

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2025.01.010

CSTR:32310.14.stbxb.2025.01.010

肖华翠, 盛浩, 苏国荟, 等. 湘西北土壤微生物群落多样性、结构和功能潜力对原始林转换的响应[J]. 水土保持学报, 2025, 39(1): 189-198.

XIAO Huacui, SHENG Hao, SU Guohui, et al. Response of soil microbial diversity, community structure, and functional potential to primary forest conversion in Northwestern Hunan Province[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2025, 39(1): 189-198.

## 湘西北土壤微生物群落多样性、结构和功能潜力对原始林转换的响应

肖华翠<sup>1</sup>, 盛浩<sup>1</sup>, 苏国荟<sup>1</sup>, 周萍<sup>2</sup>

(1. 湖南农业大学资源学院, 长沙 410128;

2. 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125)

**摘要:** [目的] 探明原始林转换对土壤微生物多样性、结构和功能的影响, 为科学保育土壤健康提供理论参考。[方法] 选取中亚热带典型的原始常绿阔叶林及其转换而来、毗邻分布的人工林、果园、坡耕地和水田为对象, 研究土壤细菌和真菌群落多样性、结构和预测功能对原始林转换的响应规律。[结果] 原始林转为耕地, 土壤细菌多样性增加 29%~34%, 而转换为园地, 土壤真菌多样性降低 42%~49%。土壤细菌、真菌预测功能对原始林转换的响应大小和方向取决于特定功能指标和转换后的土地利用方式。与原始林相比, 园地和耕地土壤细菌的全局和概述图谱、碳水化合物代谢、辅助因子和维生素代谢功能的相对丰度增加 9%~25%, 但是土壤跨膜运输、信号传导和原核生物细胞群落功能的相对丰度则降低 11%~27%。坡耕地土壤内生真菌-凋落物腐生菌-土壤腐生菌相对丰度比原始林低 32%~42%, 而土壤动、植物病原菌的相对丰度比原始林高 10%~397%。与原始林相比, 人工林超过半数的土壤细菌、真菌功能潜力的相对丰度无显著差异。土壤水分与活性有机碳质量分数是调控细菌的潜在功能的关键因子, 而土壤真菌功能主要受土壤 pH、活性有机碳底物数量和养分有效性的调控。[结论] 原始常绿阔叶林转换为杉木人工林相对有利于维持土壤微生物的功能健康, 而转为坡耕地, 可能增加作物遭受土传病害的风险, 可为准确预测区域土壤健康演变和土地合理规划提供理论依据。

**关键词:** 土地利用变化; 土壤细菌; 土壤真菌; 功能预测; 土传病害

中图分类号: S154.3

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242-(2025)01-0189-10

## Response of Soil Microbial Diversity, Community Structure, and Functional Potential to Primary Forest Conversion in Northwestern Hunan Province

XIAO Huacui<sup>1</sup>, SHENG Hao<sup>1</sup>, SU Guohui<sup>1</sup>, ZHOU Ping<sup>2</sup>

(1. College of Resources, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China;

2. Key Laboratory of Agro-Ecological Processes in Subtropical Region,

Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China)

**Abstract:** [Objective] To explore the impact of primary forest conversion on soil microbial community diversity, structure and functions, in order to provide a theoretical reference for soil health preservation. [Methods] A subtropical typical primary evergreen broad-leaved forest and the adjacently converted conifer plantation, orchards, sloping tillage, and rice paddy were chosen in northwest Hunan Province. We assessed the response of the bacterial and fungal genomic diversity, community structure, and predicted functions to primary forest conversion. [Results] Comparing to the primary forest, the bacterial diversity was increased by 29%—34% in cultivated lands, while the fungal diversity was decreased by 42%—49% in the orchards. The response direction and magnitude of soil bacterial and fungal predicted function depended on the specific soil function and converted land-use type. Comparing to the primary forest, the relative abundance of global and overview maps, carbohydrate metabolism, and metabolism of cofactors and vitamins were 9%—25%

收稿日期: 2024-08-09

修回日期: 2024-09-20

录用日期: 2024-10-16

网络首发日期 (www.cnki.net): 2024-12-03

资助项目: 湖南省重点研发计划项目(2023NK2026); 国家自然科学基金项目(41571234); 湖南省研究生科研创新项目(CX20230708)

第一作者: 肖华翠(1993—), 女, 博士研究生, 主要从事土地利用与土壤健康研究。E-mail: xhc9578@stu.hunau.edu.cn

通信作者: 盛浩(1982—), 男, 教授, 博士, 博士研究生导师, 主要从事土壤资源利用与环境研究。E-mail: shenghao82@hunau.edu.cn

http://stbxb.alljournal.com.cn

higher in orchards and croplands, while the relative abundance of membrane transport, signal transduction, cellular community-prokaryotes were 11%—27% lower in orchards and croplands. In sloping farmland soil, the relative abundance of endophyte-litter saprotroph-soil saprotroph were 32%—42% lower than those in the primary forest, while the animal pathogen and plant pathogen were 10%—397% higher than those in the primary forest. There was no significant difference in >50% of the relative abundance of predicted microbial functions between the primary forest and plantations. The predicted bacterial functions are mainly regulated by soil moisture and labile organic C content, whereas the predicted fungal functions are mainly regulated by soil pH, quantity of labile organic C, and nutrient availability. [Conclusion] This study suggests that the conversion of primary evergreen broad-leaved forest to *Cunninghamia lanceolata* plantation is relatively conducive to the maintenance of soil health and functional potential, whereas the conversion to sloping farmland can increase the risk of soil-borne diseases on crops. Our findings provide a theoretical basis for predicting regional soil health evolution and rational land planning.

