

石灰土演替过程中颗粒态有机质和矿物结合态有机质的微生物群落特征

胥娇, 李强*

中国地质科学院岩溶地质研究所 自然资源部岩溶生态系统与石漠化治理重点实验室 自然资源部/广西岩溶动力学重点实验室, 广西 桂林 541004

胥娇, 李强. 石灰土演替过程中颗粒态有机质和矿物结合态有机质的微生物群落特征[J]. 微生物学报, 2023, 63(6): 2153-2172.

XU Jiao, LI Qiang. Characteristics of soil microbial communities in particulate organic matter and mineral-associated organic matter along calcareous succession process[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(6): 2153-2172.

摘要: 碳酸盐岩经风化作用并在地形、植被、气候、时间及生物等因素的影响下逐渐演替出黑色石灰土、棕色石灰土、黄色石灰土和红色石灰土。【目的】研究不同演替阶段石灰土颗粒态有机质(particulate organic matter, POM)和矿物结合态有机质(mineral-associated organic matter, MAOM)的微生物群落特征, 为岩溶土壤有机质稳定机制研究提供理论依据。【方法】以广西弄岗国家级自然保护区的黑色石灰土、棕色石灰土、黄色石灰土和红色石灰土为研究对象, 运用湿筛法将土壤有机质(soil organic matter, SOM)分为 POM 和 MAOM, 分析其理化性质以及微生物群落特征。

【结果】石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的有机碳、总氮、交换性钙含量均呈下降趋势, 且 MAOM 的 C/N 均大于 POM, POM 的 C/P 均大于 MAOM。细菌 α 多样性在黑色石灰土 POM 和 MAOM 中最高, 且四类石灰土 MAOM 的真菌多样性比 POM 要高。*Acidobacteria*、*Proteobacteria*、*Ascomycota* 均为石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的优势菌门。总磷是影响石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 细菌群落变化的关键因子, 溶解性有机碳和土壤有机碳分别是影响石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 真菌群落变化的关键因子。POM 和 MAOM 中黑色石灰土的微生物可能发生了生态位分化, 随着石灰土演替细菌与真菌更倾向于协作关系。【结论】岩溶土壤演替过程中 POM 和 MAOM 的营养及微生物多样性降低, POM 可能是微生物养分的主要来源, MAOM 更有利于碳的长期稳定积累。本研究可为岩溶土壤演替过程中微生物在有机质形成过程中的作用提供理论依据。

关键词: 岩溶; 石灰土演替; 颗粒有机质; 矿物结合有机质; 微生物群落

资助项目: 国家自然科学基金(42172341); 广西科技基地和人才专项(桂科 AD20297091)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42172341) and the Key Research and Development Program of Guangxi (GuiKeAD20297091).

*Corresponding author. Tel: +86-773-7796692, E-mail: glqiangli@163.com

Received: 2023-04-29; Accepted: 2023-05-29

Characteristics of soil microbial communities in particulate organic matter and mineral-associated organic matter along calcareous succession process

XU Jiao, LI Qiang*

Key Laboratory of Karst Ecosystem and Treatment of Rocky Desertification, Ministry of Natural Resources, Key Laboratory of Karst Dynamics, Ministry of Natural Resources & Guangxi, Institute of Karst Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Guilin 541004, Guangxi, China

Abstract: After undergoing weathering and being influenced by topography, vegetation, climate, time and biology, the carbonate rocks gradually evolved into black calcareous soil, brown calcareous soil, yellow calcareous soil and red calcareous soil. **[Objective]** This study aims to investigate the microbial community characteristics of particulate organic matter (POM) and mineral-associated organic matter (MAOM) in calcareous soil at different succession stages, providing a theoretical basis for the study of organic matter stability mechanism in karst soil. **[Methods]** Black calcareous soil, brown calcareous soil, yellow calcareous soil, and red calcareous soil from the Nonggang Nature Reserve in Guangxi were chosen as the research objects, and soil organic matter (SOM) was divided into POM and MAOM by using wet screening method. The soil physicochemical properties and soil microbial community characteristics were analyzed. **[Results]** During the succession process of calcareous soil, the soil organic carbon, total nitrogen, and exchangeable calcium contents of POM and MAOM showed a decreasing trend, and the C/N of MAOM was greater than that of POM, whereas the C/P of POM was greater than that of MAOM. The bacterial diversity was higher in black calcareous soil of POM and MAOM, and the diversity of bacteria and fungi in the four type calcareous soil of MAOM was higher than that in POM. *Acidobacteria*, *Proteobacteria*, and *Ascomycota* were the dominant phyla in POM and MAOM along the succession process of calcareous soil. Total phosphorus was a key factor affecting the changes of bacterial communities in POM and MAOM during calcareous soil succession, while dissolved organic carbon and soil organic carbon were key factors affecting the changes of fungal communities in POM and MAOM during calcareous soil succession, respectively. The microorganisms from black calcareous soil in POM and MAOM may have undergone ecological niche differentiation, and bacteria and fungi tend to cooperate more closely along calcareous soil succession. **[Conclusion]** During the succession process of calcareous soil, the nutrients and microbial diversity of POM and MAOM decrease. POM may be the main source for microbial nutrients, and MAOM is more conducive to be the long-term stable accumulation of carbon. This study can provide a theoretical basis for the role of microorganisms in the formation of organic matter during the succession process of karst soil.

Keywords: karst; calcareous soil succession; particle organic matter; mineral-associated organic matter; microbial community

我国岩溶面积分布广泛, 约占国土面积的1/3以上^[1], 并集中连片分布在以广西为中心的热带-亚热带季风气候区^[2]。母质碳酸盐岩经风化作用并在地形、植被、气候、时间及生物等因素的影响下逐渐演替出黑色石灰土、棕色石灰土、黄色石灰土和红色石灰土4种具代表性的土壤类型^[3]。黑色石灰土为初育土, 处于脱钙和风化的初期, 土壤黏粒矿物主要由伊利石、蛭石、蒙脱石等组成, 土壤中常含有较多的游离碳酸盐; 黑色石灰土经长期淋溶形成棕色石灰土, 土壤黏粒矿物主要由蛭石、高岭石、伊利石组成, 土壤中含有较少的游离碳酸盐; 棕色石灰土经淋溶形成黄色石灰土, 土壤黏粒矿物主要由蛭石、伊利石组成; 土体进一步受到淋溶, 伴随一定程度的脱硅富铝化作用逐渐演化为红色石灰土, 其黏粒矿物主要由高岭石、伊利石、蛭石组成^[4-5]。以上不同演替阶段石灰土风化脱钙程度、物质组成和土壤结构均存在差异, 而土壤环境决定着参与土壤有机质(soil organic matter, SOM)形成、积累的微生物群落和功能^[6], 因而土壤微生物群落及其生态功能也随石灰土演替改变。朱美娜等^[7]研究表明细菌群落与石灰土类型密切相关, Xue等^[8]发现变形菌门的GR-WP33-30是影响棕色石灰土有机质含量的关键种群, 严嘉慧等^[9]研究发现具有潜在土壤碳循环功能的菌株较多地出现在石灰土演替初期。可见许多研究都讨论了石灰土演替与微生物间的相互关系和动态变化过程, 但他们的研究都是基于全土的研究结果, 并未涉及不同粒径有机质来源与微生物群落的关系。

SOM十分复杂, 根据其密度或粒径大小可将其分成颗粒态有机质(particulate organic matter, POM, 53–2 000 μm)与矿物结合态有机质(mineral-associated organic matter, MAOM, <53 μm), 它们具有不同的性质和周转速率, 在形成、持久性和功能上都有根本的不同^[10-11]。POM富集植物

来源的新鲜有机质, 微生物利用性较高^[12], 而MAOM因植物源有机质基本分解, 主要来源于微生物残体和代谢产物, 微生物利用性较低^[13]。目前关于POM和MAOM的研究较为缺乏, 所以本研究通过分析土壤理化性质并对土壤微生物进行高通量测序, 深入了解石灰土演替对POM和MAOM理化性质和微生物群落结构的影响, 在前人研究基础上进一步了解和完善石灰土发育过程微生物群落的变化特征, 以期了解土壤微生物在岩溶地区成土过程中的关键作用提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

广西弄岗国家级自然保护区(106°42'28"–107°04'54"E, 22°13'56"–22°39'09"N)位于桂西南龙州县城北面, 地跨龙州、宁明两县, 占地100.775 km^2 , 保存有完整的热带季雨林, 是世界上14个重要的陆生生物多样性区域之一。该区属北热带季风气候区, 一月份平均温度为13.8 $^{\circ}\text{C}$, 七月份平均温度为28.1 $^{\circ}\text{C}$, 全年平均温度在20.8–22.4 $^{\circ}\text{C}$ 之间, 年平均降水量在1 150–1 550 mm之间, 最高达2 043 mm, 最少890 mm, 其中75%的降水量集中在5–9月^[14]。在保护区内, 有蚬木、肥牛树、五桠果叶木姜子、海南风吹楠等多种保存完好的原始植物类型。区域内母岩是以泥盆系、石炭系和二叠系为主的碳酸岩, 且在气候、地形、地貌、母岩等因素的影响下, 逐渐演替出黑色石灰土、棕色石灰土、黄色石灰土和红色石灰土等石灰土类型。

1.2 样品采集与实验设计

2021年10月在广西弄岗国家级自然保护区采集土壤样品, 并分别用BKC、BWC、YWC和RDC表示黑色石灰土、棕色石灰土、黄色石灰土和红色石灰土。选取典型的黑色石灰土(pH

值 7.00, 土壤含水率 54.19%)、棕色石灰土(pH 值 7.41, 土壤含水率 29.70%)、黄色石灰土(pH 值 7.17, 土壤含水率 21.52%)和红色石灰土(pH 值 7.77, 土壤含水率 18.33%)区域为研究样地, 样地内沿“S”形建立 3 个 10 m×10 m 样方, 在每个样方采集 3 个直径为 5 cm、深度为 20 cm 的土芯并混合均匀。共采集了 12 个土壤样品, 在清除植物、砾石和其他侵入物后将土壤样品装在无菌聚乙烯袋中, 并立即运回实验室。

