功能基因的关联分析

为了明晰细菌种群丰度与 KEGG 功能基因相对丰度的相关关系，绘制 6 种优势树种根系土壤细菌相对丰度排名前 15 的门类与 KEGG 二级代谢通路基因相对丰度的相关性热图如图 7 所示。



* $P<0.05$，* * $P<0.01$，* * * $P<0.001$。

图 7　6 种优势树种根系土壤细菌相对丰度排名前 15 的门类与 KEGG 二级代谢通路基因相对丰度的相关性热图

Fig. 7　Heat map of the correlation between the relative abundance of KEGG secondary metabolic pathway genes and the top 15 phyla in relative abundance in root soil bacteria of six dominant tree species

图 7 表明，酸杆菌门、变形菌门、放线菌门、芽单胞菌门、拟杆菌门等 12 个种群与除 E3 以外的 32 个

功能基因均存在显著相关性($P<0.05$)。其中大部分 KEGG 二级代谢通路基因的相对丰度与变形菌门、放线菌门、芽单胞菌门等 9 个种群呈显著或极显著负相关,与酸杆菌门、迷踪菌门和绿弯菌门(Chloroflexi)3 个种群呈显著或极显著正相关($P<0.05$),而 C1(细胞通讯)功能基因的相对丰度与上述种群的相关性呈相反趋势。衣原体门(Chlamydiae)仅与个别功能基因(A2、A11、A13、B5、C1、D1 和 E1)呈显著正相关或负相关关系,而疣微菌门和念珠菌门(Dependentiae)与所有功能基因均无显著相关性。这些相关性分析结果,揭示了 KEGG 二级代谢通路基因与不同细菌菌门之间的复杂关系,强调了细菌群落结构差异对功能基因相对丰度的重要影响。

3 讨 论

3.1 优势树种根系土壤细菌群落结构的差异性分析

利用高通量测序技术深入分析了梵净山 6 种代表性优势树种根系土壤细菌的群落特征。结果显示,从 72 份土壤样品中共鉴定出 851 个属的细菌,分属 38 个门、99 个纲、238 个目、394 个科。研究区域的海拔和土壤 AN 含量是引起不同树种根系土壤细菌群落结构差异的主要影响因素,这与前人的研究结果[22-23]相似。然而,李馨怡等[22]的研究表明,土壤 AN 含量和 C/N 比是驱动土壤细菌群落结构变化的主要环境因子,这是因为土壤 C/N 比可以通过影响微生物对碳源的需求,间接调控细菌群落结构[23]。具体而言,较低的 C/N 比可能刺激微生物分泌更多的碳水解酶,以获取必要的营养,这一过程不仅影响微生物的生长代谢,还会导致细菌相对丰度的变化,最终重塑整个细菌群落的结构[23]。也有研究指出,土壤 pH 也是影响细菌群落结构的主导因素[24],认为其通过改变养分有效性来发挥作用[25],而本研究 6 个优势树种间土壤 pH 较为接近,与上述结论存在一定差异,也许是研究对象及其所处环境不同所致。

本研究表明,酸杆菌门、变形菌门和放线菌门是梵净山 6 个优势树种根系土壤的主要优势细菌门类,三者相对丰度之和的均值为 88.27%。在森林生态系统中,枯枝落叶和枯死木分解是微生物与植物间养分循环的关键环节。有研究证实,变形菌门细菌在促进有机物分解中扮演着至关重要的角色[26]。在本研究中,亮叶水青冈和西南米槠根系土壤中变形菌门的相对丰度较高,而在丝栗栲和长柄水青冈根系土壤中则相对较低。可见,亮叶水青冈和西南米槠根系土壤细菌对有机物的降解能力可能强于丝栗栲和长柄水青冈。酸杆菌门以其卓越的顽固性碳分解能力而著称,而放线菌门则擅长通过产生水解酶来降解纤维素,进而促进有机物的分解[27]。本研究表明,在厚皮栲和长柄水青冈根系土壤中,酸杆菌门的占比均相对较高,表明厚皮栲和长柄水青冈根系土壤细菌在难降解有机物的分解上更具优势。以往研究还表明,酸杆菌门这类寡营养微生物,其丰度常受土壤 pH 的强烈调控[28-29],放线菌也更倾向于在养分丰富的土壤中生存[30]。然而,本研究中不同树种根系土壤间的 pH 虽有变化但差异不显著,且整体土壤肥力水平较低,这可能是酸杆菌门和放线菌门细菌相对丰度在大多树种间差异不显著的主要原因。