**Keywords:** land use change; soil bacteria; soil fungi; functional prediction; soil borne diseases

Received: 2024-08-09

Revised: 2024-09-20

Accepted: 2024-10-16

Online(www.cnki.net): 2024-12-03

森林对于维持陆地生物多样性、发挥生态系统服务功能具有重要作用。随着过去 300 a 来的工业经济发展,农林产业集聚度日益提高,高强度的土地利用转换,已造成全球森林损失约 700 万~1 100 万 km<sup>2</sup>[1]。高强度的土地转换可调控土壤微生物类群的生理机能、生活史、多样性和土壤理化性质,显著影响地下生态环境质量和土壤功能(土壤质量退化、土壤元素循环功能减弱和养分贫瘠化)。土壤微生物作为地下生态系统的重要组分,是驱动全球碳、氮、磷循环的“引擎”、参与元素生物地球化学循环和免疫功能、促进土壤形成与发展、稳定土壤团聚体结构、维持生物多样性、消纳土壤污染物、协同调控土壤肥力和土壤健康[2]。全面了解土壤微生物群落多样性、结构特征并预测其功能对森林转换的响应规律,对于科学评估土壤健康和合理规划、利用土地资源具有重要意义。

土壤微生物的生理结构简单、生活史短,对外界环境变化和人为干扰的响应尤为快速、敏感。土壤微生物指标常用作评估土壤养分循环、生态系统稳定性和土壤健康的关键指标[1]。中亚热带丘陵区的常绿阔叶林及其转换而来的人工林地、园地和耕地是当地典型的农林用地序列。土地利用方式转换序列,可为评估土壤细菌、真菌群落结构和功能如何响应区域土地转换,提供天然的试验观测平台[3]。在全球荟萃分析中,天然林转换为人工林导致土壤细菌群落结构从 *K* 策略向 *r* 策略转变,增加土壤细菌丰富度和降低土壤碳、氮循环功能;转为农用地增加/降低土壤细菌多样性,降低/未改变土壤微生物功能;转为草地显著增加真菌群落同质性和细菌群落多样性,真菌群落逐渐演变为由病原菌主导,而共生菌弱化[1,4-5]。然而,有关土壤细菌和真菌群落的多样性、结构、功能潜力

对中亚热带原始常绿阔叶林转换为人工林、园地和耕地的响应方向、响应程度和关键驱动因子,仍有待深入研究。

原始林转换为人工林、园地和耕地,势必显著改变局地小气候、地上植被覆盖、地表凋落物和地下根系、土壤理化性质,直接/间接调控土壤微生物群落的结构及功能[3]。课题组前期研究[3,6]报道,原始林转换调控植物生产力和土壤活性有机碳底物变化(土壤活性有机碳、养分有效性),驱动土壤呼吸动态、微生物群落组成和网络复杂性的变化。土地转换也可能改变土壤微生物群落的生理机能、行为表现、抗胁迫能力和生活策略,直接调控土壤微生物结构及功能[2]。土地转换对土壤微生物群落结构、功能潜力的影响,依赖于特定的自然立地条件和人为管理方式、强度,但是关键的土壤调控因子,还有待进一步的探索。目前,有关森林转换对土壤微生物群落结构、功能潜力的研究,主要聚焦于单一的土地类型转换方向(天然林转换为人工林、森林转换为农用地或森林转换为草地)[4,7-8]。有关原始植被向多样化、高强度利用的土地转换对土壤微生物功能潜力的影响,仍需深入研究。刻画区域典型土地利用方式的土壤微生物群落结构及其功能潜力特征,对于预测区域土壤健康、功能和优化土地管理模式具有重要作用。

由此,本研究选取湘西北丘陵区小流域内本底一致、土地利用史清晰且毗邻分布的原始常绿阔叶林、人工林、园地和耕地作为研究对象,应用扩增子测序技术,结合 PICRUSt 和 FUNguild 功能预测,试图探索土壤微生物类群及其功能潜力对土地转换的响应规律,揭示高强度土地利用转换背景下,驱动土壤微生物功能潜力发挥的关键微生物类群和土壤因子,以期为区域农林资源

永续利用、产业健康发展提供科学依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验地概况

试验地位于湘西北永顺县的小溪国家自然保护区(28°42′~28°53′N, 110°06′~110°21′E), 地处雨热同期的典型中亚热带湿润季风气候区, 年平均气温 12~14 °C, 年平均降雨量 1 300~1 600 mm。土壤为板岩风化坡积物发育的泥质红壤(土属), 呈酸性, 土体厚度一般>1 m。小溪国家自然保护区位置偏远, 人为干扰较小, 保存大面积成片分布的原生沟谷常绿阔叶林, 孕育大

量珍稀的、古老的、孑遗的和特有濒危生物区系, 被誉为“中南十三省唯一免遭第四纪冰川侵袭的原始次生林天然资源宝库”<sup>[3]</sup>。该保护区被视为生物多样性的基因库和研究生物多样性的热点区, 为阐明原始林转换对生态系统服务功能的影响提供宝贵的参考基准。在小流域内, 分布着土地利用史清晰的原始常绿阔叶林及其转换而来的杉木人工林、果园、坡耕地和水田。有关试验地的土地利用史、自然环境条件、人为施肥管理措施的详细描述, 可参考前期报道<sup>[3,9]</sup>。有关试验地 0~20 cm 表土的物理、化学性质见表 1。