在实验室里, 一部分新鲜土壤用于土壤水分和 pH 测量, 避免平行样存在较大异质性。参考 Davinic 等^[15]运用湿筛法将土壤样品分为 POM (53–2 000 μm)与 MAOM (<53 μm), 因为后期需要提取 DNA 并测定微生物群落, 所以本试验在无菌室中进行, 使用的仪器、器皿、蒸馏水均需灭菌消毒处理。称取 100 g 土样置于土壤团粒结构分析仪中, 然后放入盛有适量经灭菌处理蒸馏水的桶中(在放入土壤样品时需保证套筛处于最低点时水面高度不超过套筛最上方), 浸泡 10 min, 在浸泡过程中用镊子或夹子将土块轻轻掰开。设定频率为 2 min 上下 50 次, 振幅大约为 3 cm, 使土壤依次通过 2 mm、0.053 mm 筛网, 筛分结束后留在 0.053 mm 筛上的样品即为 0.053–2 mm 的 POM。取残留于桶中的悬浊液于离心管中, 在 4 000 r/min 转速下离心 10 min, 弃去上清液, 得到<0.053 mm 的 MAOM。分别将 POM 和 MAOM 分为 2 份, 一份置于–80 °C冰箱保存用于 16S rRNA 基因和 ITS 基因测序, 另一份自然风干后研磨通过 10 目或 100 目筛用于土壤基本理化性质的分析。

1.3 土壤理化性质测定

土壤理化性状具体分析参照《土壤农业化学分析方法》^[16]。土壤含水率采用重量分析法测定。pH 采用电位法测定(土:水=1:5, 质量体积比)。土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)

含量测定采用重铬酸钾容量法–稀释热法。总氮(total nitrogen, TN)含量测定采用凯氏定氮法。全磷(total phosphorus, TP)的测定采用酸溶液–钼锑抗比色法。溶解有机碳(dissolved organic carbon, DOC)经高纯度去离子水提取, 上清液经 0.45 μm 膜过滤, 用总有机碳分析仪(TOC-VCPH, SHIMADZU)测定。交换性钙(exchangeable calcium, E-Ca)、交换性镁(exchangeable magnesium, E-Mg)和速效钾(available potassium, AK)采用氯化钡交换-原子吸收分光光度法测定。

1.4 生物信息分析

土壤样品由广东美格基因科技有限公司使用 Illumina Novaseq 高通量测序平台对 16S rRNA 和 ITS 基因进行测序。使用引物 515F (5'-GTGC CAGCMGCCGCGGTAA-3')和 907R (5'-CCGTC AATTCMTTTRAGTTT-3')用于对细菌 16S rRNA 基因的 V4–V5 变量区进行扩增, 使用引物 ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和 ITS2R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')用于对真菌 ITS 基因的 ITS1-2 变量区进行扩增。首先拆分样本序列并截去 Barcode 序列; 使用 FLASH V1.2.11 软件对原始序列进行拼接; 然后对测序得到的序列进行质控, 以去除嵌合体 and 短序列; 将相似水平大于 97%归为一个可分类操作单元(operational taxonomic units, OTU), 基于 OTU 聚类分析结果, 将代表性 OTU 序列与 16S rRNA 数据库(Silva V132)和 ITS 数据库(Unite V8.0)分别进行比对, 得到细菌和真菌 OTU 分类学信息并进行分析; 最后用 QIIME V1.9.1 软件对 OTU 进行 α 多样性和 β 多样性分析。

采用 Microsoft Excel 2019 和 SPSS 26.0 版软件对土壤理化性质参数和微生物多样性指数进行统计分析。差异显著性采用单因素方差分析, 在 0.05 水平的最小显著性差异(least significant difference, LSD)下进行多重比较检

验。使用 Origin V8.5 软件在门水平绘制细菌和真菌群落分布图。利用 R Studio V4.1 绘制了主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA) 图以及土壤理化因子与优势 OTUs 的相关性热图和相关性网络图。利用 Canoco V5.0 软件对优势 OTUs 和土壤理化性质参数进行冗余分析(redundancy analysis, RDA), 并使用 Mantel test 评估土壤理化因子和微生物之间的相关性。利用 Gephi 0.9.2 绘制了土壤微生物的共现网络图。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 理化性

质有一定的差异性(表 1)。在 POM 和 MAOM 中, BKC 的 SOC、TN、TP、DOC、AK、E-Ca 和 E-Mg 含量显著高于其他演替阶段土壤($P<0.05$), 且 SOC、TN 和 E-Ca 含量均表现为: 黑色石灰土>棕色石灰土>黄色石灰土>红色石灰土(BKC>BWC>YWC>RDC)。在石灰土演替过程中, MAOM 的 C/N 均大于 POM ($P<0.05$), POM 的 C/P 均大于 MAOM。此外, 对比 POM 和 MAOM 可知, BKC 中 MAOM 的 SOC、TP、DOC、AK 含量显著大于 POM ($P<0.05$), BKC、BWC、YWC 中 MAOM 的 SOC、TP、DOC 含量高于 POM, BKC、BWC、RDC 中 POM 的 TN 含量高于 MAOM。

表 1 石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的理化性质

Table 1 Physical and chemical properties of POM and MAOM along calcareous soil succession

POM/ MAOM	Factors	Calcareous soil succession process			
		BKC	BWC	YWC	RDC
POM	SOC (g/kg)	79.74±3.97Ba	68.08±0.82Bb	22.39±1.34Cc	15.26±0.59Cd
	TN (g/kg)	14.80±0.82Aa	6.36±0.08Cb	1.99±0.22Ec	1.32±0.15Ec
	TP (g/kg)	1.53±0.11Ba	0.81±0.06Cb	0.92±0.02Cb	0.35±0.05Dc
	DOC (g/kg)	2.45±0.20Ba	2.11±0.06Ba	0.63±0.08Cc	1.07±0.08Cb
	AK (mg/kg)	70.85±1.88Ba	24.68±1.04Cdb	10.28±0.67Ec	27.26±1.40Cb
	E-Ca (cmol/kg)	30.00±2.18Aa	27.06±2.71Aa	13.83±0.60Bb	8.79±1.83BCb
	E-Mg (cmol/kg)	5.10±0.39Aa	3.88±0.03Bb	0.19±0.02Cc	0.23±0.00Cc
	C/N	5.39±0.1Cb	10.7±0.1Ba	11.34±0.5ABa	11.97±1.87ABa
	C/P	53.14±6.67Bb	84.89±4.95Aa	24.41±1.01Cc	45.35±8.27Bb
MAOM	SOC (g/kg)	92.94±9.04Aa	72.37±3.56Bb	23.99±0.77Cc	13.17±0.58Cc
	TN (g/kg)	13.78±0.36Ba	6.18±0.18Cb	2.09±0.02Dc	0.96±0.02Ed
	TP (g/kg)	1.87±0.15Aa	0.88±0.06Cb	1.01±0.03Cb	0.31±0.41Dc
	DOC (g/kg)	3.00±0.25Aa	2.22±0.27Bb	1.03±0.17Cc	1.02±0.10Cc
	AK (mg/kg)	77.01±0.34Aa	21.16±0.86Db	14.87±1.65Ec	22.56±0.87CDb
	E-Ca (cmol/kg)	32.61±0.44Aa	11.09±0.29BCb	10.66±0.63BCb	5.69±0.77Cc
	E-Mg (cmol/kg)	5.60±0.05Aa	3.62±0.10Bb	0.34±0.03Cc	0.20±0.03Cc
	C/N	6.75±0.62Cc	11.70±0.35ABb	11.48±0.34Bb	13.76±0.51Aa
	C/P	51.00±8.85Bb	82.88±3.92Aa	23.72±1.28Cc	44.02±3.59Bb

The different uppercase letters (A, B, C, D, and E) per line indicate a significant difference in POM and MAOM ($P<0.05$), while the different lowercase letters (a, b, c, and d) on each line indicate a significant difference in different stages of calcareous soil succession ($P<0.05$). BKC: Black calcareous soil; BWC: Brown calcareous soil; YWC: Yellow calcareous soil; RDC: Red calcareous soil; SOC: Soil organic carbon; DOC: Dissolved organic carbon; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; AK: Available potassium; E-Ca: Exchangeable calcium; E-Mg: Exchangeable magnesium.

2.2 土壤微生物群落 α 多样性

不同演替阶段石灰土 POM 和 MAOM 细菌 α 多样性有所差异(表 2)。BKC 的 POM 和 MAOM 细菌 Chao1 和 Shannon 指数显著高于其他 3 个演替阶段($P<0.05$), Simpson 指数也高于其他 3 个演替阶段($P>0.05$), 且细菌 Chao1 指数随石灰土演替呈下降趋势。不同演替阶段石灰土 POM 和 MAOM 真菌 α 多样性有所差异(表 2)。YWC 的 POM 和 MAOM 真菌 Shannon 和 Simpson 指数均高于其他 3 个演替阶段($P>0.05$)。此外, 结果显示四类石灰土 POM 和 MAOM 的细菌 Chao1 指数、Shannon 指数和 Simpson 指数均高于真菌。对比 POM 和 MAOM 可知, 除 BWC 外, 其余石灰土 POM 细菌 α 多样性指数均高于 MAOM, MAOM 真菌 α 多样性指数高于 POM ($P>0.05$)。

2.3 土壤微生物群落组成与结构

在门水平上, 石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 细菌群落相对丰度大于 1% 的优势菌群

分别有 12 个和 14 个(图 1A、1B), 其中 MAOM 比 POM 多的两个优势细菌门是 *Armatimonadetes* 和 *Dependentiae*, POM 和 MAOM 中相对丰度最高的均为 *Acidobacteria* 和 *Proteobacteria*。石灰土演替过程中 *Acidobacteria* 在 MAOM 的相对丰度均高于 POM, 且其在 MAOM 中 BWC 的相对丰度显著高于其他石灰土类型($P<0.05$); 在 POM 和 MAOM 中, *Proteobacteria* 在 RDC 的相对丰度显著高于其他石灰土类型($P<0.05$) (图 1E)。

基于 ITS 基因测序结果, 石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 真菌群落在门水平上相对丰度大于 0.1% 的优势菌群有 4 个(图 1C、1D), 其中 *Ascomycota* 和 *Zygomycota* 的相对丰度最高。石灰土演替过程中 *Ascomycota* 在 POM 的相对丰度均高于 MAOM, 且在 BWC 的 POM 和 MAOM 中相对丰度显著高于其他石灰土类型($P<0.05$)。在 POM 和 MAOM 中, *Zygomycota* 在 RDC 的相对丰度显著高于其他石灰土类型($P<0.05$) (图 1E)。

表 2 石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的微生物 α 多样性

Table 2 Alpha diversity of microbial of POM and MAOM along calcareous soil succession

Microbial	Soil-aggregates frameworks		BKC	BWC	YWC	RDC
Bacteria	POM	Chao1	5704.91±300.40Aa	3677.54±468.38Bb	3905.05±111.66Bb	3604.13±66.46Bb
		Shannon	9.98±0.01Aa	7.39±1.56Ba	7.93±0.05ABa	8.23±0.39ABa
		Simpson	1.00±0.00Aa	0.87±0.12Aa	0.96±0.01Aa	0.98±0.01Aa
	MAOM	Chao1	5631.84±229.70Aa	4204.15±104.34Bb	3735.31±175.67Bb	3493.50±348.94Bb
		Shannon	9.47±0.22Ba	8.82±0.05ABab	7.47±0.11Bc	8.17±0.72ABbc
		Simpson	0.99±0.00Aa	0.99±0.00Aa	0.95±0.00Ab	0.97±0.02Aab
Fungi	POM	Chao1	1134.54±118.11Aa	867.78±68.89Ba	1065.41±57.12ABa	979.44±70.80ABa
		Shannon	5.51±0.22Aa	5.70±0.41Aa	6.00±0.08Aa	5.32±0.53Aa
		Simpson	0.90±0.02Aa	0.94±0.03Aa	0.96±0.01Aa	0.92±0.03Aa
	MAOM	Chao1	1101.79±73.95Aab	1164.12±8.77Aa	934.79±56.02ABb	1012.73±56.53ABab
		Shannon	6.19±0.42Aa	6.33±0.11Aa	6.38±0.21Aa	5.35±0.54Aa
		Simpson	0.94±0.02Aa	0.96±0.00Aa	0.97±0.01Aa	0.91±0.04Aa

The different uppercase letters (A, B, C, D, and E) per line indicate a significant difference in POM and MAOM ($P<0.05$), while the different lowercase letters (a, b, c, and d) on each line indicate a significant difference in different stages of calcareous soil succession ($P<0.05$). BKC: Black calcareous soil; BWC: Brown calcareous soil; YWC: Yellow calcareous soil; RDC: Red calcareous soil.

