程智超,杨立宾*,付晓宇,等. 火灾后恢复中期的寒温带森林土壤微生物多样性 [J]. 中国环境科学, 2025,45(10):5836-5847.
Cheng Z C, Yang L B, Fu Xiao Y, et al. Soil microbial diversity in cold temperate forests recovering in the mid-term recovery after fire [J]. China Enviornment Science, 2025,45(10):5836-5847.

火灾后恢复中期的寒温带森林土壤微生物多样性

程智超,杨立宾*,付晓宇,逯昕明,刘思远,魏 丹 (黑龙江省科学院自然与生态研究所,黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要: 以大兴安岭落叶松(*Larix gmelini)*林火灾后恢复中期的林地土壤为研究对象,利用高通量测序技术和磷脂脂肪酸法(PLFAs)测定和分析不同强度火烧过后土壤细菌和真菌的群落组成和多样性,采用随机森林回归模型和偏最小二乘结构方程模型筛选关键微生物物种并评估土壤理化性质对微生物的影响.结果表明:火灾后恢复中期过程中的土壤微生物量碳(MBC)和总氮(TN)显著高于未过火森林(P<0.05),而含水率(MC)和土壤速效钾(AK)含量显著降低(P<0.05);轻、中度火干扰的土壤细菌 Shannon 指数显著降低(P<0.05);轻、重度火干扰的土壤真菌 Shannon 指数显著升高(P<0.05);中度火干扰的土壤细菌生物量和微生物总生物量的含量均无显著差异(P>0.05);火灾后恢复中期土壤细菌优势菌门的相对丰度无显著变化(P>0.05), 而真菌 Basidiomycota 相对丰度显著升高(P<0.05),Ascomycota 显著降低(P<0.05);PCoA 和 PLS-SEM 结果显示,土壤微生物的 Beta 多样性差异显著(P=0.001),火干扰作用显著改变了土壤有机碳(SOC)(-1.27)、AK(-0.91)和真菌组成(-0.68),MBC 显著改变了细菌组成(0.29),SOC 的含量显著改变了细菌组成(0.77),细菌生物量(0.86),细菌多样性(-0.98)和真菌组成(-0.68).研究发现,火烧过后的寒温带落叶松林土壤细菌和真菌通过中期年限的恢复后,其多样性、组成和生物量仍未恢复到未火烧时的状态,SOC 是主要影响因素.

关键词: 寒温带落叶松林；火灾后恢复中期；土壤微生物；群落结构；生物量
中图分类号: X172;S154.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-6923(2025)10-5836-12

Soil microbial diversity in cold temperate forests recovering in the mid-term recovery after fire. CHENG Zhi-chao, YANG Li-bin*, FU Xiao-yu, LU Xin-ming, LIU Si-yuan, WEI Dan (Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150040, China). *China Enviornment Science*, 2025,45(10)：5836~5847

Abstract: In this study, the soils of *Larix gmelini* forest after fire in the middle recovery period were selected as the research object. Illumina MiSeq technology and phospholipid fatty acid method (PLFAs) were used to determine and analyze the community composition and diversity of soil bacteria and fungi after different intensities of fire. Random forest regression model and partial least squares structural equation modeling were used to screen key microbial species and evaluate the effects of soil physicochemical properties on microorganisms. The results showed that soil microbial biomass carbon (MBC) and total nitrogen (TN) in the middle recovery period after fire were significantly higher than those in the unburned forest (P<0.05), while moisture content (MC) and soil available potassium (AK) content were significantly reduced (P<0.05); the Shannon index of soil bacteria in low and moderate fire disturbance was significantly reduced (P<0.05), the Shannon index of soil fungi in low and high fire disturbance was significantly increased (P<0.05), there was no significant difference in the content of soil bacterial biomass and total microbial biomass in moderate fire disturbance (P>0.05); the relative abundance of dominant bacterial phyla in soil bacteria in the middle recovery period after fire did not change significantly (P>0.05), the relative abundance of Basidiomycota increased significantly (P<0.05), while Ascomycota decreased significantly (P<0.05); PCoA and PLS-SEM results showed that the Beta diversity of soil microorganisms was significantly different (P=0.001). Fire disturbance significantly changed soil organic carbon (SOC) (-1.27), AK (-0.91) and fungal composition (-0.68), MBC significantly changed bacterial composition (0.29), and SOC content significantly changed bacterial composition (0.77), bacterial biomass (0.86), bacterial diversity (-0.98) and fungal composition (-0.68). The study found that after the fire, the diversity, composition and biomass of soil bacteria and fungi in the cold temperate *Larix gmelini* forest had not recovered to the state before the fire after the recovery of the mid-term, and SOC was the main influencing factor.

Key words: cold temperate *Larix gmelini* forest；mid term recovery after fire；soil microbial；community structure；biomass

林火会使地上动植物、土壤和大气环境受损,间接地让植被群落组成、土壤理化性质以及土壤微生物群落结构等发生变化,从而对生态系统的结构和功能产生极大影响[1-3].火灾后恢复中期是火烧发生后的 8~20 年[4],是预测生态系统未来的林分结构、演替轨迹和功能动态的关键时期[5],该段时期内土

收稿日期: 2025-02-28
基金项目: 国家林业草原生态保护恢复资金项目(GZCG2023-024);黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(CZKYF2023-1-B024)
* 责任作者, 研究员, 13664600518@139.com

壤养分状态的变化和土壤微生物的组成会对火烧过后森林生态系统的更新与恢复产生重要的影响[6].然而,林火过后微生物群落的变化特征在中期恢复年限中未得到系统深入的研究.

土壤微生物在物质循环、能量流动和信息传递中起着重要的作用,在森林生态系统植被更新和演替过程中的作用尤其明显[7].林火对土壤微生物的影响主要体现在两方面:一是林火产生的高温直接杀死土壤微生物[8];二是林火通过改变土壤养分及微环境间接影响土壤微生物的生存[9].虽然林火对土壤和微生物产生了严重影响,但是土壤微生物改变后又影响生态系统的固氮、矿质养分转化等过程而影响地上植被与土壤环境,从而促进森林生态系统的恢复[10].

林火过后,土壤生态系统微生物群落会经历一段群落恢复过程,快速繁殖的生理特性可使部分微生物在火灾后快速恢复,同时植被的逐渐恢复和土壤性质的变化也会影响微生物的恢复过程.不同研究表明火灾后土壤微生物群落恢复时间存在差异:短期(<3a)内,微生物组成发生变化(如变形菌门、担子菌门丰度显著降低),但细菌和真菌多样性可能增加[11];中长期(>8a)后,细菌和原生生物群落可恢复至灾前水平[12];而细菌和真菌群落的完全重建可能需要长达 15a[4].

大兴安岭林区共发生森林火灾 1887 起,森林火灾面积总共为 6469454hm^2,严重破坏了生态环境,导致严重的直接和间接经济损失[13].落叶松(*Larix gmelini.*)广泛分布于北半球温带山区、寒温带平原及高山气候区,是寒温带森林的绝对优势建群树种.目前针对寒温带落叶松林火烧及恢复演替过程中土壤微生物群落结构、组成、生物量和土壤环境变化的系列影响的研究结果不一致.随火烧强度增加,土壤细菌和真菌的丰度[14]及多样性[15-16]通常呈下降趋势,土壤温度和水分是重要影响因素[15].值得注意的是,低强度火烧可能增加土壤微生物多样性,但中高强度则显著降低[16];而重度火烧下,土壤细菌生物量却可能显著增加[17].这些不同研究结果的原因可能与植被类型、区域环境的异质性等有关,虽然学者们对火烧与土壤微生物间的相互作用和影响有一定的了解,但其影响因素比较复杂,其变化规律和干扰机制仍不清楚.

本研究在大兴安岭呼中国家级自然保护区选择中期恢复年限的火烧林地土壤为研究对象,利用高通量测序技术和磷脂脂肪酸生物标记法分析不同强度干扰下火灾后恢复中期的寒温带落叶松林土壤微生物群落多样性、组成和生物量的变化特征,解析和探讨火灾后恢复中期的寒温带落叶松林土壤微生物群落的变化规律与影响因素,为揭示火干扰下寒温带森林土壤生态系统的恢复过程和演替机制提供依据.