表 1 不同土地利用方式 0~20 cm 表土理化性质

Table 1 Physiochemical properties of the topsoil at 0—20 cm depth under various land use types

指标	原始林	人工林	果园	坡耕地	水田
CP/(kg·cm <sup>-2</sup> )	12.8±1.3ab	12.9±2.1ab	13.6±2.7ab	14.6±2.3a	9.3±2.8b
pH	4.7±0.4b	4.8±0.3b	4.7±0.4ab	5.4±0.3a	5.5±0.2a
MW/(%)	17.7±5.6b	15.7±4.7b	8.7±1.5c	12.1±4.6b	29.5±3.2a
SOC/(g·kg <sup>-1</sup> )	54.8±20.7a	52.1±17.6a	18.4±6.7b	18.9±6.3b	31.8±5.6ab
DOC/(mg·kg <sup>-1</sup> )	432.8±92.3a	412.1±81.4a	227.2±44.8b	156.4±72.8b	99.6±29.9c
ROC/(g·kg <sup>-1</sup> )	15.1±1.2a	9.8±0.9b	6.9±0.9c	4.7±1.0c	5.5±1.1c
LFOC/(g·kg <sup>-1</sup> )	5.3±0.6a	3.2±0.3c	3.9±0.4bc	2.0±0.3d	4.0±0.3b
FPOC/(g·kg <sup>-1</sup> )	8.1±1.0a	5.8±0.6b	3.5±0.2c	2.5±0.5c	4.8±0.6b
TN/(g·kg <sup>-1</sup> )	4.5±0.8a	3.4±1.2a	1.4±0.4b	2.3±0.5b	2.8±0.3ab
TP/(g·kg <sup>-1</sup> )	0.9±0.5a	0.4±0.3b	0.3±0.1c	0.5±0.1b	0.6±0.1a
DON/(mg·kg <sup>-1</sup> )	122.8±56.9a	83.1±27.7a	30.7±14.5b	39.9±20.3b	52.0±13b
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N/(mg·kg <sup>-1</sup> )	9.5±4.8a	3.1±1.2b	7.1±4.1a	7.4±4.6a	2.3±1.1b
DOC/DON	3.5±1.6b	5.0±2.0ab	7.3±2.1a	3.9±1.6b	1.9±0.8c

注:表中数据均为平均值±标准差;CP、MW、SOC、DOC、ROC、LFOC、FPOC、TN、TP 和 DON 分别为土壤紧实度、土壤水分质量分数、土壤有机碳、可溶性有机碳、易氧化有机碳、轻组有机碳、细颗粒有机碳、全氮、全磷和可溶性有机氮;同行不同小写字母表示不同土地利用方式间差异显著( $p<0.05$ )。下同。

### 1.2 样品采集

土壤样品采自毗邻分布的小溪、泉溪和田溶 3 个自然村。每个自然村,选取 1 个小流域同侧分布的原始常绿阔叶林及其转换而来的杉木人工林、猕猴桃园和柑橘园、玉米旱地和一季稻水田(图 1)。2021 年 7 月,在每个自然村、每种土地利用方式内,分别设置 3 块采样地(25 m×25 m)。应用棋盘法,在各样地内,设置 9~15 个 0~20 cm 表层土壤采样点。应用不锈钢土钻,采集表层混合土壤样品,装入便携式冰盒,立即带回室内。室内去除植物根系、凋落物和大块砾石等异物。应用四分法,将土壤分成两部分:一部分鲜土置于-80 °C 冰箱,作为土壤 DNA 提取样品;另一部分鲜土经自然风干、过筛,作为土壤理化指标测试样品。

### 1.3 土壤理化性质的测试

土壤理化指标测试主要参照《土壤农化分析》<sup>[10]</sup>。采用紧实度仪原位测定土壤紧实度。土壤水分质量分数采用烘干法;pH 采用电位法,应用玻璃电极在 1:2.5(w/v)土/水悬液中测定;土壤有机碳(SOC)采用重铬酸钾氧化-容量法;土壤易氧化有

机碳(ROC)采用 333 mmol/L KMnO<sub>4</sub> 氧化法;土壤粒径为 53~250 μm 的细颗粒有机碳(FPOC)先用湿筛法提取,再用重铬酸钾外加热容量法测定;轻组有机碳(LFOC)采用 1.7 g/cm<sup>3</sup> NaI 重液浸提-烧失法;全氮(TN)采用凯氏定氮法;全磷(TP)采用酸溶-钼锑钨比色法;可溶性有机碳、氮(DOC, DON)分别采用总有机碳分析仪(TOC-V 系列 CPH/CPN 型号,岛津公司,日本)和连续流动分析仪测定(AA3 型号,布朗卢比公司,德国);硝态氮(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)用 KCl 浸提,流动分析仪测定。

### 1.4 土壤 DNA 提取、PCR 扩增和测序

称 0.25 g 鲜土,应用 MoBio Powersoil™ DNA 试剂盒(MoBio Laboratories,美国),提取土壤微生物 DNA。采用 1% 琼脂糖凝胶电泳和 NanoDrop One 分光光度计(ND-2 000 型号,赛默飞世尔科技公司,美国)对提取的 DNA 进行可视化和定量。采用 341F/806R 和 ITS1F/ITS2R 引物组,分别扩增不同土地利用方式土壤细菌 16S rRNA 基因和真菌 ITS 基因。采用高通量测序仪(Illumina Miseq 平台,美