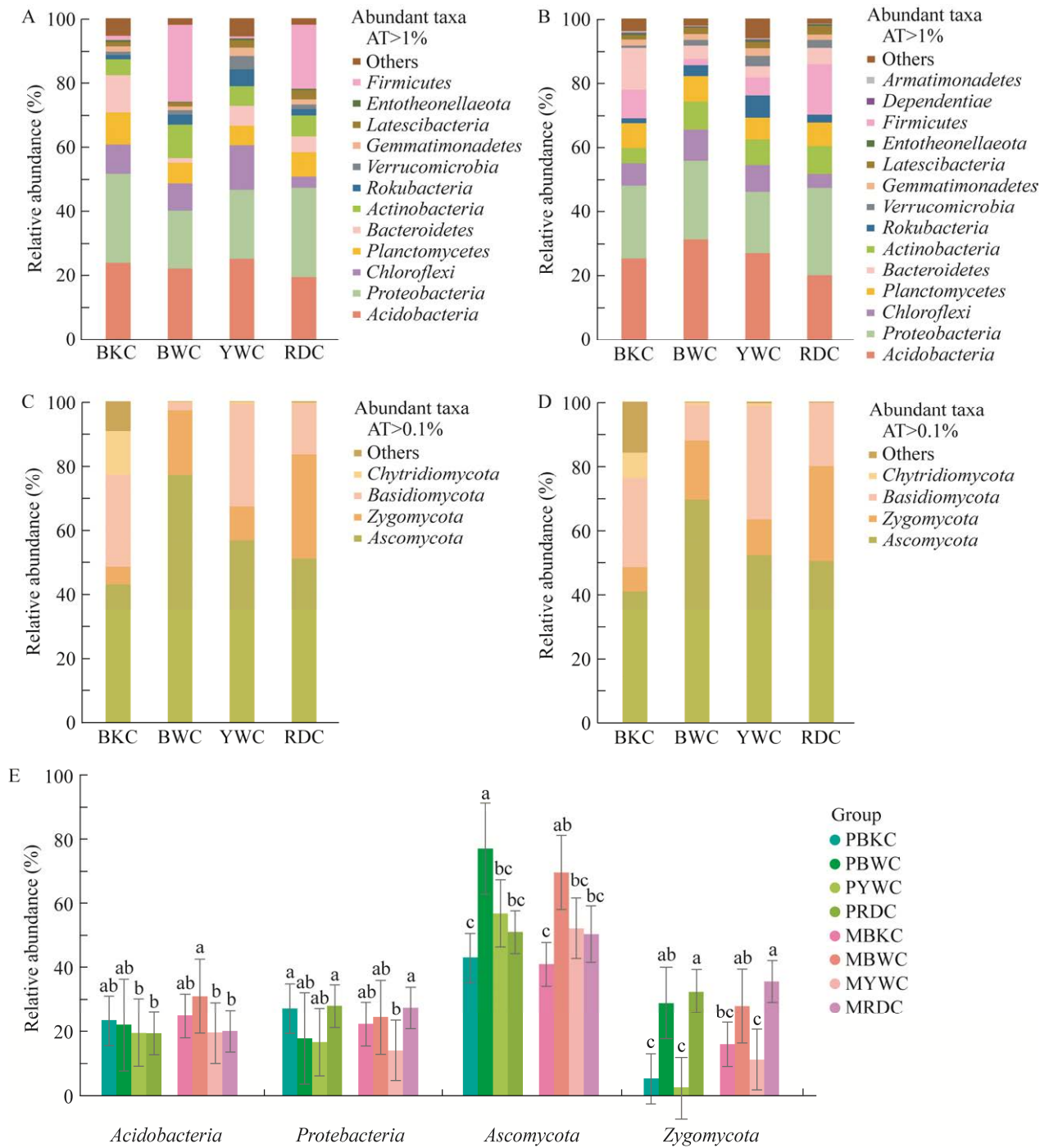


图 1 土壤细菌(A: POM, B: MAOM)和真菌(C: POM, D: MAOM)门水平堆积柱状图及部分优势门的显著性差异图(E)

Figure 1 Accumulative bar diagram of soil bacteria (A: POM, B: MAOM) and fungi (C: POM, D: MAOM) at the phylum level and significant differences in some dominant phyla (E). Different lowercase letters (a, b, c, d and e) per line indicate the significant difference. BKC: Black calcareous soil; BWC: Brown calcareous soil; YWC: Yellow calcareous soil; RDC: Red calcareous soil. Bacteria with relative abundance less than 1% and fungi with relative abundance less than 0.1% were classified as others.

采用基于 Bray-Curtis 距离算法进行 PCoA 分析(图 2)。在 POM 中, 细菌和真菌差异贡献值分别为 69.58% (PCoA1, 39.17%+PCoA2, 30.41%) 和 53.18% (PCoA1, 30.47%+PCoA2, 22.71%), 在 MAOM, 细菌和真菌差异贡献值分别为 69.45% (PCoA1, 52.04%+PCoA2, 17.41%) 和 57.06% (PCoA1, 32.57%+PCoA2, 24.49%), 说明 PCoA 分析可以很好地呈现不同演替阶段 POM 和 MAOM 细菌和真菌群落结构的差异。PCoA 图显示不同土壤样品之间存在演替, 且 P 值均等于 0.001,

说明四类石灰土细菌和真菌群落结构差异显著。

2.4 土壤微生物与理化性质相关性分析

为解析石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的理化性质与土壤微生物群落的相互作用, 并确定其主要理化因子, 以优势微生物类群为响应变量, 土壤理化性状为解释变量进行冗余分析 (RDA)。在 POM 中, 土壤理化因子对土壤细菌和真菌群落结构差异总解释率分别为 76.40% (RDA1, 70.19%+RDA2, 6.21%) 和 44.61% (RDA1, 27.84%+RDA2, 16.77%, 图 3A、3C), TP ($r=0.56$,

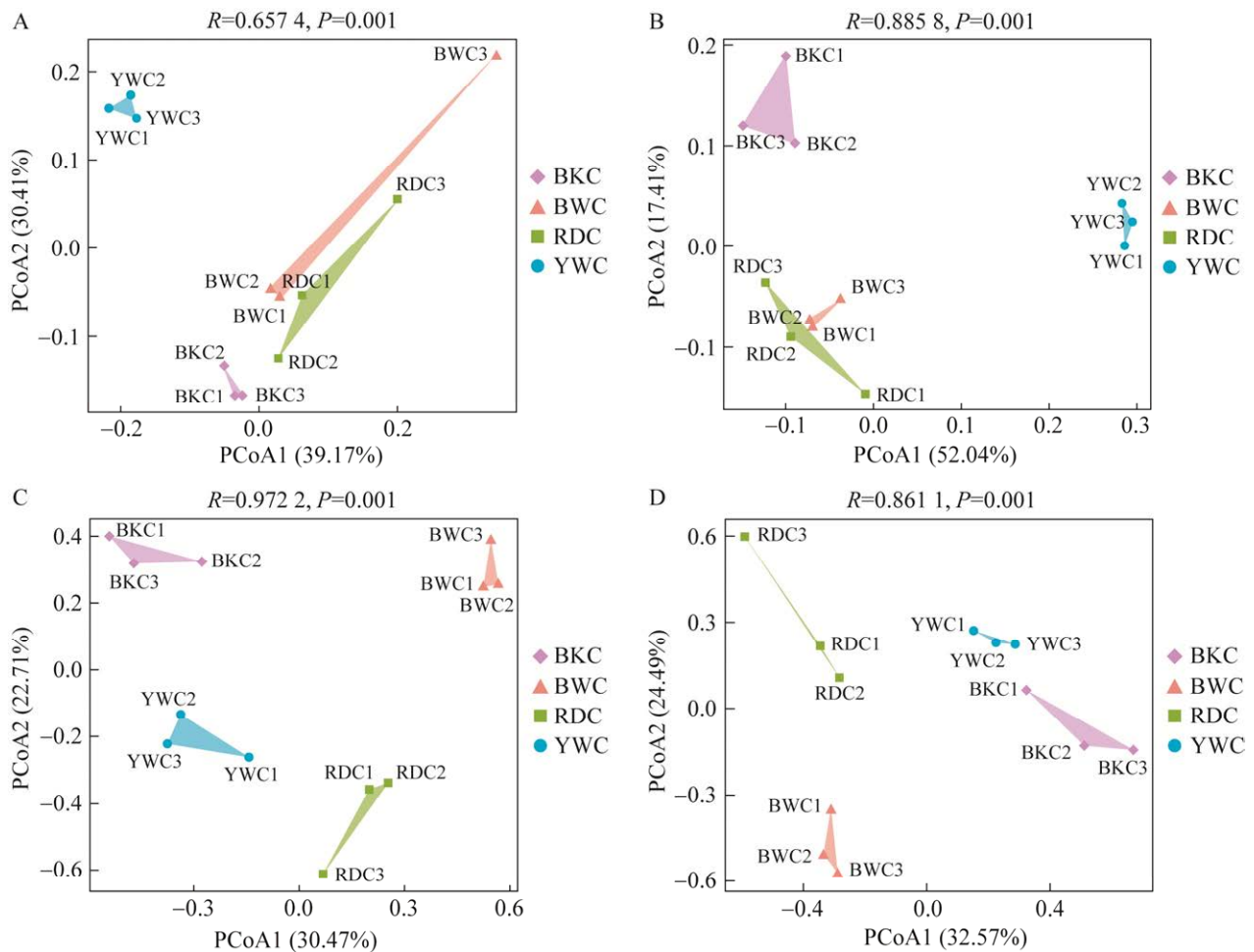


图 2 基于 Bray-curtis 距离的细菌(A: POM, B: MAOM)和真菌(C: POM, D: MAOM)群落结构主坐标(PCoA)分析

Figure 2 Bacterial (A: POM, B: MAOM) and fungus (C: POM, D: MAOM) community structure assessed by principal coordinate analysis (PCoA) based on Bray Curtis distance. BKC: Black calcareous soil; BWC: Brown calcareous soil; YWC: Yellow calcareous soil; RDC: Red calcareous soil.