1　研究区概况

黑龙江呼中国家级自然保护区位于黑龙江省大兴安岭地区,122°42'14"E~123°18'05"E,51°17'42"N~51°56'31"N(图 1).该地属于寒温带大陆性季风气候,年平均气温为−4 ℃,年平均降水量 458.3mm.组成本区植物的建群种为兴安落叶松(*Larix gmelini)*、白桦(*Betula platyphylla)*、樟子松(*Pinus sylvestris var. mongolica)*等[18].

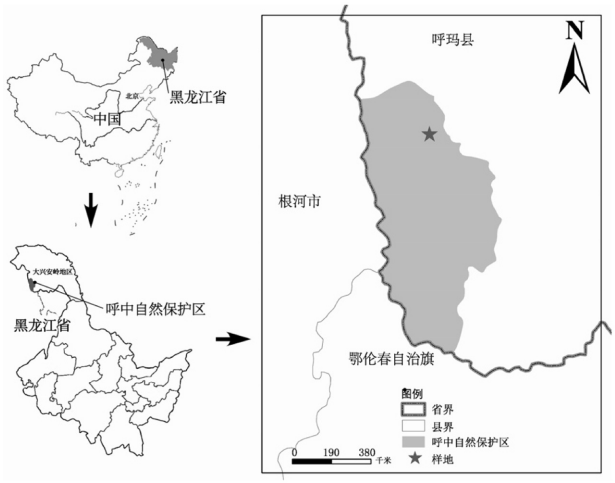


图 1　研究区地理位置

Fig.1　Geographical location of the study area

审图号:GS(2016)1585 号;黑 S(2022)45 号

2　研究方法

2.1　土壤样品采集与实验方法

根据表 1[5]对林火强度的划分,于 2019 年 7 月在保护区内选择立地条件相同的轻度、中度和重度的 2010 年火烧林地建立 20m×20m 的标准样方,并在邻近位置选择未火烧样地作为对照样地(CK),设置 3 个重复.去除土壤表面的腐殖质和凋落物层,采用 5

点采样法采集 0~20cm 的土壤,等量混合,挑出凋落物、细根和小石块后过 2mm 尼龙筛,置于 4℃保温箱中保存并带回实验室用于土壤微生物群落结构和土壤理化性质分析.

表 1 不同火烧强度的划分标准

Table 1 Classification criteria for different fire intensities

火烧强度	火烧严重程度	火焰高度	立木烧死比例
轻度火烧(L)	树茎被烧焦,树有绿叶覆盖.	≤1.5m	≤30%
中度火烧(M)	树茎被烤焦,树有绿叶覆盖.	1.5~3m	30%~70%
重度火烧(H)	树冠被烧毁,无绿叶覆盖.	≥3m	≥70%

2.2 土壤理化性质测定

采用碱解蒸馏法测定土壤碱解氮(AN)[19],采用电位法测定土壤 pH 值[20],采用烘干法测定土壤含水率(MC)[21],采用火焰光度计法测定(AK)[19],使用 CN 元素分析仪土壤有机碳(SOC)、总氮(TN)含量[22],采用 $NaHCO_3$ 浸提比色法测定土壤速效磷(AP)[19],采用氯仿熏蒸法测定土壤微生物量碳(MBC)[22].

2.3 土壤微生物 DNA 的提取与测序

土壤微生物基因组 DNA 利用 Fast DNA® Spin Kit for Soil (MP Biomedicals,USA)试剂盒要求的方法进行提取,采用超微量分光光度计(NanoDrop2000, Thermo,USA)进行浓度检测,满足扩增要求后进行高通量测序.采用 338F 和 806R 引物对细菌 16S rDNA 的 V3~V4 区扩增,采用 ITS1F 和 ITS2R 引物对真菌 ITS 基因 ITS1 区进行扩增.扩增体系如下:5×TransStart FastPfu 缓冲液 4μL, 2.5mmol/L dNTPs 2μL,上游引物(5μmol/L)0.8μL,下游引物(5 μmol/L)0.8μL,TransStart FastPfu DNA 聚合酶 0.4μL,模板 DNA 10ng,补充 ddH_2O 至体系总体积 25 μL.16S rRNA 扩增程序为:95℃ 5min、30 个循环(95 ℃ 1min、52℃ 1min、72℃ 1min),最后 72℃延伸 10min.ITS 扩增程序为:94℃ 10min、30 个循环(90 ℃ 60s,55 ℃ 60s,72 ℃ 60s),最后 72 ℃延伸 10min[23-24].PCR 扩增产物用 2%琼脂糖凝胶电泳进行检测,经洗脱、纯化、回收扩增产物后进行高通量测序,高通量测序由上海美吉生物医药科技有限责任公司协助完成.

2.4 磷脂脂肪酸检测

磷脂脂肪酸的检测采用氢氧化钾－甲醇溶液甲酯化法来完成[25],以十九烷酸为内标,在 Agilent 6850 气象色谱中检测,采用 herlock MIS 4.系统分析土壤样品中的 PLFA 图谱中磷脂脂肪酸的成分.每种脂肪酸的浓度基于碳内标 19:0 的浓度来计算,脂肪酸浓度用 nmol/g 表示.土壤细菌量、真菌量的特征脂肪酸参照已发表文献[26-28].然后对样品中 PLFAs 含量按照下列公式进行计算[29]:

$$N=\frac{\text{目标Response}}{(19:0)\text{Response}}\times(19:0)\text{浓度}\times\frac{\text{溶样体积}}{\text{样品干质量}\times\text{FAME}}$$

式中: N 代表为脂肪酸含量,nmol/g;Response 为生物标记的响应值;19:0 为内标物 c19:0,ng/μL;FAME 为脂肪酸甲酯的摩尔质量,g/mol;溶样体积单位 μL;样品干质量单位 g.

2.5 数据处理与统计分析

测序数据采用 QIIME2(v2022.2)中 DADA2 (Divisive AmpliconDenoising Algorithm)方法去噪,在 100%相似水平下进行序列聚类,获得 ASVs (Amplicon Sequence Variants).通过 RDP classifer (v1.9.1)软件,基于 Silva 16S rRNA 分类学数据库和 Unite 8.0/itself_fungi(Unite Release 8.0)的真菌数据库进行比对和鉴定,进行 ASV 代表序列注释[30].使用 Mothur(v.1.30.2)计算 Alpha 多样性指数(Shannon).基于 R 软件中的"vegan"和"ggplot"包,采用 Bray-curtis 距离算法的主坐标分析(PCoA)表示 Beta 多样性,并用 Adonis 来检验菌群落组间相似性或差异性.采用 SPSS25.0 软件分别对土壤理化性质、alpha 多样性指数和菌群相对丰度进行单因素方差分析(One-Way ANOVA),并用 Duncan 法对数据间差异进行显著性检验.使用 R 软件中的"Random Forest"、"psych"、"reshape2"和"ggplot2"软件包构建随机森林分析,采用随机森林回归模型,自变量选择为土壤微生物相对丰度大于 1%的属,使用均方误差(IncMSE)的百分比增加作为因变量,以确定哪些土壤微生物类群更能指示火烧林地的恢复.使用 R 软件中的"vegan"软件包进行 Mantel 检验,以评估土壤微生物群落组成与土壤理化性质之间的关系.偏最小二乘结构方程模型(PLS-SEM)量化了土壤理化性质对土壤微生物多样性、组成和生物量的影响[31].采用非度量多维尺度法(NMDS)第二轴数据表征土壤微生物群落组成,选择土壤微生物 Alpha 多样性指数(Shannon)表征土壤微生物多样性,选择土壤微生物磷脂脂肪酸生物量表征土壤微生物量.

3　结果与分析

3.1　火灾后恢复中期的土壤理化性质差异

由表 2 可知,与 CK 相比,火烧组 MBC 含量均显著升高(P<0.05),但是火烧组土壤 MC 和土壤 AK 含量显著降低(P<0.05).重度火烧干扰的土壤 AN、TN 的含量均高于其余火烧组和对照组,重度火烧干扰的土壤 pH 值均低于其余火烧组和对照组.土壤 SOC 的含量随火烧强度的增加而显著降低.