3.2 优势树种根系土壤细菌群落多样性指数的差异性分析

本研究通过 Chao1 指数和 Shannon 指数分别量化了梵净山 6 种代表性优势树种根系土壤细菌群落的丰富度和多样性[31]。研究结果显示,虽然不同树种根系土壤中的细菌群落在丰富度和多样性上表现出一定的差异,但其相似度仍然很高,这一发现与先前研究中关于树种类型对细菌丰富度和多样性无显著影响的结论[32-33]相类似。此外,本研究还探讨了研究区海拔、年平均温度和年均大气湿度等环境因素对优势树种根系土壤细菌多样性的影响,结果表明土壤细菌 Shannon 指数不受海拔梯度的影响,而与年平均温度和年均大气湿度呈显著负相关,这与以往研究结果[34]一致。梵净山是因造山运动隆起而成的武陵山脉深处的独特地理单元,其地形、气候、植被差异明显[35]。本研究中丝栗栲、西南米槠、厚皮栲、长柄水青冈、云山青冈和亮叶水青冈是随梵净山海拔梯度(由 551 m 延伸至 1 741 m)分布的主要优势树种,不同树种生长环境的年平均温度相差 4.3 ℃,年均大气湿度相差 3.6%。以往研究指出,海拔梯度对土壤细菌 Shannon 指数无显著影响,但这并不意味着海拔对土壤细菌多样性无影响作用,实际上海拔通过影响温度、湿度等环境因素间接影响土壤细菌的多样性[36]。相比之下,年平均温度和年均大气湿度与土壤细菌 Shannon 指数存在显著负相关关系,表明土壤细菌的多样性随着温度和湿度的增大而降低。

3.3 优势树种根系土壤细菌 KEGG 功能基因的差异性分析

土壤微生物在调控生物地球化学循环中的核心

作用，是当前土壤学与生态学领域高度关注的研究焦点[19]。本研究通过 PICRUSt 基因预测，揭示了梵净山 6 种代表性优势树种根系土壤细菌 33 类 KEGG 子功能代谢通路基因在不同树种中相对丰度的差异。值得注意的是，尽管环境因子对整体细菌群落结构有所影响，但其对特定功能基因相对丰度的直接影响却相对有限，这进一步强调了树种类型在塑造土壤细菌功能潜势中的主导作用。前人研究还表明，土壤微生物生态系统功能的发挥与其群落组成特征紧密相连，且这一过程受到生物及非生物环境因子的综合调控[37]。尽管土壤理化性质如 pH、含水量及碳氮有效性等被广泛认为能显著影响微生物功能基因的表达[38-39]，但本研究中的相关性分析则显示，土壤 pH、氮磷钾含量等化学性质以及海拔、年平均温度、年均大气压等气候因子对 KEGG 功能基因相对丰度的直接影响较为微弱。相反，特定细菌种群，如放线菌门、变形菌门、酸杆菌门和芽单胞菌门的相对丰度与多数 KEGG 代谢通路基因的相对丰度之间存在显著的相关性，这表明细菌群落结构可能在驱动其功能形成方面扮演了更为核心的角色。

4　结　论

1）梵净山丝栗栲、西南米槠、厚皮栲、长柄水青冈、云山青冈和亮叶水青冈等 6 种优势树种根系土壤细菌群落以酸杆菌门、变形菌门和放线菌门为主，尽管树种不同，但其根系土壤细菌群落的丰富度和多样性却展现出高度的相似性。研究区的海拔和土壤碱解氮含量是影响梵净山 6 种优势树种根系土壤细菌群落结构变化的关键因素，而年平均温度、年均大气湿度和土壤全碳含量是其细菌多样性的显著相关因子。

2）梵净山 6 种优势树种根系土壤细菌 KEGG 功能基因相对丰度存在一定差异，该功能基因的相对丰度受环境因子的直接影响较小，而与细菌群落结构变化相关联。这表明梵净山自然保护区 6 种优势树种根系土壤细菌 KEGG 功能基因相对丰度的差异，主要是由环境因子驱动的细菌群落结构变化所主导。

[参考文献]

[1] 刘敏，李龙，李海波，等. 梵净山典型植被类型的根系真菌群落结构及功能类群特征研究[J]. 林业科学研究，2023，36(1)：47-58.
LIU M，LI L，LI H B，et al. Community structure of root-associated fungi and functional characteristics in typical vegetation types of Fanjingshan[J]. Forest Research，2023，36(1)：47-58.