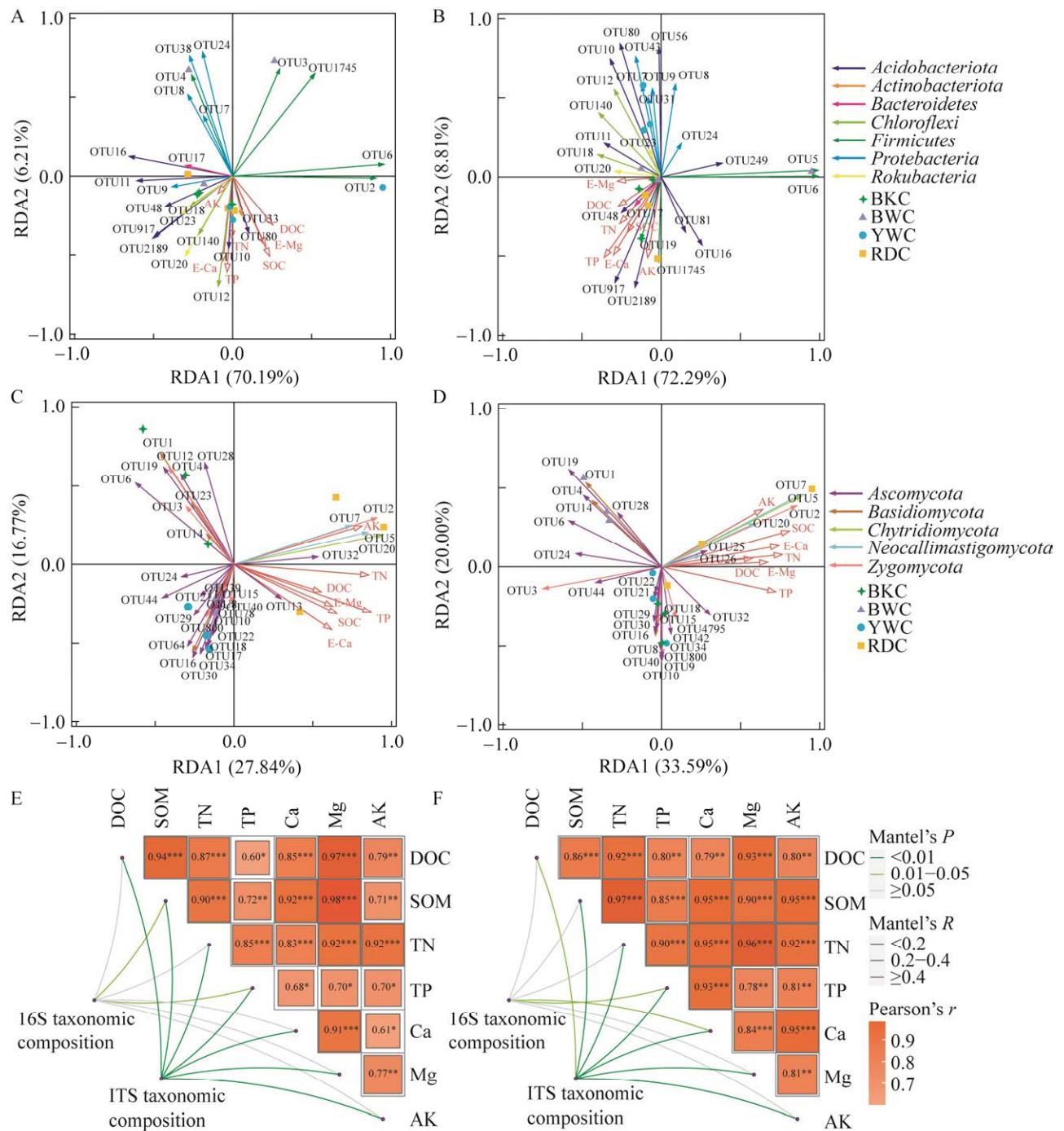


图 3 细菌(A: POM, B: MAOM)和真菌(C: POM, D: MAOM)优势 OTUs 与土壤理化因子冗余分析图及 Mantel 分析图(E: POM, F: MAOM)

Figure 3 Redundancy analysis on dominant OTUs of bacteria (A: POM, B: MAOM) and fungi (C: POM, D: MAOM) and soil physicochemical factors, as well as Mantel analysis (E: POM, F: MAOM). The Mantel test above shows paired comparisons of soil physicochemical factors, with a color gradient denoting Pearson's correlation coefficient. Edge width corresponds to the Mantel's R statistic for the corresponding distance correlations, and edge color denotes the statistical significance based on permutations.

$P=0.024$)是显著影响细菌群落结构的重要因子, DOC ($r=0.44$, $P=0.084$)是影响真菌群落结构的主要理化因子。在 MAOM 中,土壤理化因子对土壤细菌和真菌群落结构差异总解释率分别为 81.1% (RDA1, 72.29%+RDA2, 8.81%)和 53.59% (RDA1, 33.59%+RDA2, 20.00%, 图 3B、3D), AK ($r=0.65$, $P=0.007$)、E-Ca ($r=0.49$, $P=0.038$)和 TP ($r=0.51$, $P=0.044$)是显著影响细菌群落结构的主要理化因子, SOC ($r=0.88$, $P=0.002$)是显著影响细菌群落结构的重要因子。Mantel test 结果进一步显示, TP ($r=0.40$, $P=0.014$)和 DOC ($r=0.48$, $P=0.004$)分别是驱动 POM 细菌和真菌

群落变化的关键因素; TP ($r=0.45$, $P=0.011$)和 SOC ($r=0.56$, $P=0.001$)分别是驱动 MAOM 细菌和真菌群落变化的关键因素。

优势 OTUs 与土壤理化因子相关性分析结果表明(图 4A、4B), 石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 微生物优势 OTUs 与土壤理化因子间的相关性存在差异。在 POM 中, *Proteobacteria*-OTU7、8、24 与 TP 呈显著负相关; *Acidobacteria*-OTU48 和 *Chloroflexi*-OTU12 与 DOC、E-Mg、TP、TN 呈显著正相关; *Ascomycota*-OTU8、10、78 和 *Zygomycota*-OTU40、800 与 DOC 呈显著负相关; *Chytridiomycota*-OTU5 和 *Neocallimastigomycota*-

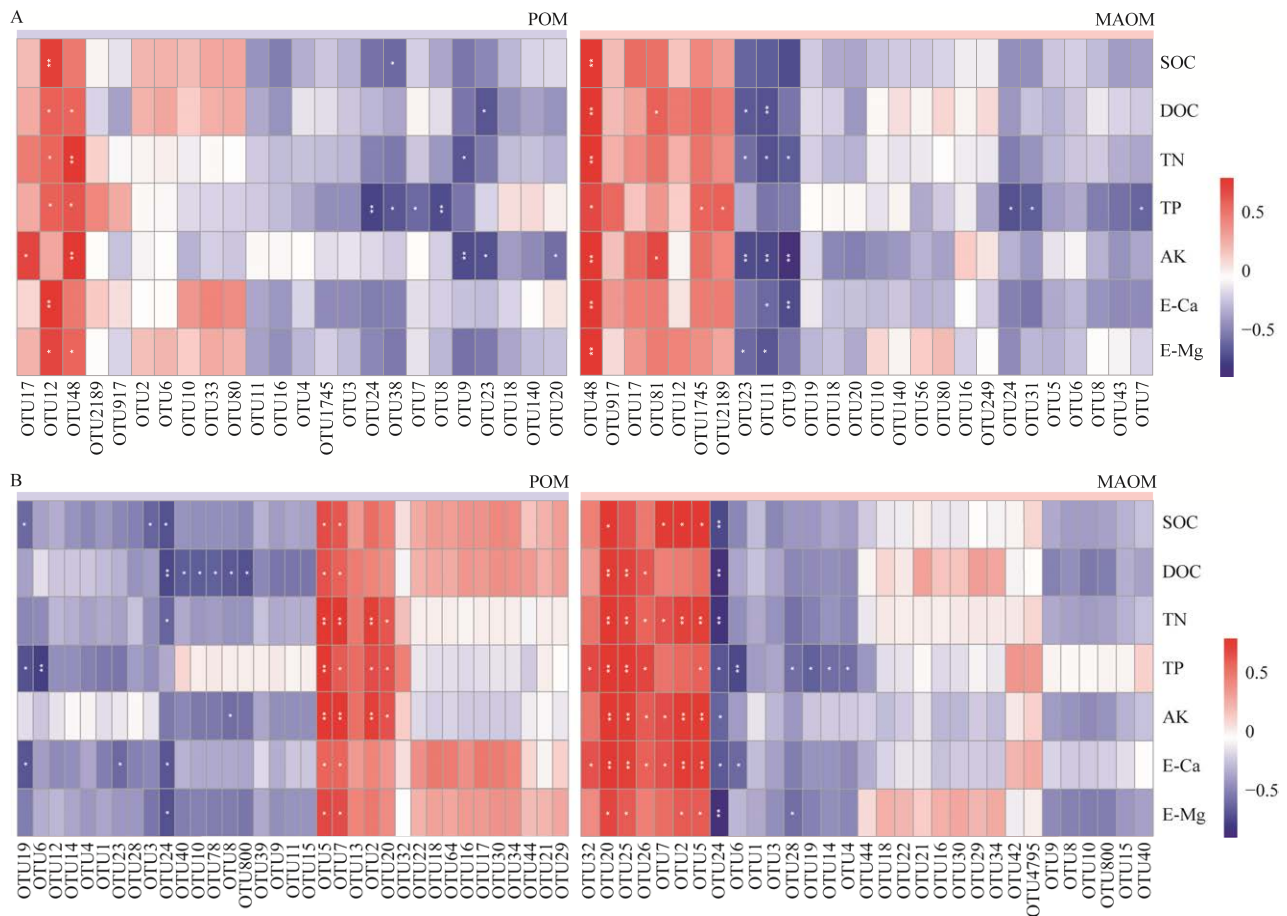


图 4 细菌(A)和真菌(B)优势 OTUs 与土壤理化因子的相关性热图

Figure 4 Correlation heat map between dominant OTUs of bacteria (A) and fungi (B) and soil physicochemical factors. The asterisk in the heat map indicates a significant correlation, and the number of asterisks represents the degree of significance * P -value<0.05, ** P -value<0.01, and *** P -value<0.001.