吉生物医药科技有限公司,中国)检测、量化 PCR 扩增产物。应用 QIIME 平台优化原始测试序列,进行数据质控。采用 UPARSE 软件(7.1 版本),根据 97% 的相似度,划分操作分类单元(OTU)和 OTU 聚类。将 QIIME 获得的 OTU 分别与 KEGG、Funguild 数据库进行比对,获得预测土壤微生物的功能基因及丰度。为了不过度解读真菌功能群,仅保留“极可能”(highly probable)和“很可能”(probable)2 个等级,删除置信度为“可能”(possible)的等级。

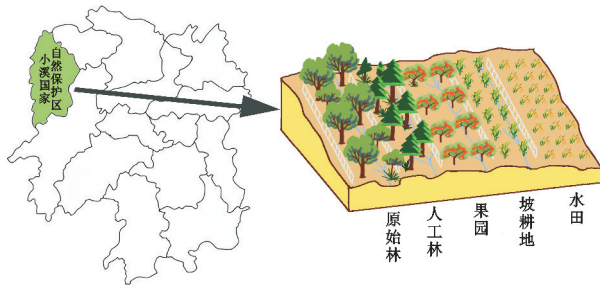


图 1 研究区及样地设计

Fig.1 Geographical location and schematic design of the study

### 1.5 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 软件计算变量的均值和标准差。基于 SPSS 20.0 软件,采用单因素方差分析,结合最小显著差异法(LSD),比较不同土地利用方式间相

对丰度>10%的菌门、相对丰度最高的 5 种菌属和其他变量平均值的差异,显著性水平设为 0.05。应用 Origin 2021 函数绘图软件和 R 软件中 pheatmap 程序包,分别绘制柱状图和热图。土壤微生物丰富度指数和谱系多样性均由 R 软件中 picante 程序包实现。采用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析,探究影响土壤微生物群落结构和预测功能基因相对丰度的关键土壤因子。采用结构方程模型,分析土壤理化性质和土壤微生物类群对丰度最高的细菌和真菌功能间因果关系。根据先验模型,建立这些因素中所有可能的途径;再运行 Amos 24.0 软件,用卡方自由度比(Cmin/DF)、拟合优度指数(CFI)和近似均方根误差(RMSEA)检验模型拟合优度。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤细菌、真菌群落的 $\alpha$ 多样性

与原始林相比,果园土壤细菌的丰富度、谱系多样性指数无显著差异;然而,人工林土壤细菌的丰富度、谱系多样性指数显著降低 29%~34%,坡耕地和水田则显著增加 10%~31%( $p < 0.05$ ) (表 2)。未观察到原始林、人工林、坡耕地和水田土壤真菌的多样性指数有显著差异。果园土壤真菌的丰富度、谱系多样性指数比原始林显著降低 42%~49%。

表 2 土壤细菌和真菌群落的  $\alpha$  多样性

Table 2 Alpha diversity of the bacterial and fungal communities in soil

类群	指标	原始林	人工林	果园	坡耕地	水田
细菌	丰富度	1 277.3±22.2c	840.6±18.5d	1 240.3±35.7c	1 471.6±35.3a	1 398.6±10.2b
	谱系多样性	112.5±0.5c	79.5±2.1d	115.4±3.5c	133.7±0.9b	146.9±2.4a
真菌	丰富度	884.0±97.3a	785.0±183.4a	448.6±181.2b	640.0±260.1ab	596.0±219.3ab
	谱系多样性	233.2±22.5a	205.3±44.2a	135.8±34.7b	180.7±56.7ab	195.1±37.6ab

### 2.2 土壤细菌、真菌的群落结构

由图 2a 可知,不同土地利用方式土壤优势细菌门为变形菌门(28%~57%)、放线菌门(20%~40%)和酸杆菌门(12%~19%)。与原始林相比,人工林、果园、坡耕地和水田土壤变形菌门的相对丰度分别降低 14%、70%、51%和 46%;但是,坡耕地土壤放线菌门、果园土壤酸杆菌门的相对丰度分别高约 1 倍( $p < 0.05$ )。水田土壤酸杆菌门的相对丰度比原始林显著低 46%,而果园绿弯菌门、水田厚壁菌门的相对丰度比原始林分别大幅高 15 倍和 23 倍。土壤真菌主要以子囊菌门(35%~64%)、担子菌门(7%~34%)和被孢霉门为主(13%~24%)(图 2b)。与原始林相比,坡耕地和水田土壤子囊菌门的相对丰度分别提高 64%和 54%,而担子菌门的相对丰度分别降低 52%和 72%( $p < 0.05$ )。

土壤细菌优势属为变杆菌属、未分类的酸酞菌、慢生根瘤菌属、未分类的黄色杆菌属和未分类的浮霉菌(图 2c)。与原始林相比,果园、坡耕地、水田土壤变杆菌属、慢

生根瘤菌属和未分类的浮霉菌属的相对丰度显著降低 10%~86%,但是人工林、果园和坡耕地土壤未分类的酸杆菌属的相对丰度显著提高 29%~292%( $p < 0.05$ )。