[2] 陈玉真，王峰，吴志丹，等. 林地转变为茶园对土壤细菌群落结构与多样性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2020，48(4)：97-106.
CHEN Y Z，WANG F，WU Z D，et al. Effects of forestland to tea garden conversion on soil bacterial community and diversity [J]. Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition)，2020，48(4)：97-106.

[3] PAJARES S，CAMPO J，BOHANNAN B J M，et al. Environmental controls on soil microbial communities in a seasonally dry tropical forest[J]. Applied and Environmental Microbiology，2018，84(17)：e00342-18.

[4] 宋战超，王晖，刘世荣，等. 南亚热带混交人工林树种丰富度与土壤微生物多样性和群落组成的关系[J]. 生态学报，2020，40(22)：8265-8273.
SONG Z C，WANG H，LIU S R，et al. Relationship between tree species richness and soil microbial diversity and community composition in a mixed planted south subtropical forest[J]. Acta Ecologica Sinica，2020，40(22)：8265-8273.

[5] 向兴，满百膺，张俊忠，等. 黄山土壤细菌群落及氮循环功能群的垂向分布格局[J]. 生态环境学报，2023，32(1)：56-69.
XIANG X，MAN B Y，ZHANG J Z，et al. Vertical distribution of bacterial community and functional groups mediating nitrogen cycling in mount Huangshan，Anhui，China[J]. Ecology and Environmental Sciences，2023，32(1)：56-69.

[6] 李敏，郝伟. 大兴安岭 4 个树种根围土壤细菌群落结构[J]. 生态学杂志，2021，40(7)：2057-2066.
LI M，HAO W. Bacterial community structures in the root-associated soil of four tree species in the Greater Xing'an Mountains[J]. Chinese Journal of Ecology，2021，40(7)：2057-2066.

[7] FENDER A C，GANSERT D，JUNGKUNST H F，et al. Root-induced tree species effects on the source/sink strength for greenhouse gases (CH_4，N_2O and CO_2) of a temperate deciduous forest soil[J]. Soil Biology and Biochemistry，2013，57：587-597.

[8] BÁRTA J，TAHOVSKÁ K，ŠANTRŮČKOVÁ H，et al. Microbial communities with distinct denitrification potential in spruce and beech soils differing in nitrate leaching[J/OL]. Scientific Reports，2017，7(1)：9738. [2024-08-30]. DOI：10.1038/s41598-017-08554-1.

[9] AUGUSTO L，RANGER J，BINKLEY D，et al. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility[J]. Annals of Forest Science，2002，59(3)：233-253.

[10] FLORIO A，MARECHAL M，LEGOUT A，et al. Influence of biological nitrification inhibition by forest tree species on soil denitrifiers and N_2O emissions[J/OL]. Soil Biology and Bioche-mistry，2021，155：108164. [2024-08-30]. DOI：10.1016/j.soilbio.2021.108164.

[11] CHAMARD J,FATICOV M,BLANCHET F G,et al. Interplay of biotic and abiotic factors shapes tree seedling growth and root-associated microbial communities[J/OL]. Communications Biology, 2024, 7(1): 360. [2024-08-30]. DOI: 10.1038/s42003-024-06042-7.

[12] LLADÓ S, LÓPEZ-MONDÉJAR R, BALDRIAN P. Drivers of microbial community structure in forest soils[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2018, 102: 4331-4338.

[13] YU Y, LIN X, GUO Y, et al. The compound forest-medicinal plant system enhances soil carbon utilization[J/OL]. Forests, 2023, 14(6): 1233. [2024-08-30]. DOI: 10.3390/f14061233.