OTU7 与 DOC、E-Ca、E-Mg、SOC、TP、AK、TN 呈显著正相关。在 MAOM 中, DOC、E-Mg、AK、E-Ca、TN、SOC 与 *Acidobacteria*-OTU48 呈显著正相关, 与 *Acidobacteria*-OTU11 和 *Rokubacteria*-OTU23 呈显著负相关; *Ascomycota*-OTU25 和 *Neocallimastigomycota*-

OTU20 与 DOC、E-Mg、E-Ca、TP、AK、TN、SOC 呈显著正相关。

本研究进一步提取了与土壤理化因子显著相关的优势 OTUs ($P < 0.05$), 绘制了相关性网络图, 并在门水平对其进行分类(图 5)。在 POM 和 MAOM 中, 分别有 14 个和 15 个主要来自

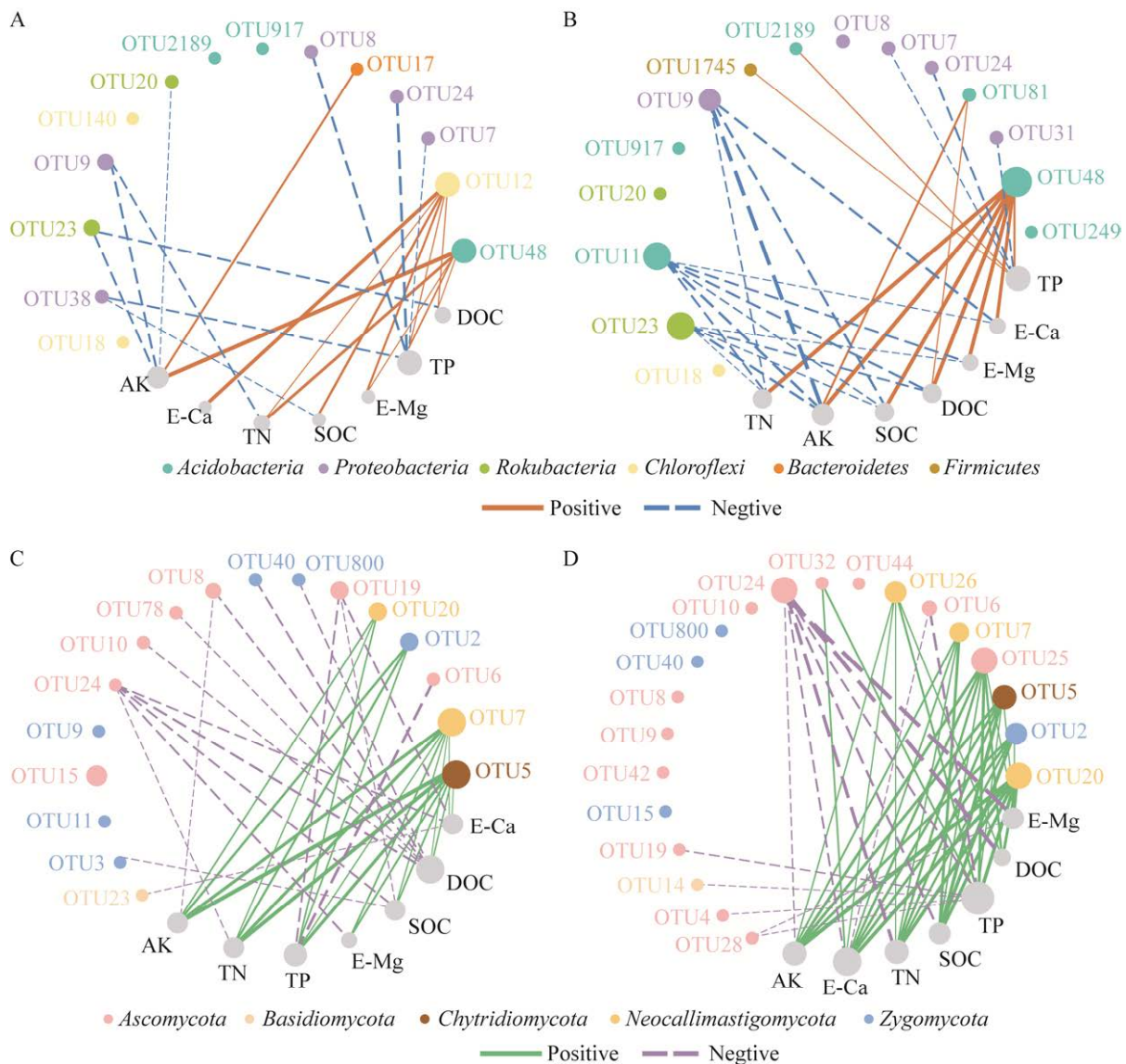


图 5 细菌(A: POM, B: MAOM)和真菌(C: POM, D: MAOM)优势 OTUs 与土壤理化性质的相关性网络图

Figure 5 Correlation network between dominant OTUs of bacteria (A: POM, B: MAOM) and fungi (C: POM, D: MAOM) and soil physical-chemical properties. Nodes are colored at the phylum level and the size of point according to the number of nodes.

Acidobacteria、*Proteobacteria*、*Rokubacteria*、*Chloroflexi*、*Bacteroidetes* 和 *Firmicutes* 的细菌优势 OTUs 与理化因子显著相关, 分别有 17 个和 21 个主要来自 *Ascomycota*、*Basidiomycota*、*Zygomycota*、*Chytridiomycota* 和 *Neocallimastigomycota* 的真菌优势 OTUs 与理化因子显著相关, 表明这些优势 OTUs 可能在石灰土演替过程中发挥关键的作用。此外, MAOM 中细菌和真菌优势 OTUs 与土壤理化因子的相关性网络复杂度总体高于 POM, 且 MAOM 相关性网络中起关键作用的优势 OTUs 数目也高于 POM。

2.5 土壤微生物共现网络分析

共生网络及拓扑特性分析揭示了石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 微生物的相互作用模式(图 6), 不同演替阶段土壤微生物网络模式均有差异。在 POM 中, BKC、BWC、YWC 和 RDC 的模块化指数分别为 0.646、0.473、0.657 和 0.625, 均大于 0.4 (图 6A), BKC、BWC、YWC 和 RDC 中的土壤微生物共生网络分别由 132、76、101 和 116 个节点以及 2 794、1 095、1 662 和 2 189 个边组成。*Acidobacteria* (21.21%–26.32%)、*Proteobacteria* (14.47%–30.30%)、*Ascomycota* (12.12%–23.68%) 为 POM 共现网络中排名前 3 位的优势菌群(表 3)。在 MAOM 中, BKC、BWC、YWC 和 RDC 的模块化指数分别为 0.593、0.577、0.592 和 0.647, 均大于 0.4, BKC、BWC、YWC 和 RDC 中的土壤微生物共生网络分别由 108、135、114 和 101 个节点以及 1 955、3 203、2 278 和 1 610 个边组成。*Acidobacteria* (20.18%–25.93%)、*Proteobacteria* (12.28%–27.78%)、*Ascomycota* (12.87%–24.56%) 为 MAOM 共现网络中排名前 3 位的优势菌群(表 3)。此外, 在 BWC、YWC、RDC 中, POM 和 MAOM 的正相关边数均大于负相关边数, 表明细菌与真菌的相互作用关系多为正相关, 而

在 BKC 中, POM 和 MAOM 的细菌与真菌的互作关系多为负相关。

3 讨论

3.1 石灰土演替对 POM 和 MAOM 理化性质的影响

本研究中, 黑色石灰土中 POM 和 MAOM 的 SOC、TN、TP、AK、E-Ca 和 E-Mg 含量显著高于其他类型的石灰土(表 1), 这是因为黑色石灰土处于风化淋溶的初级阶段, 富含腐殖质和钙质, 天然肥力较高, 养分充足^[17]。随着石灰土演替, POM 和 MAOM 中 SOC、TN、E-Ca 含量均呈下降趋势, 这与 Yan 等^[18]在全土水平上的研究结果一致。这是因为随着石灰土演替, 风化淋溶和土壤脱钙程度增强, 碳酸钙和阳离子交换量降低^[4], 从而导致 E-Ca 含量随着石灰土演替降低。此外, E-Ca 有利于有机物质和无机胶体之间的相互作用, 从而有利于土壤碳的积累^[19-20], 所以 SOC 与 E-Ca 的变化趋势较为一致, 均随着石灰土演替逐渐降低。土壤中的氮、磷元素主要来自于凋落物分解和合成的有机质或母岩, 是生态系统中不可或缺的营养元素^[21]。本研究中 TN 的含量减少与母质碳酸盐岩风化和生态系统对磷、氮的长期利用有关, 因此土壤总氮随石灰土演替逐渐降低。土壤 C/N 值作为影响土壤碳氮循环的重要因素, 常被用于判断土壤氮矿化能力和有机质分解速率, 土壤 C/N 值越小, 其矿化作用越强^[22]。本研究中, 在石灰土演替过程中 MAOM 的 C/N 值显著高于 POM ($P < 0.05$), MAOM 内的有机氮矿化速率明显低于 POM, 说明 POM 不利于有机质积累。此外, POM 和 MAOM 中只有 BKC 阶段 C/N 值小于全国平均水平(10–12)^[23], 说明 BKC 矿化速率最高, 有机质稳定性较弱, 与黄芬等^[24]在岩溶区的研究结果一致。土壤 C/P 值