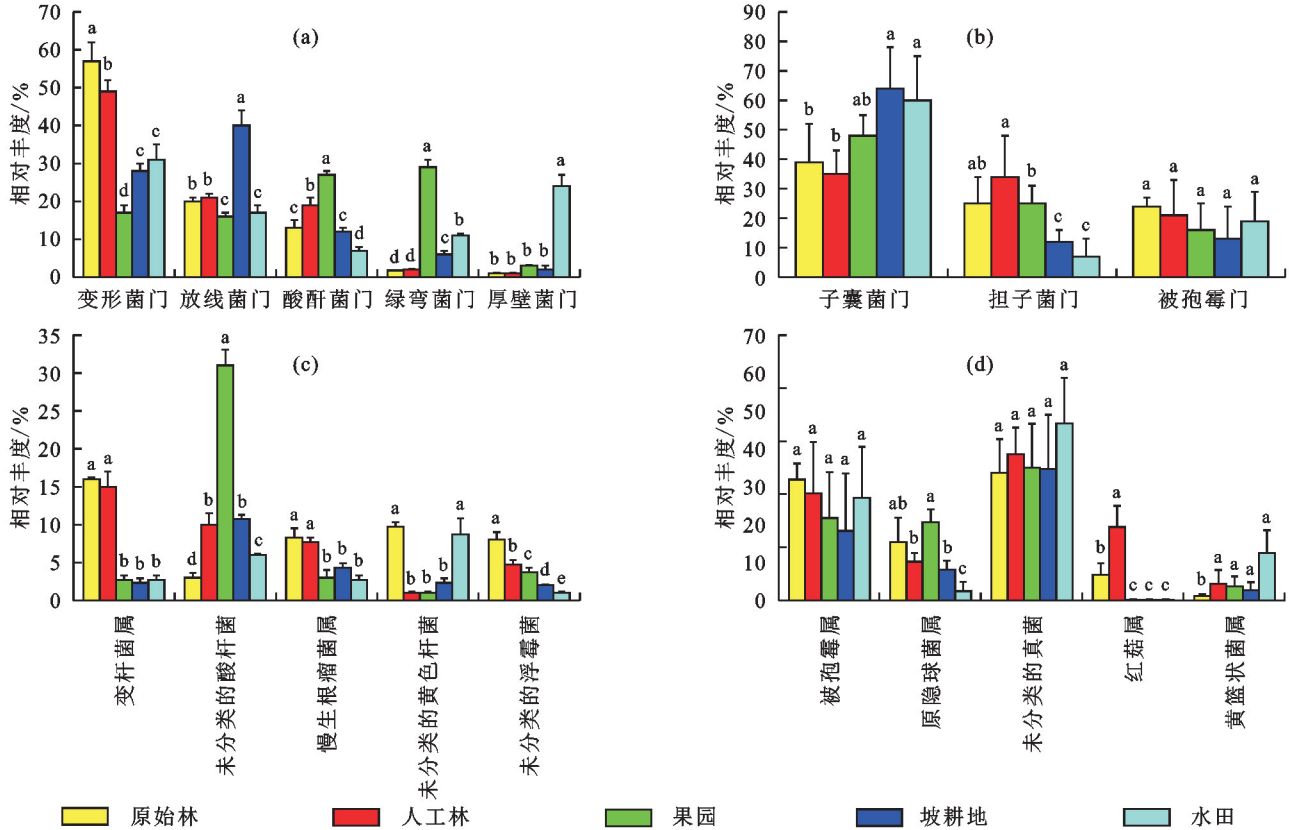
土壤真菌优势属包括被孢霉属、原隐球菌属、未分类的真菌、红菇属和黄篮状菌属(图 2d)。与原始林相比,水田土壤原隐球菌属的相对丰度显著降低 85%;但是,人工林、果园、坡耕地和水田土壤黄篮状菌属的相对丰度,大幅增加 2.8~10 倍( $p < 0.05$ )。

### 2.3 土壤细菌、真菌群落的功能潜力

基于 PICRUST2 进行细菌功能预测,通过比对 KEGG 数据库,共获得 6 类一级预测代谢通路,其中,以代谢功能的相对丰度最高(图 3a)。在二级预测功能层中,共获得 46 个子功能基因。针对预测功能相对丰度较高的前 19 个子功能的分析表明,果园、坡耕地和水田土壤细菌的全局和概述图谱、碳水化合物代谢、辅助因子和维生素代谢、转化、复制与修复、核苷酸代谢、其他次级代谢物的生物合成、折叠、分类

和降解基因的相对丰度比原始林显著提高 9%~27% ( $p < 0.05$ , 图 3b)。然而,果园、坡耕地和水田土壤细菌的跨膜运输、信号传导、原核生物细胞群落、异生物素降解和代谢、脂类代谢、其他氨基酸代谢基因的相对丰

度比原始林降低 11%~27%。与原始林相比,人工林土壤细菌其他次级代谢物的生物合成、萜类化合物和聚酮类化合物代谢基因相对丰度显著升高,但是其他功能基因的相对丰度无显著差异 ( $p > 0.05$ )。