[14] 张明明,杨朝辉,王丞,等.贵州梵净山国家级自然保护区鸟兽红外相机监测[J].生物多样性,2019,27(7):813-818.
ZHANG M M, YANG Z Y, WANG C, et al. Camera-trapping survey on mammals and birds in Fanjingshan National Nature Reserve, Guizhou, China[J]. Biodiversity Science, 2019, 27(7): 813-818.

[15] 李晓笑,王清春,崔国发,等.濒危植物梵净山冷杉野生种群结构及动态特征[J].西北植物学报,2011,31(7):1479-1486.
LI X X, WANG Q C, CUI G F, et al. Structure and dynamic characteristics of a wild population of endangered Abies Fanjingshanensis[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2011, 31(7): 1479-1486.

[16] 袁腾,陶光耀,江龙.梵净山 4 种林型的土壤丛枝菌根真菌多样性[J].东北林业大学学报,2018,46(3):83-86.
YUAN T, TAO G Y, JIANG L. Arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizospheric soil of four forest types in Fanjingshan national nature reserve[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2018, 46(3): 83-86.

[17] 尚昆,石磊,李海波,等.梵净山不同海拔丛枝菌根真菌多样性[J].东北林业大学学报,2020,48(2):76-80.
SHANG K, SHI L, LI H B, et al. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different heights of Fanjingshan Mountain[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2020, 48(2): 76-80.

[18] WANG Z H, ZHENG R, YANG L L, et al. Elevation gradient distribution of indices of tree population in a montane forest: the role of leaf traits and the environment[J]. Forest Ecosystems, 2022, 9: 100012.

[19] 安前东,徐梦,张旭博,等.西藏色季拉山垂直植被带土壤细菌群落组成及功能潜势[J].应用生态学报,2021,32(6):2147-2157.
AN Q D, XU M, ZHANG X B, et al. Soil bacterial community composition and functional potentials along the vertical vegetation transect on Mount Segrila, Tibet, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(6): 2147-2157.

[20] 杨莉琳,唐书达,朱向梅,等.生物炭与土壤调理剂对滨海荒芜重盐碱地先锋作物的影响[J].中国生态农业学报(中英文),2023,31(3):487-494.
YANG L L, TANG S D, ZHU X M, et al. Effects of biochar and conditioner on pioneer crops planted in coastal barren severe saline-alkali soil[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2023, 31(3): 487-494.

[21] 鲍士旦.土壤农化分析[M].3 版.北京:中国农业出版社,2000.
BAO S D. Soil and agricultural chemistry analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000.

[22] 李馨怡,王北辰,熊雄,等.青海湖岸带土壤与沉积物的地化特征与细菌群落对水位上升的响应[J].微生物学报,2023,63(6):2312-2329.
LI X Y, WANG B C, XIONG X, et al. Response of geochemistry and bacterial communities to water-level rise in the soil and sediment of the coastal zone in Qinghai Lake[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(6): 2312-2329.

[23] 朱建宁,刘杰,王昌昆,等.三江平原县域耕地土壤细菌多样性分布特征及其影响因素[J].生态学杂志,2024,43(10):3005-3014.
ZHU J N, LIU J, WANG C K, et al. The distribution characteristics and influencing factors of soil bacterial diversity in cultivated land at a county scale in the Sanjiang Plain[J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 43(10): 3005-3014.

[24] 王楠.模拟酸雨对毛竹阔叶林根系和土壤生态过程的影响[D].哈尔滨:东北林业大学,2020.
WANG N. Effects of simulated acid rain on the roots and soil ecological processes of a subtropical broadleaf *Phyllostachys edulis* mixed stand[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2020.

[25] 刘一凡,张瑞芳,张弛,等.河北典型县域设施菜地土壤质量调查及其差异分析[J].北方园艺,2022(21):89-99.
LIU Y F, ZHANG R F, ZHANG C, et al. Soil quality investigation and spatial variation of protected vegetable fields in typical counties of Hebei Province[J]. Northern Horticulture, 2022(21): 89-99.

[26] 佘佳荣,郑琼,张轩,等.湘西地区珍稀树木根际微生物群落结构及土壤理化性质研究[J].中南林业科技大学学报,2023,43(12):104-115.
SHE J R, ZHENG Q, ZHANG X, et al. Study on rhizosphere microbial community structure and soil physical and chemical properties of rare trees in Xiangxi Region[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2023, 43(12): 104-115.