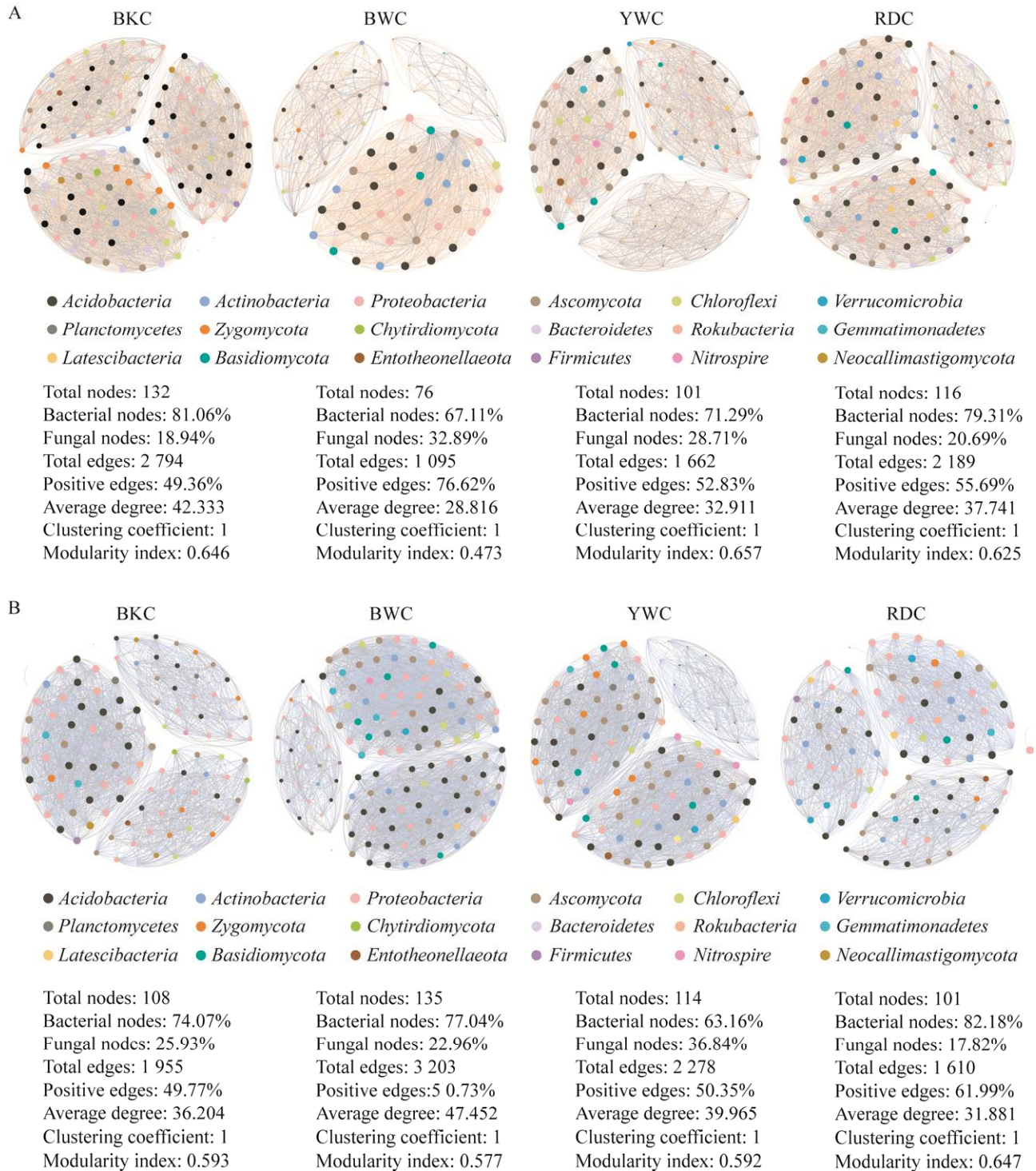


图 6 POM (A)和 MAOM (B)的土壤微生物共现网络和拓扑特性

Figure 6 Soil microbial co-occurrence network and topological properties of POM (A) and MAOM (B). BKC: Black calcareous soil; BWC: Brown calcareous soil; YWC: Yellow calcareous soil; RDC: Red calcareous soil.

表3 POM 和 MAOM 的共现网络中排名前 3 位的优势菌门

Table 3 The relative abundance of the top three phyla in the co-occurrence network of POM and MAOM

Soil	<i>Acidobacteria</i>		<i>Proteobacteria</i>		<i>Ascomycota</i>	
	POM (%)	MAOM (%)	POM (%)	MAOM (%)	POM (%)	MAOM (%)
BKC	21.21	22.22	30.30	27.78	12.12	15.74
BWC	26.32	25.93	14.47	22.22	23.68	18.52
YWC	22.77	20.18	17.82	12.28	20.79	24.56
RDC	23.28	23.76	24.14	23.76	15.52	12.87
Total	93.58	92.09	86.73	86.04	72.11	71.69

BKC: Black calcareous soil; BWC: Brown calcareous soil; YWC: Yellow calcareous soil; RDC: Red calcareous soil.

是衡量微生物矿化土壤有机物质释放磷的重要指标^[25]。本研究发现在石灰土演替过程中 POM 的 C/P 值均高于 MAOM, 说明 MAOM 中磷的有效性较高, 有利于微生物对有机质的分解释放。

BKC、BWC、YWC 中 MAOM 的 SOC、DOC、TP 含量高于 POM, 这说明 POM 和 MAOM 对土壤养分具有不同程度的固持能力。MAOM 中有机无机胶结物紧密结合, 其比表面积越大, 越能够吸附更多的有机质使碳、磷养分得以积累^[26]。本研究发现在 BKC、BWC、RDC 中 POM 的 TN 含量高于 MAOM, 这与曹良元等^[27]的研究结果一致, 即认为 POM 是由根系和多糖等胶结形成的, 使 POM 中氮素含量更高^[28], 并且通过物理作用保护使得有机氮不易被矿化分解, 从而减少了土壤氮的分解损失。POM 和 MAOM 的 AK、E-Ca、E-Mg 含量因石灰土演替阶段不同而有较大差异, 但无明显规律性, 这也体现出石灰土演替对 POM 和 MAOM 阳离子含量变化的影响非常大。

3.2 石灰土演替对 POM 和 MAOM 微生物群落的影响

土壤性质对微生物菌群组成有非常大的影响, 土壤微生物群落结构的变化是评价土壤质量的重要指标^[29]。研究发现四类石灰土 POM 和 MAOM 的细菌多样性和丰富度均高于真菌, 与

Wang 等^[30]的研究结果类似, 这可能是因为大多数真菌更偏好酸性环境^[31], 而研究区四类石灰土 pH 值的范围为 7.00–7.77, 属弱碱性, 不适宜真菌生长和繁殖, 从而降低了真菌群落的丰富度。研究发现 BKC 的 POM 和 MAOM 细菌和真菌丰富度达到了峰值, 这可能是因为演替初期土壤肥力供应较高, 能够为微生物的生长和活动提供更多的养分资源^[32]。此外, 本研究发现 MAOM 的真菌多样性更丰富(表 2), 这与 Bach 等^[33]的研究结果一致。这有可能是因为 MAOM 具有较大的比表面积, 可以提高真菌和养分的接触的几率^[34]。另外由于 MAOM 间空隙直径小, 限制大的土壤生物对微生物的捕食作用, 对微生物起到防御作用, 保持了 MAOM 中真菌多样性^[35]。PCoA 分析结果显示石灰土不同演替阶段土壤细菌和真菌群落结构存在显著差异, 表明石灰土演替改变了各演替阶段的微生物生态位, 因为土壤微生物群落的显著差异与特定土壤特征变化有关^[36]。POM 和 MAOM 中土壤细菌和真菌群落结构有所差异, 这可能是因为 POM 和 MAOM 来源不同, 对水肥分布产生了一定的影响, 从而为土壤微生物提供了一个独特的、多样化的栖息环境, 也因此造成了土壤微生物的分布差异^[37-38]。

Acidobacteria、*Proteobacteria*、*Ascomycota* 均为石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 共现网

络中排名前 3 位的优势菌门,与土壤理化因子显著相关的优势 OTUs ($P < 0.05$)也来自这些优势类群(图 5 和图 6),表明这些优势类群可以在复杂变化的环境中稳定并迅速占据优势地位。本研究发现在 POM 中 *Acidobacteria* 和 *Proteobacteria* 的相对丰度均高于 MAOM (图 1), *Acidobacteria* 是土壤微生物的重要成员,通常被认为是寡营养细菌,在营养水平较低的土壤中含有量更高^[39],而 POM 作为新鲜有机碳初步固定的场所,其内部周转较快,易被微生物和植物快速利用从而造成资源短缺、养分含量较低^[40],因此适合 *Acidobacteria* 这类生长缓慢的寡营养微生物生存。*Proteobacteria* 是共营养微生物,偏好利用不稳定碳进行生长和代谢^[41],相关性分析也表明 *Proteobacteria* 与土壤养分显著负相关(图 5A),说明 *Proteobacteria* 充分利用 POM 的养分供其生长代谢。*Ascomycota* 是多种植物纤维素和半纤维素的降解菌,在分解大分子有机物中起重要作用,是岩溶区石灰土的优势真菌门^[42]。*Ascomycota* 在 POM 中相对丰度较高,可能是因为 POM 包裹着新鲜木质素碳源,其较高的孔隙度和良好的通气状况为 *Ascomycota* 对木质素的有氧分解提供了理想的条件^[43]。由此可见,优势菌在 POM 中分布较多,可能是 POM 可用于微生物分解并快速转化,尽管 POM 中的养分含量低于 MAOM,但 POM 仍可能是微生物养分的主要来源。

土壤微生物共现网络分析可以用来探究微生物之间的相互作用(竞争、捕食和共生等)以及种群内的关键物种^[44]。在本研究中,模块化指数 > 0.4 表明网络具有模块化特征^[8]。在 POM 和 MAOM 中, BKC 的微生物负相关边数均大于正相关边数,表明细菌与真菌的互作关系多为负相关,意味着土壤微生物间可能发生了竞争和生态位分化;而 BWC、YWC 和 RDC 中细菌-真菌

的互作关系多为正相互作用,这说明在资源相对匮乏的环境中细菌和真菌倾向于互惠协作的关系来分解、合成相对难以利用的物质^[45],表明土壤细菌和真菌间可能存在共同偏好的环境条件、共聚集或生态位重叠^[46]。通过共现网络中的节点与平均度可以识别网络结构的复杂性^[47],本研究结果表明在 POM 组分中, BKC 的网络复杂性最高, BWC 的网络复杂性最低;而在 MAOM 中, BWC 的网络复杂性最高, RDC 的网络复杂性最低。随土壤养分(如土壤碳、氮的可利用性)增加,网络复杂性逐渐升高,土壤中微生物群落结构越复杂多样,土壤生态系统越稳定,生态系统的生态功能越高,对外部环境变化的缓冲作用越明显^[48]。