注: 图柱上方不同小写字母表示不同土地利用方式间差异显著,  $p < 0.05$ 。

图 2 土壤细菌、真菌群落的相对丰度

Fig.2 Relative abundances of the dominant bacteria and fungi in soil

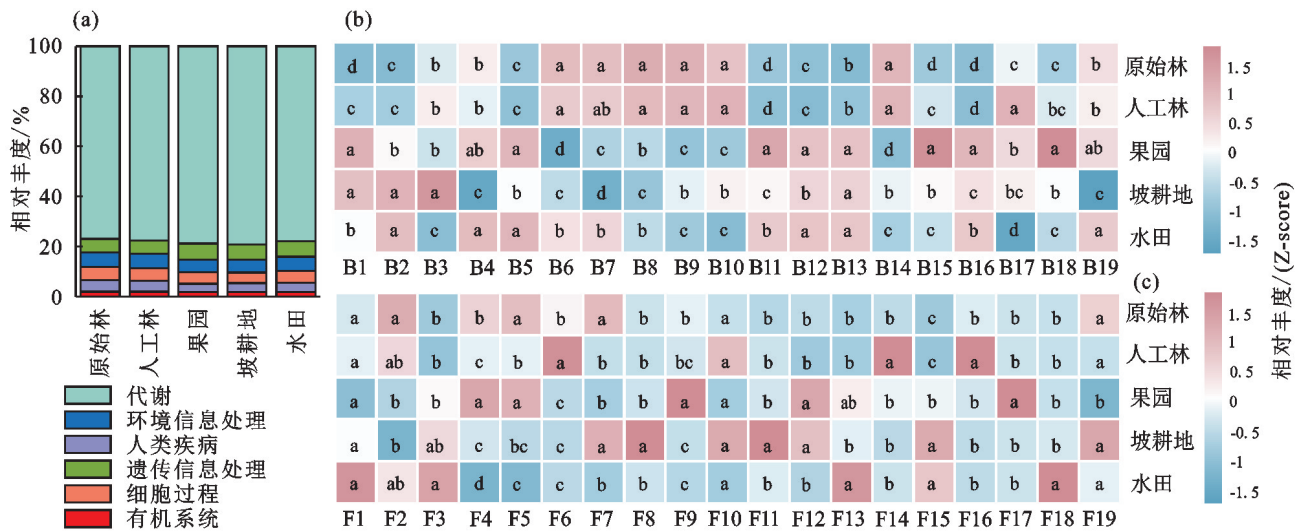
由图 3c 可知,与原始林相比,果园和坡耕地土壤内生真菌-凋落物腐生菌-土壤腐生菌的相对丰度显著降低 32%~42%,坡耕地、水田土壤寄生真菌-未定义腐生菌、土壤腐生真菌、外生菌根真菌、木质腐生真菌相对丰度的降幅更大(41%~98%) ( $p < 0.05$ )。然而,人工林土壤外生菌根真菌、粪腐真菌、地衣寄生真菌-未分类腐生真菌;果园土壤寄生真菌-未定义腐生菌、动物病原菌-植物病原菌-未分类的腐生菌、地衣寄生真菌;坡耕地动物病原菌、植物病原菌、动物病原菌-粪腐真菌-内生菌寄生真菌、动物病原菌-植物病原菌-未分类的腐生菌和水田土壤未定义腐生菌、丛枝菌根真菌、动物病原菌-内生菌-木质腐生菌、内生菌-植物病原菌相对丰度显著提高 32%至 13.6 倍 ( $p < 0.05$ )。值得关注的是,与原始林相比,人工林土壤超过 1/2 真菌的相对丰度无显著差异。

#### 2.4 土壤细菌与真菌多样性、群落结构、预测功能和土壤理化性质的相关性

冗余分析显示,土壤理化性质解释土壤细菌预测

功能变化的 85%;其中,土壤 ROC、LFOC 质量分数和 MW 是影响土壤细菌功能变化的主要因子,分别解释土壤细菌功能变化的 48%、15%和 16%(图 4a)。土壤中 ROC、LFOC、土壤水分质量分数与细菌的能量代谢、跨膜运输、信号传导、原核生物细胞群落预测功能呈正相关。此外,土壤理化性质解释土壤真菌预测功能变化的 55%,pH、CP 和 DOC/DON 是调控土壤真菌预测功能变化的关键因子(图 4b)。

在 RDA 分析中,第 1 轴和第 2 轴分别解释土壤细菌多样性、类群(属水平)变化的 74%和 5%(图 4c)。其中,土壤 DOC、TP 质量分数和 DOC/DON 分别解释细菌类群丰度、多样性指数变化的 27%、26%、23%。然而,土壤 TN 和 ROC 质量分数分别解释真菌类群丰度、多样性变化的 30%和 20%,是调控真菌群落变化的主要因子(图 4d)。相关分析表明,土壤细菌功能相对丰度的变化主要与变杆菌属、慢生根瘤菌属和细菌系谱多样性呈显著相关(图 5a);不同营养型土壤真菌的相对丰度与被孢霉属、原隐球菌属、未分类真菌和真菌多样性指数呈显著相关(图 5b)。



注: B1~B19 分别为全局和概述图谱、碳水化合物代谢、氨基酸代谢、能量代谢、辅助因子和维生素代谢、跨膜运输、信号传导、原核生物细胞群落、异生物素降解和代谢、脂类代谢、转化、复制与修复、核苷酸代谢、其他氨基酸代谢、其他次级代谢物的生物合成、折叠-分类和降解、萜类化合物和聚酮类化合物代谢、聚糖生物合成与代谢和细胞运动; F1~F19 分别为不明真菌、内生真菌-凋落物腐生菌-土壤腐生菌、未定义腐生菌、寄生真菌-未定义腐生菌、土壤腐生真菌、外生菌根真菌、动物病原菌、植物病原菌、木质腐生真菌、内生菌-植物病原菌、动物病原菌-粪腐真菌-内生菌寄生真菌、动物病原菌-植物病原菌-未分类的腐生菌、丛枝菌根真菌、粪腐真菌、动物病原菌-内生菌-木质腐生菌、地衣寄生真菌-未分类腐生真菌、地衣寄生真菌、内生菌-植物病原菌和其他; 同列不同小写字母代表差异显著 ( $p < 0.05$ )。