表 2　土壤的理化性质

Table 2　Physical and chemical properties of soil

火烧强度	含水率 (MC,%)	pH 值	有机碳 (SOC,g/kg)	全氮 (TN,g/kg)	速效氮 (AN,mg/kg)	速效磷 (AP,mg/kg)	速效钾 (AK,mg/kg)	微生物生物量碳 (MBC,mg/kg)
CK	40..0±4.26a	6.79±0.03a	97.05±3.41b	1.69±0.01b	96.14±11.33b	11.74±0.69c	213.05±19.19a	149.97±33.56c
L	16.35±2.66c	6.64±0.02a	122.98±5.96a	1.95±0.06b	89.37±12.31b	46.9±0.83a	140.07±5.2b	268.37±23.67b
M	11.65±6c	6.53±0.05a	93.16±6.49b	1.71±0.06b	82.13±24.22b	18.21±0.66c	80.43±6.38c	847.07±369.5a
H	27.37±3.31b	5.84±0.4b	76.06±3.24c	2.96±0.43a	148.16±17.29a	27.48±1.57b	80.97±11.17c	349.99±12.5b

3.2　火灾后恢复中期的土壤微生物多样性的差异分析

3.2.1　火灾后恢复中期的土壤微生物的 Alpha 多样性　将所有细菌样本按最小样品序列数进行抽平处理后,每个样本得到 15405 条有效序列.如表 3 所示,火烧林地土壤细菌的 Chao1 指数与对照组相比无显著变化(P>0.05);Shannon 指数与对照组相比显著降低(P<0.05),火烧组内无显著差异(P>0.05).

将所有真菌样本按最小样品序列数进行抽平处理后,每个样本得到 34544 条有效序列.火烧林地中的土壤真菌的 Chao1 指数与对照组相比无显著变化(P>0.05);Shannon 指数显著升高(P<0.05).火烧组内无显著变化(P>0.05),中度干扰的火烧林地的真菌 Chao1 指数、Shannon 指数与对照组相比无显著差异(P>0.05).

3.2.2　火灾后恢复中期的土壤微生物的 Beta 多样性　PCoA 分析从图 2(a)可以看出:主成分 1 解释率达到 39.7%,第二坐标轴解释率达到 26.56%,累计解释率达到 66.26%.从图 2(b)可以看出:主成分 1 的解释率为 39.96%,主成分 2 的解释率为 32.62%,累计解释率为 72.58%.其中,CK 组分布于第一象限,L 和 M 组分布于第二象限,均聚集在 PC2 正方向,细菌的 H 组分布于第三和第四象限,真菌的 H 组则分布于第四象限.

表 3　土壤微生物的 Alpha 多样性指数

Table 3　Alpha diversity index of soil microorganisms

微生物	火烧强度	Chao1 指数	Shannon 指数
细菌	CK	920.88±300.12a	6.25±0.30a
	L	685.14±44.06a	5.64±0.02b
	M	798.76±214.02a	5.84±0.16b
	H	719.05±49.96a	5.97±0.05ab
真菌	CK	261±52.37ab	2.67±0.69b
	L	288±7.94a	3.74±0.11a
	M	206.67±16.5b	3.34±0.1ab
	H	313±60.56a	3.85±0.17a

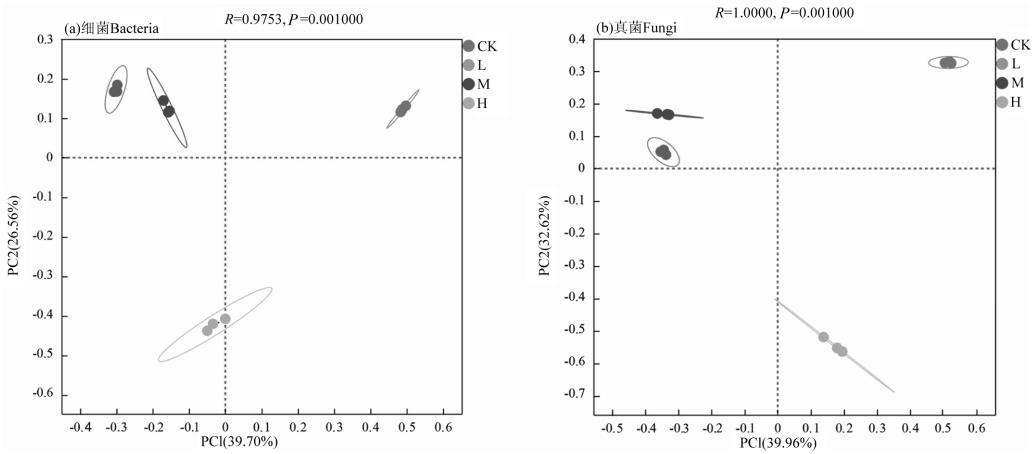


图 2　土壤中细菌和真菌群落的 PCoA 分析

Fig.2　PCoA analysis of bacterial and fungi communities in soil

3.3 火灾后恢复中期的土壤微生物生物量的差异分析

土壤微生物 PLFAs 含量的变化如图 3 所示,火烧组内细菌和总磷脂脂肪酸的含量随火烧强度的增加显著降低(P<0.05),其中中度火干扰与对照组相比无显著差异(P>0.05);真菌的磷脂脂肪酸含量变化呈"单峰型",其中轻度火干扰与对照组相比无显著差异(P>0.05).

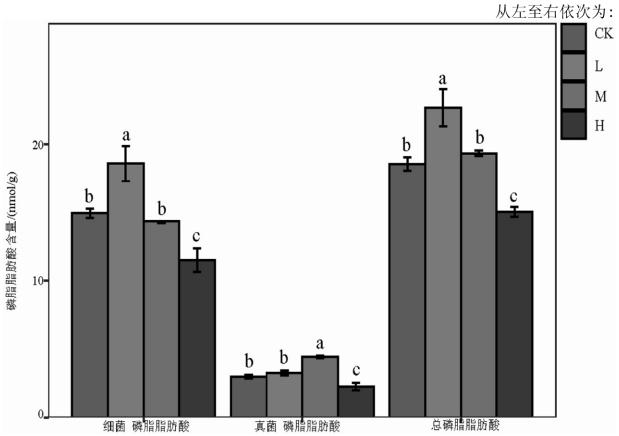


图 3 土壤微生物的磷脂脂肪酸(PLFAs)含量

Fig.3 Phospholipid Fatty Acid (PLFAs) content of soil microorganisms

3.4 火灾后恢复中期的土壤微生物群落结构分析

火烧样地中土壤细菌的优势门为 Proteobacteria (32.68%~38.35%)、Acidobacteriota(28.38%~33.49%)和 Actinobacteriota(9.64%~13.21%).火烧组的优势菌门的相对丰度与对照组相比差异不显著(P>0.05),而 WPS−2,Gemmatimonadota,Planctomycetota,Myxococcota,Patescibacteria 和 RCP2−54 的相对丰度与对照组相比存在显著差异(P<0.05).

火烧林地土壤真菌优势门为 Basidiomycota (52.67%~68.3%)和 Ascomycota(26.7%~45.11%).火烧组 Basidiomycota 的相对丰度显著低于对照组(P<0.05),且随火烧强度增强而显著下降(P<0.05).与对照组相比,轻中度火烧组的 Ascomycota 相对丰度显著升高,而重度火烧干扰后无显著变化(P>0.05).

属水平上的细菌群落组成如图 5(a)所示,未鉴定菌属(42.88%~50.87%)以及其他菌属的(13.6%~22.46%)相对丰度占比较高,其中火烧组内的未鉴定菌属的相对丰度与对照组相比差异不显著(P>0.05).火烧林地中 *Acidipila*、*Occallatibacter*、*Acidibacter*、*Pajaroellobacter* 、 *Acidocella* 、 *Tundrisphaera* 、 *Chthoniobacter* 的相对丰度与对照组相比显著增加(P<0.05).