3.3 石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的微生物与理化因子的关系

土壤微生物群落与土壤理化因子密切相关,土壤性质的变化会影响土壤中微生物的群落结构^[49]。石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的土壤微生物群落的显著差异与特定的土壤理化因子有关,TP 是影响石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 细菌群落变化的关键因素(图 3A、3B)。土壤磷主要源于岩石风化,由于石灰土钙含量较高,土壤中大量的碳酸钙与磷结合形成难溶性磷酸钙盐,使得土壤有效磷供应不足^[50]。解磷细菌可通过自身代谢将难溶性磷转化为可被植物吸收利用的形态,从而增加石灰土中磷的含量^[51]。石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的很多优势 OTU 与 TP 显著相关,说明这些优势类群可以影响土壤磷的积累。短芽孢杆菌属 *Brevibacillus* 中的某些种类被认为具有解磷能力^[52],在 BKC 阶段丰度最高,它通过呼吸作用或同化 NH_4^+ 时释放 H^+ 来降解难溶性磷^[53]。*Dongia* 属在 RDC 阶段丰度最高,它能够产生过氧化氢酶和酸性磷酸酶,催化土壤中有有机磷

的转化^[54]。研究发现 DOC 和 SOC 分别是驱动 POM 和 MAOM 真菌群落变化的关键因素(图 3C、3D)。DOC 是岩溶生态系统中最活跃的有机碳组分,受水热条件影响较大,研究区常年高温多雨的水热条件提高了真菌及植被的新陈代谢速率,使得 DOC 在土壤中保持较高含量^[55]。而 DOC 输入会刺激土壤真菌的活性和功能,从而将 DOC 转化为可存储在颗粒有机质组分中的微生物量碳^[56]。SOC 是陆地生态系统中最大的有机碳库,真菌是微生物群落中 SOC 矿化的主要承担者,能够分解难被降解利用的木质素、纤维素,并通过真菌菌丝缠绕作用及有机无机胶结作用将有机碳赋存在 MAOM 中,这有利于长期土壤有机碳的稳定积累^[57-58]。本研究中多数优势 OTU 与 SOC 显著正相关,其中 *Mortierella* 属和 *Podospira* 属等被认为在土壤碳储存和维持土壤健康方面有积极作用^[59]。这类优势菌较多地出现在黑色石灰土中,同时该演替阶段 SOC 含量最高,这是因为黑色石灰土中含有大量腐殖质,且土壤结构疏松、透气性良好,能够为真菌活动提供养分和环境^[60],可见土壤有机碳与土壤真菌之间存在明显的相关性。

4 结论

(1) 石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的 SOC、TN、E-Ca 的含量均表现为: BKC>BWC>YWC>RDC,且 MAOM 的 C/N 均大于 POM, POM 的 C/P 均大于 MAOM。TP 是影响石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 细菌群落变化的关键因子,DOC 和 SOC 分别是影响石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 真菌群落变化的关键因子。

(2) 黑色石灰土 POM 和 MAOM 的细菌 α 多样性指数显著高于其他 3 个演替阶段,且四类石灰土 MAOM 的微生物多样性显著高于 POM。*Acidobacteria*、*Proteobacteria*、*Ascomycota* 均为

石灰土演替过程中 POM 和 MAOM 的优势菌门,并且他们的丰度在 POM 中最高,有助于有机碳库的快速更新。

(3) 石灰土不同演替阶段土壤微生物群落结构存在显著差异,真菌更能适应复杂的环境,采用多种营养方式来增强自养生存。POM 和 MAOM 中 BKC 发生生态位分化,随着石灰土演替细菌与真菌更倾向于协作关系。

参考文献

- [1] 袁道先,蔡桂鸿. 岩溶环境学[M]. 重庆: 重庆出版社, 1988: 1-332.
YUAN DX, CAI GH. Karst Environmental Science[M]. Chongqing: Chongqing Press, 1988: 1-332 (in Chinese).
- [2] 蒋忠诚, 蒋小珍, 雷明堂. 运用 GIS 和溶蚀试验数据估算中国岩溶区大气 CO₂ 的汇[J]. 中国岩溶, 2000, 19(3): 212-217.
JIANG ZC, JIANG XZ, LEI MT. Estimation of atmospheric CO₂ sink of Karst areas in China based on GIS and limestone tablet loss data[J]. *Carsologica Sinica*, 2000, 19(3): 212-217 (in Chinese).
- [3] 曹建华, 袁道先, 潘根兴. 岩溶生态系统中的土壤[J]. 地球科学进展, 2003, 18(1): 37-44.
CAO JH, YUAN DX, PAN GX. Some soil features in Karst ecosystem[J]. *Advance in Earth Sciences*, 2003, 18(1): 37-44 (in Chinese).
- [4] 邬奇峰, 谢国雄, 王京文, 章明奎. 浙西 3 类石灰岩发育土壤有机碳和团聚体稳定性的研究[J]. 土壤通报, 2018, 49(3): 567-574.
WU QF, XIE GX, WANG JW, ZHANG MK. The stability of organic carbon and aggregates of three limestone soils in the western Zhejiang[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2018, 49(3): 567-574 (in Chinese).
- [5] 张治伟, 许娟娟, 严焕德, 程永毅, 龙晓泳. 海拔与岩性变异对石灰岩发育土壤黏土矿物组成的影响[J]. 土壤学报, 2017, 54(2): 535-542.
ZHANG ZW, XU JJ, YAN HD, CHENG YY, LONG XY. Effects of elevation and lithology on clay mineral composition of soils derived from limestone[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2017, 54(2): 535-542 (in Chinese).
- [6] XUN W, HUANG T, ZHAO J, RAN W, WANG B, SHEN Q, ZHANG R. Environmental conditions rather

- than microbial inoculum composition determine the bacterial composition, microbial biomass and enzymatic activity of reconstructed soil microbial communities[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 90: 10-18.
- [7] 朱美娜, 梁月明, 刘畅, 靳振江, 李强. 岩溶石灰土微生物丰度的影响因素及其指示意义[J]. *生态环境学报*, 2018, 27(3): 484-490.
ZHU MN, LIANG YM, LIU C, JIN ZJ, LI Q. Influential factors and indicative significance of microbial abundance in Karst limestone soil[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, 27(3): 484-490 (in Chinese).
- [8] XUE L, REN HD, LI S, LENG XH, YAO XH. Soil bacterial community structure and Co-occurrence pattern during vegetation restoration in Karst rocky desertification area[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2377.
- [9] 严嘉慧, 周岐海, 胡林安, 钟菊新, 李强. 不同演替阶段岩溶石灰土可培养细菌的群落特征[J]. *微生物学报*, 2021, 61(6): 1666-1680.
YAN JH, ZHOU QH, HU LA, ZHONG JX, LI Q. Community characteristics of culturable bacteria in calcareous soil at different succession stages[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(6): 1666-1680 (in Chinese).
- [10] LAVALLEE JM, SOONG JL, COTRUFO MF. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(1): 261-273.
- [11] ROCCI KS, LAVALLEE JM, STEWART CE, COTRUFO MF. Soil organic carbon response to global environmental change depends on its distribution between mineral-associated and particulate organic matter: a meta-analysis[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 793: 148569.
- [12] 郑聚锋, 陈硕桐. 土壤有机质与土壤固碳[J]. *科学*, 2021, 73(6): 13-17.
ZHENG JF, CHEN ST. Soil organic matter and soil carbon sequestration[J]. *Science*, 2021, 73(6): 13-17 (in Chinese).
- [13] JILING A, KEILUWEIT M, GUTKNECHT JLM, GRANDY AS. Priming mechanisms providing plants and microbes access to mineral-associated organic matter[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 158: 108265.
- [14] 王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15 ha 监测样地的树种组成与空间分布[J]. *生物多样性*, 2014, 22(2): 141-156.
WANG B, HUANG YS, LI XK, XIANG WS, DING T, HUANG FZ, LU SH, HAN WH, WEN SJ, HE LJ. Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, Southern China[J]. *Biodiversity Science*, 2014, 22(2): 141-156 (in Chinese).
- [15] DAVINIC M, FULTZ LM, ACOSTA-MARTINEZ V, CALDERÓN FJ, COX SB, DOWD SE, ALLEN VG, ZAK JC, MOORE-KUCERA J. Pyrosequencing and mid-infrared spectroscopy reveal distinct aggregate stratification of soil bacterial communities and organic matter composition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 46: 63-72.
- [16] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 146-195.
LU RK. *Methods of Soil Agrochemical Analysis*[M]. China Agriculture Sciencetech Press, 2000: 146-195 (in Chinese).
- [17] 李阳兵, 王世杰, 李瑞玲. 岩溶生态系统的土壤[J]. *生态环境*, 2004(3): 434-438.
LI YB, WANG SJ, LI RL. Some soil features of Karst ecosystem[J]. *Ecology and Environment*, 2004(3): 434-438 (in Chinese).
- [18] YAN JH, LI Q, HU L, WANG J, ZHOU Q, ZHONG J. Response of microbial communities and their metabolic functions to calcareous succession process[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 825: 154020.
- [19] LUO XL, BAI XY, TAN Q, RAN C, CHEN H, XI HP, CHEN F, WU LH, LI CJ, ZHANG SR, ZHONG X, TIAN S. Particulate organic carbon exports from the terrestrial biosphere controlled by erosion[J]. *CATENA*, 2022, 209: 105815.
- [20] ROWLET MC, GRAND S, VERRECCHIA ÉP. Calcium-mediated stabilisation of soil organic carbon[J]. *Biogeochemistry*, 2018, 137(1/2): 27-49.
- [21] STARK S, MÄNNISTÖ MK, ESKELINEN A. Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils[J]. *Plant and Soil*, 2014, 383(1): 373-385.
- [22] 刘美英, 李文龙, 赵晶, 许学慧. 采煤沉陷地复垦土壤团聚体碳氮磷化学计量特征[J]. *煤炭科学技术*, 2022, 50(12): 271-277.
LIU MY, LI WL, ZHAO J, XU XH. Carbon, nitrogen