图 3 土壤细菌和真菌群落的功能预测

Fig.3 Predictive functions of the bacterial and fungal communities in soil

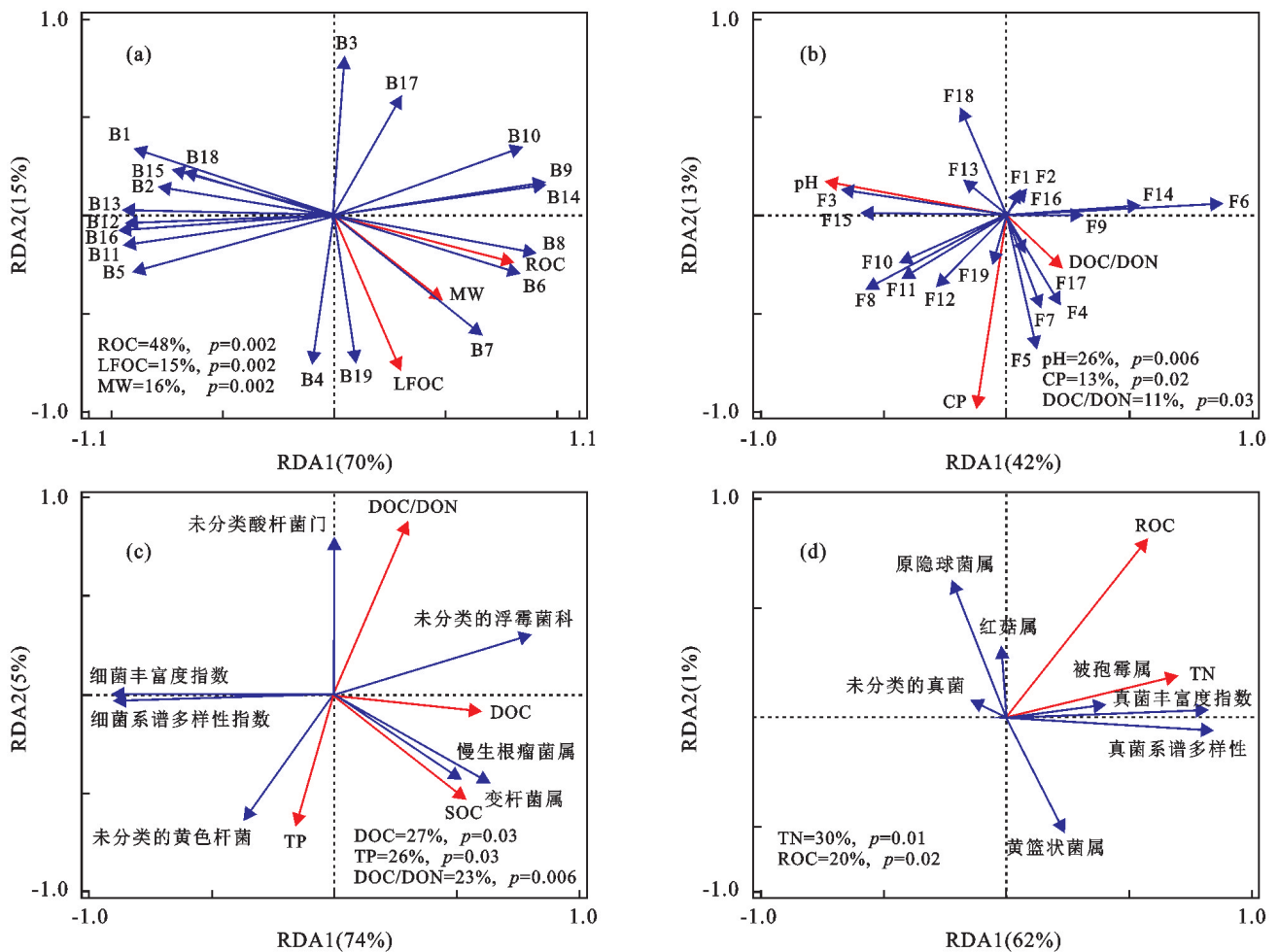


图 4 土壤微生物多样性、群落结构、预测功能与理化性质的 RDA 分析

Fig.4 RDA analysis of the microbial diversity, community structure, predictive function, and physicochemical properties of the soil

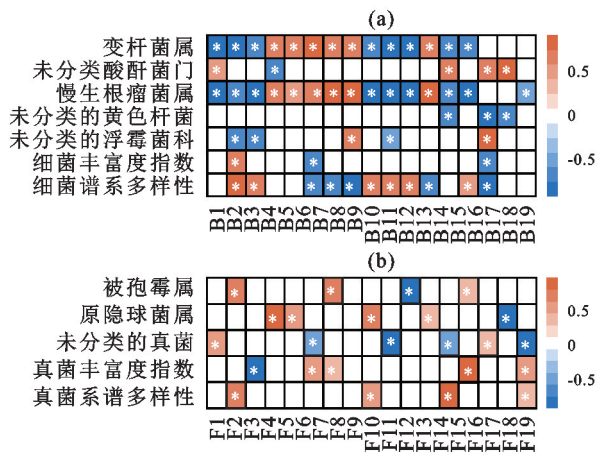
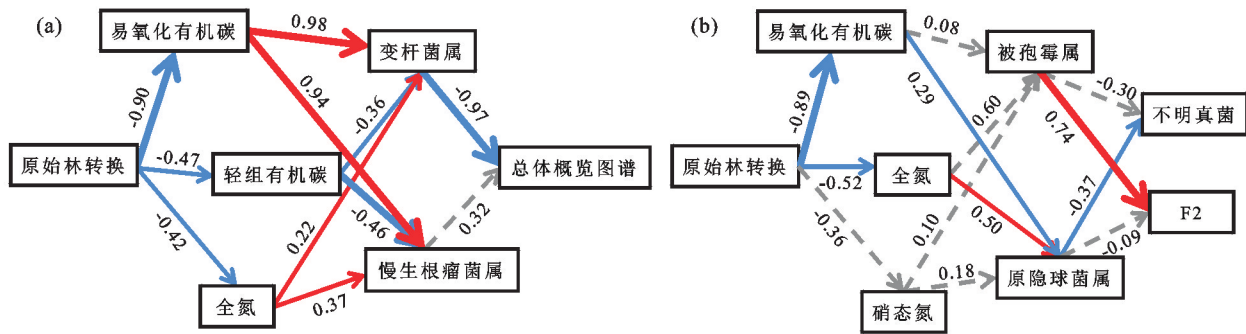