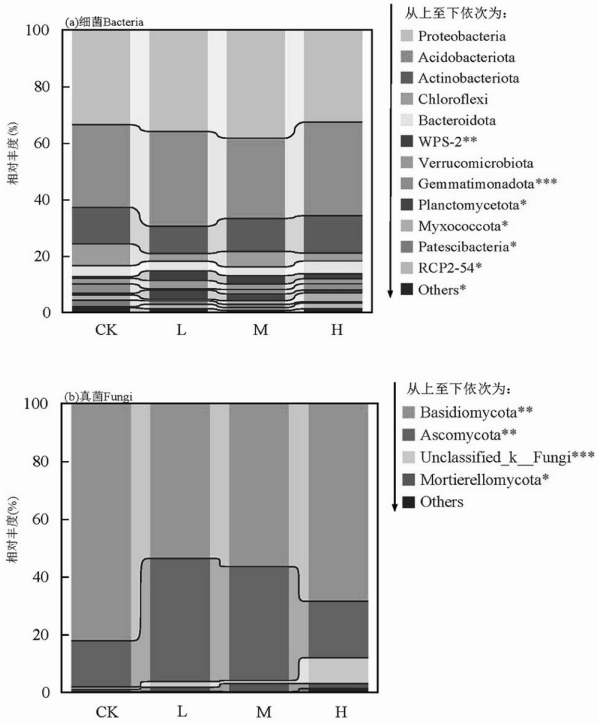


图 4 在门水平上的细菌和真菌群落组成

Fig.4 Composition of bacterial and fungal communities at the phylum level

* 0.01<P≤0.05,** 0.001<P≤0.01,*** P≤0.001

图 5(b)所示,在属水平上对照组的优势种属为 *Piloderma*(59.5%),而轻度和中度火烧林地土壤真菌优势属为 *Cortinarius*(15.19%~30.32%),重度火烧林地土壤真菌的优势属为 *Tomentella*(10.87%).与对照组相比,火烧组 *Piloderma* 的相对丰度显著降低(P<0.001),火烧组 *Cortinarius* 的相对丰度显著升高(P<0.05).由此可知火干扰后,土壤真菌的优势类群由未过火时的 *Piloderma* 转化为 *Cortinarius*.

随机森林结果表明,在属水平上相对丰富较低的细菌和真菌对火烧中期恢复林地的重要性更高(图 5c 和 5d).例如细菌中的 *Puia* 和 *Acidibacter* 在中期火烧林地相对重要性较高(图 5c),真菌中的 *Pseudotomentella* 和 *Colpoma* 在中期火烧林地的相对重要性较高(图 5d).

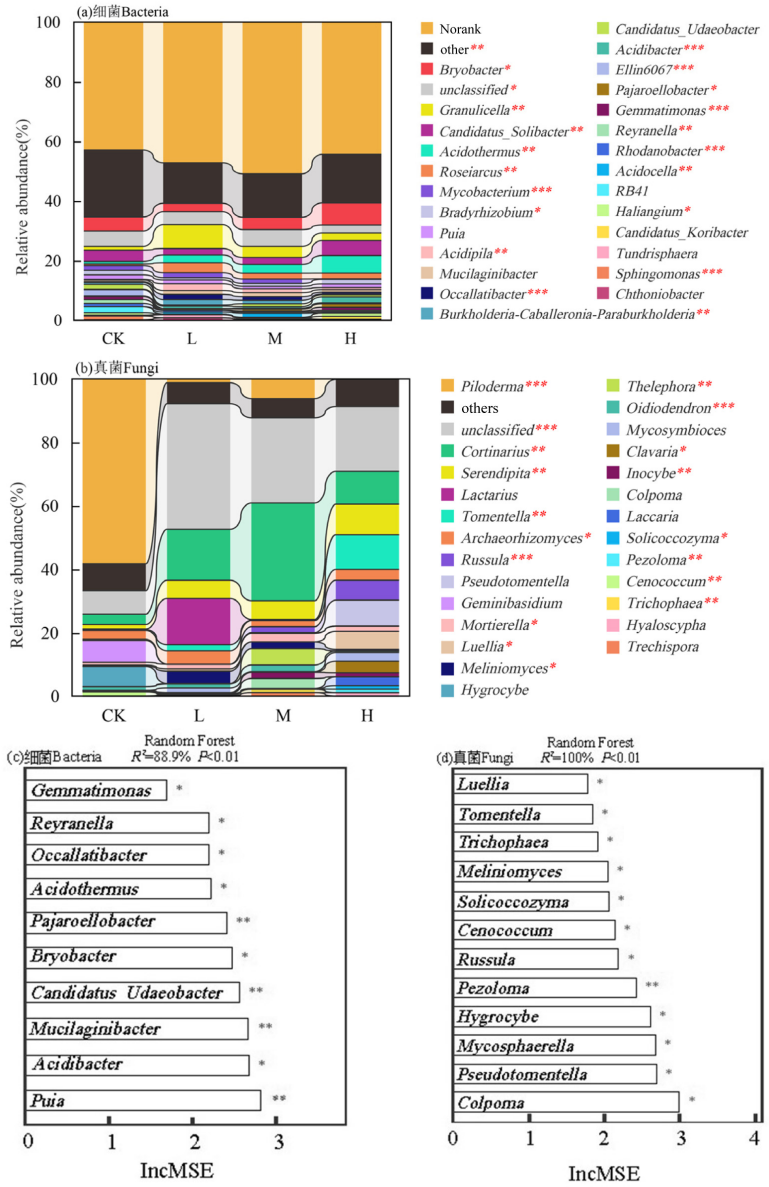


图 5　属水平上的细菌和真菌群落组成(a)(b)及随机森林回归模型下火灾后恢复中期的寒温带森林中的细菌属和真菌属的重要性(c),(d)

Fig.5　Composition of bacterial and fungal communities at the genus level (a, b) and the importance of bacterial and fungal genera in the cold temperate forest restored by mid-term fire (c, d) displayed from random forest regression model

线条代表使用分类算法选出的变量.* 0.01<P≤0.05,** 0.001<P≤0.01

3.5　火灾后恢复中期的土壤微生物群落影响因素的相关分析

Mantel 检验结果发现,土壤细菌群落与 MC、pH、SOC、TN、AP 和 AK 具有显著相关性(P<0.05),土壤真菌群落与 MC、pH、SOC、TN、AN、AP、AK 和 MBC 具有显著相关性(P<0.05),土壤微生物生物量与 SOC、TN、AN 和 AP 具有显著相关性(P<0.05)(图 6).

偏最小二乘结构方程模型(PLS-SEM)评估了火干扰对细菌和真菌多样性、组成及组成的直接和间接影响(图 7).土壤细菌(Fisher's C=36.759,P-value=0.184>0.05) 和真菌 (Fisher's C=31.391,P-value=0.396>0.05)群落的最终模型符合显著性标准.火烧与真菌组成存在较强的直接负面影响,影响系数为-0.97,但与细菌组成并无直接影响.火烧和 MC 使 SOC 的含量显著降低间接影响细菌组成,MBC 与细菌组成之间为直接正向影响关系(影响系数=0.29);SOC 与细菌组成和细菌生物量之间为直接正向影响关系(影响系数=0.77 和 0.86);SOC 与细菌多样性和真菌组成之间为直接负向影响关系(影响系数=-0.98 和-0.68).