- and phosphorus nutrients and stoichiometric characteristics of re-claimed soil aggregate in coal mining subsidence land[J]. *Coal Science and Technology*, 2022, 50(12): 271-277 (in Chinese).
- [23] 陶冶, 张元明, 周晓兵. 伊犁野果林浅层土壤养分生态化学计量特征及其影响因素[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(7): 2239-2248.
- TAO Y, ZHANG YM, ZHOU XB. Ecological stoichiometry of surface soil nutrient and its influencing factors in the wild fruit forest in Yili region, Xinjiang, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(7): 2239-2248 (in Chinese).
- [24] 黄芬, 吴夏, 杨慧, 张春来, 曹建华. 桂林毛村地下河流域岩溶关键带碳循环研究[J]. *广西科学*, 2018, 25(5): 515-523.
- HUANG F, WU X, YANG H, ZHANG CL, CAO JH. Study on carbon cycle of Karst critical zone in Maocun subterranean river basin of Guilin[J]. *Guangxi Sciences*, 2018, 25(5): 515-523 (in Chinese).
- [25] 潘复静, 靳振江, 梁月明, 李强, 李臻. 喀斯特地区不同类型石灰土的生态化学计量特征[J]. *桂林理工大学学报*, 2018, 38(4): 738-743.
- PAN FJ, JIN ZJ, LIANG YM, LI Q, LI Z. Ecological stoichiometric characteristics of different calcareous soils in Karst regions[J]. *Journal of Guilin University of Technology*, 2018, 38(4): 738-743 (in Chinese).
- [26] 李玮, 郑子成, 李廷轩, 刘敏英. 不同植茶年限土壤团聚体及其有机碳分布特征[J]. *生态学报*, 2014, 34(21): 6326-6336.
- LI W, ZHENG ZC, LI TX, LIU MY. Distribution characteristics of soil aggregates and its organic carbon in different tea plantation age[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(21): 6326-6336 (in Chinese).
- [27] 曹良元, 张磊, 蒋先军, 苏海锋, 石杰, 李楠. 长期垄作免耕对不同大小土壤团聚体中几种氮素形态分布的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2009, 15(4): 824-830.
- CAO LY, ZHANG L, JIANG XJ, SU HF, SHI J, LI N. Effects of long-term ridge tillage on distributions of different nitrogen forms of soft water stable aggregates[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2009, 15(4): 824-830 (in Chinese).
- [28] Guan S, An N, Zong N, He YT, Shi PL, Zhang JJ, He NP. Climate warming impacts on soil organic carbon fractions and aggregate stability in a Tibetan alpine meadow[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 224-236.
- [29] 李周园, 叶小洲, 王少鹏. 生态系统稳定性及其与生物多样性的关系[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1127-1139.
- LI ZY, YE XZ, WANG SP. Ecosystem stability and its relationship with biodiversity[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(10): 1127-1139 (in Chinese).
- [30] WANG YZ, JIAO PY, GUO W, DU DJ, HU YL, TAN X, LIU X. Changes in bulk and rhizosphere soil microbial diversity and composition along an age gradient of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations in subtropical China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 12: 777862.
- [31] KAWAHARA A, AN GH, MIYAKAWA S, SONODA J, EZAWA T. Nestedness in arbuscular mycorrhizal fungal communities along soil pH gradients in early primary succession: acid-tolerant fungi are pH generalists[J]. *PLoS One*, 2016, 11(10): e0165035.
- [32] ZHANG KL, CHEN L, LI YF, BROOKES PC, XU JM, LUO Y. Interactive effects of soil pH and substrate quality on microbial utilization[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2020, 96: 103151.
- [33] BACH EM, WILLIAMS RJ, HARGREAVES SK, YANG F, HOFMOCKEL KS. Greatest soil microbial diversity found in micro-habitats[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 118: 217-226.
- [34] RABBI SMF, DANIEL H, LOCKWOOD PV, MACDONALD C, PEREG L, TIGHE M, WILSON BR, YOUNG IM. Physical soil architectural traits are functionally linked to carbon decomposition and bacterial diversity[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 33012.
- [35] WRIGHT DA, KILLHAM K, GLOVER LA, PROSSER JI. The effect of location in soil on protozoal grazing of a genetically modified bacterial inoculum[J]. *Geoderma*, 1993, 56(1/2/3/4): 633-640.
- [36] LI Q, SONG A, YANG H, MÜLLER WEG. Impact of rocky desertification control on soil bacterial community in Karst graben basin, southwestern China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 636405.
- [37] TRIVEDI P, DELGADO-BAQUERIZO M, JEFFRIES TC, TRIVEDI C, ANDERSON IC, LAI KT, MCNEE M, FLOWER K, PAL SINGH B, MINKEY D, SINGH BK. Soil aggregation and associated microbial communities modify the impact of agricultural management on carbon content[J]. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(8): 3070-3086.
- [38] 赵美纯, 李鑫, 王月, 赵汉丞, 赵冬雪, 王盼盼, 孙广玉. 东北黑土旱田改稻田对土壤团聚体微生物群落功能多样性的影响[J]. *核农学报*, 2020, 34(12): 2831-2838.

- ZHAO MC, LI X, WANG Y, ZHAO HC, ZHAO DX, WANG PP, SUN GY. Changes in microbial community functional diversity in soil aggregate of black soil turned from upland into paddy tillage in northeast China[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2020, 34(12): 2831-2838 (in Chinese).
- [39] 王光华, 刘俊杰, 于镇华, 王新珍, 金剑, 刘晓冰. 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 GH, LIU JJ, YU ZH, WANG XZ, JIN J, LIU XB. Research progress of acidobacteria ecology in soils[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2016, 32(2): 14-20 (in Chinese).
- [40] DENEK K, ZOTARELLI L, BODDEY RM, SIX J. Microaggregate-associated carbon as a diagnostic fraction for management-induced changes in soil organic carbon in two Oxisols[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(5): 1165-1172.
- [41] EILERS KG, LAUBER CL, KNIGHT R, FIERER N. Shifts in bacterial community structure associated with inputs of low molecular weight carbon compounds to soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(6): 896-903.
- [42] 周军波, 靳振江, 肖筱怡, 冷蒙, 王晓彤, 潘复静. 岩溶区稻田土壤真菌群落结构及功能类群特征[J]. *环境科学*, 2021, 42(8): 4005-4014.
- ZHOU JB, JIN ZJ, XIAO XY, LENG M, WANG XT, PAN FJ. Investigation of soil fungal communities and functionalities within Karst paddy fields[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(8): 4005-4014 (in Chinese).
- [43] BALDRIAN P, KOLAŘÍK M, ŠTURSOVÁ M, KOPECKÝ J, VALÁŠKOVÁ V, VĚTROVSKÝ T, ŽIFČÁKOVÁ L, ŠNAJDR J, RÍDL J, VLČEK Č, VOŘÍŠKOVÁ J. Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(2): 248-258.
- [44] BARBERÁN A, BATES ST, CASAMAYOR EO, FIERER N. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(2): 343-351.
- [45] GAO Q, GAO SH, BATES C, ZENG YF, LEI JS, SU H, DONG Q, QIN ZY, ZHAO JS, ZHANG QT, NING DL, HUANG Y, ZHOU JZ, YANG YF. The microbial network property as a bio-indicator of antibiotic transmission in the environment[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 758: 143712.
- [46] FAUST K, RAES J. Microbial interactions: from networks to models[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(8): 538-550.
- [47] WU BB, WANG P, DEVLIN AT, XIAO SS, SHU W, ZHANG H, DING MJ. Influence of soil and water conservation measures on soil microbial communities in a Citrus orchard of southeast China[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(2): 319.
- [48] XUE L, REN H, BRODRIBB TJ, WANG J, LI S. Long term effects of management practice intensification on soil microbial community structure and co-occurrence network in a non-timber plantation[J]. *Forest Ecology and Management*, 2020, 459: 117805.
- [49] WAGG C, SCHLAEPI K, BANERJEE S, KURAMAE EE, van der HEIJDEN MGA. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 4841.
- [50] CHENG M, AN SS. Responses of soil nitrogen, phosphorous and organic matter to vegetation succession on the Loess Plateau of China[J]. *Journal of Arid Land*, 2015, 7(2): 216-223.
- [51] CAO N, CHEN XP, CUI ZL, ZHANG FS. Change in soil available phosphorus in relation to the phosphorus budget in China[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2012, 94(2): 161-170.
- [52] 王鹏, 孙剑秋, 臧威, 蒋本庆, 王登宇, 李铁. 磷细菌研究进展[J]. *河南农业科学*, 2008, 37(9): 5-9.
- WANG P, SUN JQ, ZANG W, JIANG BQ, WANG DY, LI T. Research progress of phosphorus bacteria[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2008, 37(9): 5-9 (in Chinese).
- [53] 曾汇文, 李倩如, 王雅士, 兰文波, 蒙艳斌. 土壤解磷细菌解磷机制及其促生作用综述[J]. *湘南学院学报*, 2022, 43(2): 12-20.
- ZENG HW, LI QR, WANG YS, LAN WB, MENG YB. Review of phosphorus-resolving mechanism and growth-promoting function of soil phosphorus-solubilizing bacteria[J]. *Journal of Xiangnan University (Medical Sciences)*, 2022, 43(2): 12-20 (in Chinese).
- [54] KIM DU, LEE H, KIM H, KIM SG, KA JO. *Dongia soli* sp. nov., isolated from soil from Dokdo, Korea[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2016, 109(10): 1397-1402.
- [55] 曹建华, 潘根兴, 袁道先, 姜光辉. 岩溶地区土壤溶解有机碳的季节动态及环境效应[J]. *生态环境*, 2005(2): 224-229.
- CAO JH, PAN GX, YUAN DX, JIANG G. Seasonal

changes of dissolved organic carbon in soil: its environmental implication in Karst area[J]. *Ecology and Environment*, 2005(2): 224-229 (in Chinese).

- [56] ZHANG Y, XIE Z, YU Z, WANG Y, LIU C, WANG G, WU J, JIN J, LIU X. Impact of surface soil manuring on particulate carbon fractions in relevant to nutrient stoichiometry in a Mollisol profile[J]. *Soil and Tillage Research*, 2021, 207: 104859.
- [57] YANG Y, DOU YX, HUANG YM, AN SS. Links between soil fungal diversity and plant and soil properties on the loess plateau[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2198.
- [58] SCHIMEL JP, SCHAEFFER SM. Microbial control over carbon cycling in soil[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 348.
- [59] LI F, CHEN L, REDMILE-GORDON M, ZHANG JB, ZHANG CZ, NING Q, LI W. *Mortierella elongata*'s roles in organic agriculture and crop growth promotion in a mineral soil[J]. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(6): 1642-1651.
- [60] FRANZLUEBBERS AJ, ARSHAD MA. Soil microbial biomass and mineralizable carbon of water-stable aggregates[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1997, 61(4): 1090-1097.



李强，中国地质科学院岩溶地质研究所研究员，自然资源部岩溶生态系统与石漠化治理重点实验室主任，博士生导师，研究方向为微生物驱动的岩溶碳循环及固碳机制。获广西自然科学基金杰出青年基金和第十四届广西青年科技奖，获省部级科学技术奖励2项，中国水土保持学会科技协作工作委员会委员、中国微生物学会地质微生物学专业委员会委员。主持国家重点研发计划课题、国家自然科学基金、广西自然科学基金、中国地质调查局、中国博士后基金等各类项目13项。已在 *Science of the Total Environment*、*Catena*、*Frontiers in Microbiology*、*FEMS Microbiology Ecology* 等学术期刊发表SCI论文20余篇。