[27] HAN Y L, MA W, ZHOU B Y, et al. Effects of straw-return method for the maize-rice rotation system on soil properties and crop yields[J/OL]. Agronomy, 2020, 10(4): 461. (2020-03-26)[2024-08-30]. DOI: 10.3390/agronomy10040461.

[28] 刘艳娇,刘庆,贺合亮,等.亚高山粗枝云杉人工林土壤原核微生物群落结构与功能变化[J].应用生态学报,2023,34(12):3279-3290.
LIU Y J, LIU Q, HE H L, et al. Changes in the structure and function of soil prokaryotic communities in subalpine *Picea asperata* plantations[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(12): 3279-3290.

[29] LIU Z P, XIE W Y, YANG Z X, et al. Effects of manure and chemical fertilizer on bacterial community structure and soil

enzyme activities in North China[J/OL]. Agronomy，2021，11(5)：1017.(2021-05-20)[2024-08-30]. DOI：10.3390/agronomy11051017.

[30] MA T F，HE X H，CHEN S G，et al. Long-term organic-inorganic fertilization regimes alter bacterial and fungal communities and rice yields in paddy soil[J/OL]. Frontiers in Microbiology，2022，13：890712.(2022-06-27)[2024-08-30]. DOI：10.3389/fmicb.2022.890712.

[31] LIU X Y，SHI Y，KONG L Y，et al. Long-term application of bio-compost increased soil microbial community diversity and altered its composition and network[J/OL]. Microorganisms，2022，10(2)：462.(2022-02-17)[2024-08-30]. DOI：10.3390/microorganisms10020462.

[32] 曲朝磊. 土壤细菌群落结构和功能对桉树人工林林分结构变化的响应[D]. 南京：南京林业大学，2023.
QU C L. The response of soil bacterial community and function to different eucalyptus stands[D]. Nanjing：Nanjing Forestry University，2023.

[33] 周宇，潘虹，杜君，等. 大兴安岭优势树种倒木分解的细菌群落组成及多样性差异[J]. 中南林业科技大学学报，2023，43(9)：105-115.
ZHOU Y，PAN H，DU J，et al. Differences in the bacterial community composition and diversity in the decomposition of fallen logs of dominant tree species in the Daxing'anling Mountains[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology，2023，43(9)：105-115.

[34] BALDRIAN P，VĚTROVSKÝ T，CAJTHAML T，et al. Estimation of fungal biomass in forest litter and soil[J]. Fungal Ecology，2013，6(1)：1-11.

[35] 石磊，李海波. 梵净山：世界同纬度保护最完好的原始森林[J]. 森林与人类，2015(9)：70-73.
SHI L，LI H B. Fanjing Mountain：the best-protected primary forest in the world at the same latitude[J]. Forest and Human，2015(9)：70-73.

[36] KUMAR N，KUMAR A，JEENA N，et al. Factors influencing soil ecosystem and agricultural productivity at higher altitudes[J/OL]. Microbiological Advancements for Higher Altitude Agro-Ecosystems & Sustainability，2020：55-70.(2020-03-14)[2024-08-30]. DOI：10.1007/978-981-15-1902-4_4.

[37] BARDGETT R D，VAN DER PUTTEN W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. Nature，2014，515(7528)：505-511.

[38] SHEN C C，SHI Y，NI Y Y，et al. Dramatic increases of soil microbial functional gene diversity at the treeline ecotone of Changbai Mountain[J/OL]. Frontiers in Microbiology，2016，7：1184.(2016-07-29)[2024-08-30]. DOI：10.3389/fmicb.2016.01184.

[39] 李萍，史荣久，赵峰，等. 大兴安岭落叶松林不同演替阶段土壤细菌群落结构与功能潜势[J]. 应用生态学报，2019，30(1)：95-107.
LI P，SHI R J，ZHAO F，et al. Soil bacterial community structure and predicted functions in the larch forest during succession at the Greater Khingan Mountains of Northeast China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology，2019，30(1)：95-107.

（责任编辑：温晓平）