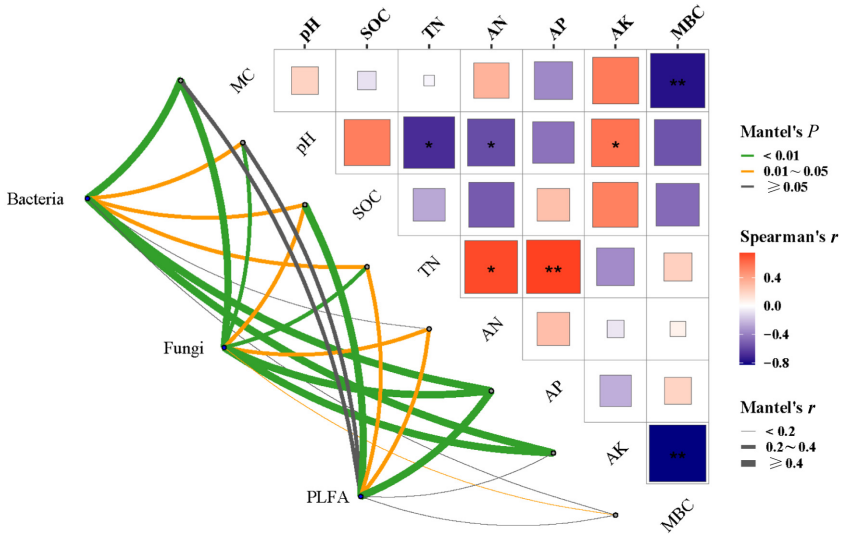


图 6 土壤微生物群落和土壤环境因子之间的 Mantel 检验

Fig.6 Mantel test between soil microbial community and soil environmental factors

黄色表示 P<0.05,绿色表示 P<0.01.显示了环境因子的成对相关性,颜色梯度表示 Spearman 相关系数.边缘宽度代表 Spearman 系数和 Mantel 系数,边缘颜色与统计显著性相关.* 0.01<P≤0.05,** 0.001<P≤0.01

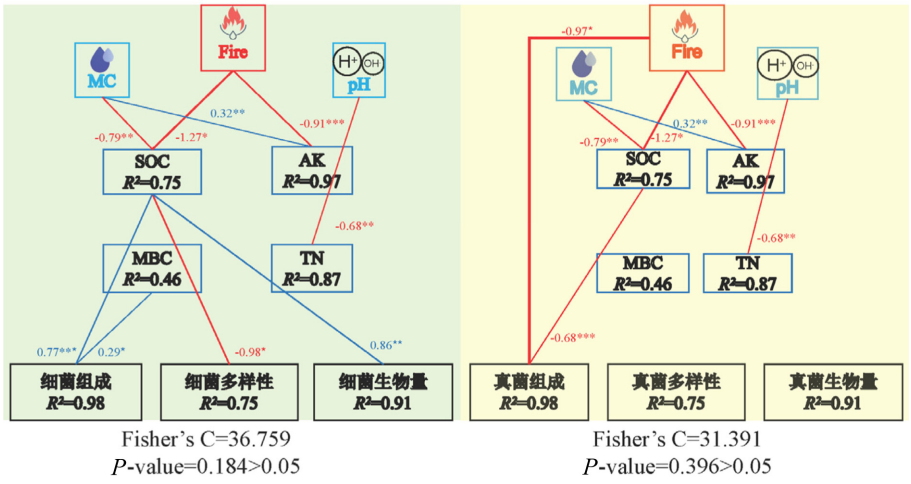


图 7 火灾后恢复中期的细菌和真菌群落与土壤理化性质相互作用的偏最小二乘结构方程模型(PLS−SEM)

Fig.7 Partial least squares structural equation modeling (PLS−SEM) shows the interaction between bacterial and fungal communities and soil physical and chemical properties during the mid stage of fire recovery

蓝色和红色实线分别表示正效应和负效应.实线粗细与标准化系数成正比,解释为效应的相对重要性.在每个箭头处仅记录了显著性(* 0.01<P≤0.05,** 0.001<P≤0.01,*** P≤0.001)估计水平

4 讨论

4.1 火灾后恢复中期的土壤理化性质变化特征

林火干扰主要是通过有机物的燃烧引起土壤理化性质的变化,如土壤含水率、pH 值和土壤养分的改变[32].本研究中土壤含水率显著低于未过火的林地,这与 Glaser 等[33]的研究结果一致,可能是由于寒温带地区生长季较短(仅 3 个月),限制了乔木群落的恢复进程,导致林阴面积减小、林窗面积扩大,地表太阳辐射通量显著增强,增加了地表水分蒸腾.同时,由于生长季短,植被恢复缓慢也限制了凋落物的产生,导致持水力降低[34-35].重度火烧后的火烧林地土壤 pH 值与未过火组相比显著降低,这与前人结果一致[36],这可能是由于重度火烧后土壤水、热、气等微气候条件发生了改变,伴随着光照,加速了表层腐殖质的分解,释放大量的盐基离子(Ca^{2+}、Mg^{2+}、K^{+})易随淋溶作用迁移到地下层,导致土壤胶体表面被 H^{+}占据的比例增加;并且高温燃烧后的枯落叶分解

和根系分泌物提高有机酸(腐殖酸/富里酸)的产量,造成了土壤 pH 值降低[37-38].土壤 AK 含量的显著降低与 Mcintosh 等[39]和 Liu 等[40]的研究相一致,可能是由于森林燃烧剩余物中的无机态碳酸钾,极易溶于水的碳酸钾随雨水的淋溶而流失;此外,火烧恢复期间快速生长的草本植物(如禾本科),需大量钾支持细胞扩张和酶活性,也是土壤中 AK 显著下降的原因[41].重度火烧的土壤 AN 和 TN 含量显著高于未过火的土壤,这与前人结果一致[42-43],这可能是由于林火燃烧将大部分的土壤有机氮转化为无机氮,带负电荷的矿物和有机质会把所产生的铵态氮吸附,导致氮留在了土壤中[44].

4.2　土壤微生物多样性的恢复特征

本研究中火烧林地土壤细菌多样性显著降低,一方面是因为火烧的直接致死作用和高温对细菌细胞结构和功能的破坏作用,导致其多样性的降低[8],而中期年限的恢复过程中细菌尚未完全恢复或永远不会恢复到未火烧之前生态系统的状态[12];另一方面是由于随着恢复时间的增加和土壤细菌群落的恢复,加剧了物种间对养分和资源的竞争,这个阶段某些菌群(例如:稀有细菌类群)因数量优势而展示出更高的抗干扰能力和生存竞争力[45];第三由于火烧恢复过程中土壤养分的相对不均衡也可能加剧了弱势菌群的死亡,从而降低土壤细菌群落的多样性[9].本研究中,重度干扰下的火烧林地土壤细菌的多样性指数恢复到未火烧前水平,与以往的研究结果一致[45],这可能是因为重度火烧烧毁了大量的植物和凋落物,加快了养分的输入并增加了土壤中的养分含量[46],促进了土壤细菌的生长和代谢[47],加速了土壤细菌的恢复进程,

本研究中土壤真菌的多样性显著增加,一方面是因为火烧后残留的有机物质为特定真菌提供了适宜的底物,促进了它们的增殖和多样化[48];此外火烧后环境的改变也可能加剧真菌间竞争格局的变化,更有利于某些适应该条件的真菌生长和发育(如:嗜热真菌类群),这些真菌趁机迅速占据新的生态位[49].

本研究中火烧显著改变了土壤微生物的 Beta 多样性,不同火烧强度的土壤微生物群落组成差异性显著,MC、pH 值、SOC、TN、AP 和 AK 显著影响火烧林地土壤细菌群落,MC、pH、SOC、TN、AN、AP、AK 和 MBC 显著影响火烧林地土壤真菌群落,这与一些研究结果相似[45,50].其中,MC 的变化导致了土壤孔隙度、通气性等物理性质的改变[51],进而影响到土壤中好氧微生物和厌氧微生物的种类和数量.pH 值的变化引起微生物体表面的电荷变化,进而影响微生物对营养物的吸收;同时 MC 和 pH 的变化也导致了养分(TN、SOC 和 AK)等化学性质的改变[23,52-53].

4.3　土壤微生物组成的恢复特征

火烧产生的高温高热使部分土壤微生物被烧死,土壤微生物群落进行重新组装,形成了新的微生物群落结构[8].在本研究中土壤 MBC 和 SOC 分别影响了细菌和真菌的组成,这与前人的结果一致[45,50,54].这是因为土壤细菌在生长和代谢过程中需要碳源作为能量来源,火烧使土壤中 MBC 增加间接为细菌提供了充足的营养底物,使其能够更好地生长、繁殖和维持代谢活动,从而影响细菌组成[55].

本研究发现火烧林地中优势细菌类群无显著性差异,但出现了多个具有显著差异的细菌稀有物种,如:*Acidipila*、*Occallatibacter*、*Acidibacter* 等,黄志豪等[56]研究表明稀有细菌类群也在火烧后出现,这可能是由于稀有细菌类群具有 r−策略的生活史,其生长速度快,在火干扰后对养分的输入反应迅速,能够优先抢占资源中未被利用、利用率低的资源并占据空缺生态位成为先锋群落[57-58];而随着火后植被和土壤的恢复,原环境中的优势物种展现出了对资源利用的优势和竞争优势并抢占生态位,逐渐恢复成为群落中的主导者[59],这也导致稀有物种趋向于占据生态位空间的边缘位置,形成了稀有物种通过利用有限资源的方式来减少或避免与优势物种竞争的分布格局[60].*Acidipila*、*Occallatibacter*、*Acidibacter* 作为酸性土壤中的活跃类群,可加速碳循环并释放小分子养分(如有机酸、可溶性糖),并缓解火烧后土壤碳固存导致的"养分锁闭"效应[61].此外,菌群间通过种间互作放大生态效应(如分泌酸性胞外多糖促进土壤团聚、为其他耐酸菌提供附着位点),形成抗干扰性更强的微生物功能模块,驱动土壤从"酸化干扰态"向"恢复态"过渡[62-64].这些机制提示,耐酸类群可作为火烧后土壤恢复的"生态杠杆"[65].但需结合宏基因组靶向注释、单菌株耐酸表型实验及原位 pH 梯度监测进一步验证其功能贡献.

本研究中土壤真菌类群中的担子菌门转化为子囊菌门,其原因可能与担子菌门是木质素降解的主要贡献者有关[66-67].之后,随着时间推移(约 8~10 年),难分解的木质素逐渐被消耗,而新凋落的叶片、草本植物残体(富含纤维素和半纤维素)开始积累,凋落物的组成发生了变化,子囊菌门因其擅长降解纤维素和半纤维素,逐渐成为分解这个阶段易降解有机物的主力,并得以占据优势.另外,担子菌门常与植物根系共生,火烧造成林木和根系的凋亡,也破坏了菌根共生体,从而降低了担子菌门真菌的相对丰度.*Cortinarius* 和 *Tomentella* 真菌成为火烧林地的优势属可能是因为:该菌属具备适应火烧的特性,如耐高温、火烧后不久会产生大量耐热孢子等[68];嗜热真菌在火烧林地中会作为火烧适应型真菌来替代火烧敏感型真菌,并表现出对于热扰动适应性和充分利用环境资源的能力,迅速的占领火干扰后的开放生态位,成为新的优势种群[69].并且 *Cortinarius* 和 *Tomentella* 是典型的外生菌根真菌,广泛分布于森林土壤中,通过与树木根系共生,不仅能促进宿主植物对水分和养分的吸收,还能增强植物对逆境的抵抗力[70-71].其在火烧林地的恢复过程中有助于树木定植与生长,维持群落结构稳定,对森林生态系统的演替与修复具有重要意义.

4.4 土壤微生物生物量的的恢复特征

土壤微生物的热敏感性和对环境适应性的差异,能够导致火烧林地土壤微生物生物量发生改变[13].随着火烧强度的增加,火烧林地中的 Ba 和 TPLFAs 的含量显著降低,这与 Hebel 等[72]的研究结果一致,这是因为火烧产生的热量破坏了微生物体内代谢过程,使得微生物体内蛋白质和核酸等分子受到氧化性损伤,增加微生物的死亡率[73].真菌的 PLFA 含量变化随火烧强度的增加呈"单峰型"变化,这与前人的结果一致[74].土壤真菌与植物根系紧密相连,特别是与菌根真菌形成共生关系的植物,土壤养分降低导致植物营养失衡,植物的生长可能受限,其根系分泌也会减少会减缓生长和根系活动,进而降低土壤真菌生物量[75].

本研究中,中度火烧干扰下的火烧林地中土壤 Ba 和 TPLFAs 的含量已恢复到未火烧前水平,但 Fu 的含量却显著升高,导致生物量变化的原因可能与微生物类群的生态对策和抗逆性有关.真菌与细菌等类群相比,受火烧影响更严重,恢复速度也更慢,但是抗逆性更强.这是因为真菌主要属于 k 对策微生物类群,生长和周转速度较慢,而细菌主要属于 r 对策微生物类群,其生长和周转速度较快,但抗逆性较差[76-78].中度干扰假说认为在中等程度的干扰下,生物群落会维持较高的物种多样性[79-80].虽然中度干扰假说是在生物群落物种水平上做出的解释,但从我们的实验结果来看,细菌等类群的生物量受中度火烧干扰后所呈现的变化规律也符合中度干扰假说.这是否能够作为中度干扰假说内容和理论的丰富和扩展,仍需进一步的深入研究.

5 结论

5.1 火灾后恢复中期的寒温带森林土壤理化性质仍然具有显著差异.

5.2 火灾后恢复中期过程中出现稀有细菌类群,*Cortinarius* 和 *Tomentella* 成为火烧林地的优势类群.

5.3 中度干扰下的火烧迹地土壤细菌生物量和微生物的总生物量已恢复到未火烧前水平,真菌生物量显著高于未火烧前.

5.4 土壤 SOC 是土壤微生物多样性、组成和生物量的主要影响因素.

参考文献:

[1] Allen, H D. Fire: plant functional types and patch mosaic burning in fire−prone ecosystems [J]. Progress in Physical Geography, 2008,32(4): 421−437.

[2] Xiang X, Shi Y, Yang J, et al. Rapid recovery of soil bacterial communities after wildfire in a Chinese boreal forest [J]. Scientific Reports, 2014,4:3829.

[3] Li F, Bond−Lamberty B, Levis S. Quantifying the role of fire in the Earth system − Part 2: Impact on the net carbon balance of global terrestrial ecosystems for the 20th century [J]. Biogeosciences, 2014, 11(5):1345−1360.

[4] Su W Q, Tang C, Lin J, et al. Recovery patterns of soil bacterial and fungal communities in Chinese boreal forests along a fire chronosequence [J]. Science of the Total Environment, 2022,805: 150372.

[5] Cheng Z, Wu S, Du J, et al. Reduced arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) diversity in light and moderate fire sites in taiga forests, Northeast China [J]. Microorganisms, 2023,11:11071836.

[6] 孔健健,张亨宇,荆 爽.大兴安岭火后演替初期森林土壤磷的动态变化特征 [J]. 生态学杂志, 2017,36(6):1515−1523.
Kong J J, Zhang H Y, Geng S. Dynamic characteristics of forest soil phosphorus in the early succession after fire in Great Xing'an Mountains [J]. Chinese Journal of Ecology, 2017,36(6):1515−1523.

[7] Kyaschenko J, Clemmensen K E, Karltun E, et al. Below‐ground organic matter accumulation along a boreal forest fertility gradient relates to guild interaction within fungal communities [J]. Ecology Letters, 2017,20:1546−1555.

[8] Eduardo Pérez−Valera, Goberna M, Faust K, et al. Fire modifies the phylogenetic structure of soil bacterial co−occurrence networks [J]. Environmental Microbiology, 2017,19:317−327.

[9] Lou H, Cai H, Fu R, et al. Effects of wildfire disturbance on forest soil microbes and colonization of ericoid mycorrhizal fungi in northern China [J]. Environmental Research, 2023,231:116220.

[10] Qiang W, He L, Zhang Y, et al. Aboveground vegetation and soil physicochemical properties jointly drive the shift of soil microbial community during subalpine secondary succession in southwest China [J]. Catena, 2021,202:105251.

[11] Yang M M, Luo X, Cai Y, et al. Effect of fire and post−fire management on soil microbial communities in a lower subtropical forest ecosystem after a mountain fire [J]. Journal of Environmental Management, 2024,351:119885.

[12] Dai Z, Lv X, Ma B, et al. Concurrent and rapid recovery of bacteria and protist communities in Canadian boreal forest ecosystems following wildfire [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2021,163: 108452.

[13] 李伟克,舒立福,王明玉,等.黑龙江大兴安岭林区雷击火与人为火发生规律及变化趋势 [J]. 林业科学, 2024,60(4):136−146.
Li W K, Shu L F, Wang M Y, et al. Occurrence pattern and changing trend of lightning induced fires and human−caused fires in daxing'anling forest region of heilongjiang province [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2024,60(4):136−146.

[14] 王　楠,瓮岳太,杨　光,等.火干扰对兴安落叶松森林土壤微生物群落的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2020,48(5):21−28.
Wang N, Weng Y T, Yang G, et al. Effects of fire disturbanceon soil microbial community of *larix gmelinii* Forest [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2020,48(5):21−28.

[15] 崔福星.火干扰对兴安落叶松林土壤微生物多样性及温室气体排放的影响 [D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2022.
Cui F X. Effects of fire disturbance on soil microbial diversity and greenhouse gas emissions in Xing'an larch forest [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2022.

[16] 郑　琼,崔晓阳,邸雪颖,等.不同林火强度对大兴安岭偃松林土壤微生物功能多样性的影响 [J]. 林业科学, 2012,48(5):95−100.
Zheng Q, Cui X Y, Di X Y, et al. Effects of different forest fire intensities on microbial community functional diversity in forest soil in daxing'anling [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012,48(5):95−100.

[17] 彭　瑶,曹凤艳,曲来叶.兴安落叶松林不同强度火烧迹地土壤微生物群落特性研究 [J]. 植物研究, 2017,37(4):549−555.
Peng Y, Cao F Y, Qu L Y. Effects of fire intensity on the soil microbial community of *larch gmelinii* forests [J]. Bulletin of Botanical Research, 2017,37(4):549−555.

[18] Jiang Y, Yang L, Wu S, et al. Warming changes the composition and diversity of fungal communities in permafrost [J]. Annals of Microbiology, 2023,73(1):1−12.

[19] Ade L J, Hu L, Zi H B, et al. Effect of snowpack on the soil bacteria of alpine meadows in the qinghai−tibetan plateau of China [J]. Catena, 2018,164:13−22.

[20] Min K H, Young J J, Etienne Y, et al. Bacterial community structure and soil properties of a subarctic tundra soil in Council, Alaska [J]. Fems Microbiology Ecology, 2014,89(2):465−475.

[21] Wear E K, Wilbanks E G, Nelson C E, et al. Primer selection impacts specific population abundances but not community dynamics in a monthly time−series 16S rRNA gene amplicon analysis of coastal marine bacterioplankton [J]. Environmental Microbiology, 2018,20: 2709−2726.

[22] Shang W, Wu X D, Zhao L, et al. Seasonal variations in labile soil organic matter fractions in permafrost soils with different vegetation types in the central qinghai−tibet plateau [J]. Catena, 2016,137: 670−678.

[23] Wang B, Huangfu C, Jia X, et al. Mycorrhizal suppression decouples the coordination of plant functional traits that mediate nitrogen acquisition under different soil water contents in a subtropical wetland ecosystem [J]. Applied Soil Ecology, 2022,175:104441.

[24] Sun H, Shao C, Jin Q, et al. Effects of cadmium contamination on bacterial and fungal communities in Panax ginseng−growing soil [J]. BMC Microbiology, 2022,22(1):1−14.

[25] Drenovsky R E, Elliott G N, Graham K J, et al. Comparison of phospholipid fatty acid (PLFA) and total soil fatty acid methyl esters (TSFAME) for characterizing soil microbial communities [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2004,36(11):1793−1800.

[26] Jain D K, Providenti M, Tanner C, et al. Characterization of microbial communities in deep groundwater from granitic rock [J]. Canadian Journal of Microbiology, 1997,43(3):272−283.

[27] Joergensen R G, Potthoff M. Microbial react ion in activity, biomass, and community structure after long term continuous mixing of a grassland soil [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2025,37:1249−1258.

[28] Sakamoto K, Iijima T, Higuchi R. Use of specific phospholipid fatty acids for identifying and quantifying the external hyphae of the arbuscular mycorrhizal fungus gigaspora rosea [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024,36:1827−1834.

[29] 隋　心,张荣涛,杨立宾,等.应用 PLFA 技术分析氮沉降对三江平原小叶章湿地土壤微生物群落结构的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2016,36(12):91−97.
Sui X, Zhang R T, Yang L B, et al. Study on microbial diversity of *deyeuxiaangustifolia* wetland under the simulation nitrogen depositions with the PLFA method in sanjiang plain [J]. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2016,36(12): 91−97.

[30] Shen L, He Y, Hu Q, et al. Vertical distribution of candidatus methylomirabilis and methanoperedens in agricultural soils [J]. Applied Microbiology & Biotechnology, 2024,108(1).

[31] Duan Y, Li Y, Zhao J, et al. Changes in microbial composition during the succession of biological soil crusts in alpine hulun buir sandy land, China [J]. Microbial Ecology, 2024,87(1):43.

[32] Strydom T, Smit I P J, Tol J J V. Short and long−term fire effects on soil C and N in an African savanna [J]. Geoderma Regional, 2024, 37:e00802.

[33] Glaser B, Lehmann J, Zech W. Ameliorating physical and chemical properties of highly weathered soils in the tropics with charcoal ‐ a

review [J]. Biology & Fertility of Soils, 2002,35(4):219−230.

[34] 卢文雄,薛卫星,张瑞丰,等.马尾松林下土壤理化性质对不同林火严重程度的响应 [J]. 生态学报, 2025,45(1):1−12.
Lu W X, Xue W X, Zhang R F, et al. Response of soil physicochemical properties under *masson pine* forests to differentforest fire severities [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025,45(1):1−12.

[35] 韩懂懂,杨 光,邸雪颖,等.兴安落叶松林火烧迹地土壤理化性质驱动因子 [J]. 生态学报, 2023,43(21):8727−8738.
Han D D, Yang G, Di X Y. Drivers of soil physicochemical properties in the burned dahurian larch forest [J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(21):8727−8738.

[36] 孙明学,贾炜玮,吴 瑶.大兴安岭北部地区林火对土壤化学性质的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2009,37(5):33−35.
Sun M X, Jia W W, Wu Y. Effect of forest fire on soil chemical properties in northern daxing'an mountains [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2009,37(5):33−35.

[37] Neary D G, Klopatek C C, Debano L F, et al. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis [J]. Forest Ecology and Management, 1999,122:51−71.

[38] 王 鼎,周 梅,赵鹏武,等.重度火干扰对不同林型落叶松林土壤化学性质的影响 [J]. 北方园艺, 2019,(5):84−89.
Wang D, Zhou M, Zhao P W, et al. Responses of soil chemical properties in *larix gmelinii* forest under different forest types after fire [J]. Northern Horticulture, 2019,(5):84−89.

[39] Mcintosh P D, Laffan M D, Hewitt A E. The role of fire and nutrient loss in the genesis of the forest soils of tasmania and southern New Zealand [J]. Forest Ecology & Management, 2005,220(1−3):185−215.

[40] Liu J, Qiu L, Wang X, et al. Effects of wildfire and topography on soil nutrients in a semiarid restored grassland [J]. Plant & Soil, 2018, 428:123−136.

[41] 陈佳广.植物对钾吸收及利用的研究进展 [J]. 农业科技与装备, 2015,(1):5−6.
Chen J G. Research on the absorption and utilization of plants to kalium [J]. Agricultural Science & Technology and Equipment, 2015, (1):5−6.

[42] Covington W W, Sackett S S. Soil mineral nitrogen changes following prescribed burning in ponderosa pine [J]. Forest Ecology & Management, 1992,54(1):175−191.

[43] Liu K, Shu L, He C. Effects of prescribed fire on meadow soil chemical properties in nanwenghe nature reserve [J]. Sustainability, 2022,14,9984.

[44] Scharenbroch B C, Nix B, Jacobs K A, et al. Two decades of low−severity prescribed fire increases soil nutrient availability in a Midwestern, USA oak (*Quercus*) forest [J]. Geoderma, 2012,183−184: 80−91.

[45] 兰 越,王云琦,王玉杰,等.林火对重庆缙云山典型林分土壤细菌群落及酶活性的短期影响 [J]. 中国水土保持科学, 2023,21(3):60−68.
Lan Y, Wang Y Q, Wang T J, et al. Short−term effects of forest fire on the soil bacterial community−enzyme activity in typical forest stands in Jinyun Mountain, Chongqing [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2023,21(3):60−68.

[46] Vild O, Kalwij J M, Hédl R, et al. Effects of simulated historical tree litter raking on the understorey vegetation in a central European forest [J]. Applied Vegetation Science, 2015,18(4):569−578.

[47] Mattias E, Anna−Maria E. Competitive outcomes between wood−decaying fungi are altered in burnt wood [J]. Fems Microbiology Ecology, 2016,(6):fiw068.

[48] Chungu D, Ng'Andwe P, Mubanga H, et al. Fire alters the availability of soil nutrients and accelerates growth of *eucalyptus grandis* in Zambia [J]. Journal of forestry research, 2020,31:1637−1645.

[49] 杨 寅,邱钰明,王中斌,等.重度火烧迹地兴安落叶松(*Larix gmelinii*)根际土壤真菌群落研究 [J]. 生态学报, 2021,41(23):9399−9409.
Yang Y, Qiu Y M, Wang Z B, et al. The fungal community characteristics of rhizosphere soil of *larix gmelini* in different growth status after severe fire [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021,41(23):9399−9409.

[50] 牛晓燕,刘志强,赵晶晶,等.大兴安岭森林火烧后不同演替阶段土壤细菌多样性动态 [J]. 微生物学通报, 2017,44(8):1825−1833.
Niu X Y, Liu Z Q, Zhao J J, et al. Impact of forest succession on soil microbial diversity after fire in greater khingan mountains [J]. Microbiology China, 2017,44(8):1825−1833.

[51] 刘效东,乔玉娜,周国逸.土壤有机质对土壤水分保持及其有效性的控制作用 [J]. 植物生态学报, 2011,35(12):1209−1218.
Liu X D, Qiao Y N, Zhou G Y. Controlling action of soil organic matter on soil moisture retention and its availability [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011,35(12):1209−1218.

[52] Cui Y, Wang X, Zhang X, et al. Soil moisture mediates microbial carbon and phosphorus metabolism during vegetation succession in a semiarid region [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020,147:107814.

[53] Chen L, Liu L, Qin S, et al. Regulation of priming effect by soil organic matter stability over a broad geographic scale [J]. Nature Communications, 2019,10(1):1−10.

[54] Jiao S, Liu Z, Lin Y, et al. Bacterial communities in oil contaminated soils: Biogeography and co−occurrence patterns [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2016,98:64−73.

[55] Dijkstra F A, Zhu B, Cheng W. Root effects on soil organic carbon: a double−edged sword [J]. The New phytologist, 2021,230(1):60−65.

[56] 黄智豪,高玉婷,李政强,等.反复计划火烧对滇西北云南松林土壤细菌群落的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2022,50(10):90−95,112.
Huang Z H, Gao Y T, Li Z Q, et al. Effects of repeated prescribed burning on soil bacterial community of pinus *yunnanensis* forest in northwest Yunnan [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2022,50(10):90−95,112.

[57] Ling N, Wang T T, Kuzyakov Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions [J]. Nature communications, 2022,13:836.

[58] Read D S, Gweon H S, Bowes M J, et al. Catchment−scale biogeography of riverine bacterioplankton [J]. Isme Journal, 2015, 9(2):516−526.

[59] Debray R, Herbert R A, Jaffe A L, et al. Priority effects in microbiome assembly [J]. Nature Reviews Microbiology, 2021,20:122.

[60] Mi X C, Sun Z H, Song Y F, et al. Rare tree species have narrow environmental but not functional niches [J]. Functional Ecology, 2021,35:511−520.

[61] 王光华,刘俊杰,于镇华,等.土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展 [J]. 生物技术通报, 2016,32(2):14−20.

Wang G H, Liu J J, Yu Q H, et al. Research progress of *acidobacteri*a ecology in soils [J]. Biotechnology Bulletin, 2016,32(2):14−20.

[62] 张月明,乔建军.嗜酸菌耐酸 pH 平衡机制及潜在应用 [J]. 中国生物工程杂志, 2017,37(12):103−110.
Zhang M Y, Qiao J J. Mechanism of acid tolerance in acidophiles with pH homeostasis and its potential applications [J]. China Biotechnology, 2017,37(12):103−110.

[63] 李　庆.嗜酸微生物的研究及其应用进展 [J]. 吉林农业, 2011,(4):66.
Li Q. Research and application progress of acidophilic microorganisms [J]. Jilin Agricultural, 2011,(4):66.

[64] 张洪勋,郝春博,白志辉.嗜酸菌研究进展 [J]. 微生物学杂志, 2006,(2):68−72.
Zhang H X, Hao C B, Bai Z H. Advance in acidophile [J]. Journal of Microbiology, 2006,(2):68−72.

[65] 崔丽娟,王汝苗,徐　驰,等.退化湿地近自然恢复的“生态杠杆”理论 [J/OL]. 中国科学:生命科学, 1−10[2025−04−20].doi:10.1360/SSV-2024-0295.
Cui Y J, Wang R M, Xu C, et al. The “Leverage points” theory in nature−based wetland restoration (in Chinese) [J/OL]. Science in China (Series C),1−10[2025−04−20].doi:10.1360/SSV-2024-0295.

[66] Lienhard P, Terrat S, Prévost−Bouré N C, et al. Pyrosequencing evidences the impact of cropping on soil bacterial and fungal diversity in laos tropical grassland [J]. Agronomy for Sustainable Development, 2014,34:525−533.

[67] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, et al. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests [J]. Forest Ecology and Management, 2004,196(1):159−171.

[68] 孟兆云,李　敏,杨勋爵,等.寒温带地区典型森林类型中外生菌根真菌多样性和群落组成及其影响因素 [J]. 生态学报, 2023,43(1):38−47.
Meng Z Y, Li M, Yang X J, et al. Diversity,community composition and inuencing factors of ectomycorhizal fungi in typical forest types in cold temperate regions [J].Acta Ecologica Sinica, 2023,43(1):38−47.

[69] 俞嘉瑞,袁海生.外生菌根真菌的共生互作和宿主选择机制研究进展 [J]. 菌物学报, 2023,42(1):86−100.
Yu J R, Yuan H S. Research progress on symbiotic interaction and host selection mechanisms of ectomycorrhizal fungi [J]. Mycosystema, 2023,42(1):86−100.

[70] Semenova T A, Hansesn P, Platt W J, et al. Recurrent fires do not affect the abundance of soil fungi in a frequently burned pine savanna [J]. Fungal Ecology, 2019,42:100852.

[71] Glassman S I, Levine C R, Dirocco A M, et al. Ectomycorrhizal fungal spore bank recovery after a severe forest fire: some like it hot [J]. Isme Journal, 2016,10:1228−1239.

[72] Hebel C L, Smith J E, Cromack K. Invasive plant species and soil microbial response to wildfire burn severity in the cascade range of oregon [J]. Applied Soil Ecology, 2009,42(2):150−159.

[73] Abreu C I, Friedman J, Woltz V L A, et al. Mortality causes universal changes in microbial community composition [J]. Nature Communications, 2019,10(1):2120.

[74] Sun H, Shao C, Jin Q, et al. Effects of cadmium contamination on bacterial and fungal communities in panax ginseng−growing soil [J]. BMC Microbiology, 2022,22(1):1−14.

[75] 张　静,王　平,杨明新,等.植物−土壤反馈与草地群落演替:菌根真菌和土壤病原菌的调控作用 [J]. 生态学报, 2021,41(24):9878−9885.
Zhang J, Wang P, Yang M X, et al. Plant−soil fedbacks and succesion damics of plant commumity in grassland: The rles of mvcorrhizal fumgiand soil pathogens [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021,41(24):9878−9885.

[76] Chen X, Wang Y J, Shen Y T, et al. Soil prokaryotic characterization in response to natural moisture gradient in the temperate grassland ecosystems [J]. Journal of Plant Ecology, 2023,16:rtad040.

[77] Fierer N, Bradford M A, Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria [J]. Ecology, 2007,88(6):1354−1364.

[78] Newcombe G, Campbell J, Griffith D, et al. Revisiting the life cycle of dung fungi, Including Sordaria fimicola [J]. PLoS ONE, 2016,11(2):e0147425.

[79] Ott A, Spencer−Phillips P T N, Willey N, et al. Topology: A novel method to describe branching patterns in peronospora viciae colonies [J]. Mycological Research, 2003,107(10):1123−1131.

[80] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs [J]. Science, 1978,199:1302−1310.

作者简介：程智超(2000−),男,黑龙江哈尔滨人,研究实习员,硕士,研究方向为微生物生态学.发表论文 6 篇.chengzc928@163.com.