图 5 土壤微生物多样性、类群与预测功能的相关性  
 Fig.5 Correlation coefficients between soil microbial diversity, community, and predictive function

结构方程模型结果显示,原始林转换主要通过降低土壤 ROC、LFOC 和 TN 质量分数,减少变杆菌属、慢生根瘤菌属的相对丰度,从负面影响相对丰度最高的土壤细菌全局和概述图谱功能(图 6a)。此外,原始林转换也通过降低土壤 ROC 和 TN 质量分



注:箭头表示假设的方向;红色箭头表示正相关,蓝色箭头表示负相关;箭头的宽度表示关系的强度;标准化的路径系数位于箭头旁;实线表示显著( $p < 0.05$ ),虚线表示不显著( $p > 0.05$ )。

图 6 土壤理化性质、微生物群落的相对丰度影响细菌、真菌预测功能的结构方程模型

Fig.6 Structural equation model for physicochemical properties and relative abundance of microbial community affecting predictive microbial functions

与土壤细菌相比,土壤真菌多样性对原始林转换的响应敏感度较低。仅原始林转换为果园,土壤真菌的多样性降低,反映果园土壤真菌类群趋于同质化。土壤中大部分真菌类群的生态幅较广,能通过菌丝吸收养分,对环境胁迫的适应能力强于细菌<sup>[13]</sup>,高强度土地转换活动对土壤真菌多样性影响较小。原始林转换为果园,土壤全氮和易氧化有机碳质量分数有效性锐减,频繁的人为干扰破坏真菌菌丝,均可能降低土壤真菌的多样性<sup>[3]</sup>。RDA 分析结果表明,土壤真菌多样性与全氮和易氧化有机碳质量分数呈正相关。

### 3.2 土壤细菌和真菌群落结构对原始林转换的响应

不同土地利用方式塑造独特的土壤微生态环境。生态位不同的土壤微生物类群,借助趋化感应,定殖于底物有效性不同的土壤部位,导致土壤微生物群落

数,影响原隐球菌属的相对丰度,分别从负面、正面调控土壤中不明真菌、内生真菌-凋落物腐生菌-土壤腐生菌的相对丰度(图 6b)。

## 3 讨论

### 3.1 土壤细菌和真菌多样性对原始林转换的响应

原始林转为坡耕地、水田显著增加土壤细菌的多样性指数。在全球荟萃分析中,森林转换为农田,土壤细菌  $\alpha$  多样性增加 42%~117%<sup>[11]</sup>。原因可能是坡耕地、水田施用化肥和有机肥,引入外源土壤微生物类群;频繁的耕作管理活动(翻耕整地、灌溉、杀虫剂和除草剂喷洒、收割)增加土壤细菌多样性;人为干扰造成土壤微气候环境的剧烈波动,也可影响局地土壤温度、水分和土壤通气条件,介导土壤细菌多样性;土壤 pH 和有效养分增加也可能增加细菌多样性<sup>[3,7]</sup>。然而,原始林转换为人为干扰强度相对较低的杉木人工林,土壤细菌多样性降低(表 1),可能与杉木根系分泌酚类、单宁和其他化合物,抑制土壤微生物群落的生长繁殖有关<sup>[12]</sup>。

构建的差异<sup>[14]</sup>。所选原始林转换为其他土地利用方式,生长迅速、富营养型的土壤变形菌门(变杆菌属、慢生根瘤菌属)相对丰度显著下降。与一些研究<sup>[7]</sup>报道森林转换为人工林和桃园,土壤变形菌门的相对丰度降低的结果基本类似。原始林转换大幅降低土壤有机碳质量分数和活性(表 1),直接减少供给土壤细菌生长的碳源<sup>[3,6]</sup>,降低土壤中变形菌门(变杆菌属和慢生根瘤菌属)相对丰度。土壤变杆菌属、慢生根瘤菌属的相对丰度与土壤 SOC、DOC 质量分数呈显著正相关(图 4c),从侧面佐证此推测。参与土壤有机质腐解、促进土壤氮固存和植物生长、抗病的变杆菌属、慢生根瘤菌属相对丰度降低,表明原始林转换不利于土壤生态功能发挥。然而,原始林转为坡耕地显著增加土壤放线菌门的相对丰度,而转为水田则降

低。土壤中,放线菌是革兰氏阳性菌的优势菌群之一,多寡营养、好气异养型细菌、抗胁迫的能力强,能在贫瘠土壤环境中生存<sup>[15]</sup>。坡耕地频繁耕种增强土壤通气性,而水田长期淹水形成土壤厌氧环境,可能导致土壤放线菌门相对丰度的增加和降低<sup>[6]</sup>。水田土壤酸杆菌门(未分类的酸杆菌属)的相对丰度也比原始林低。本区常绿阔叶林转换为桃园,土壤酸杆菌门的相对丰度也显著降低<sup>[7]</sup>。土壤中,大部分酸杆菌门和未分类的酸杆菌属细菌类群嗜酸性,能降解植物残体,参与铁循环和单碳化合物代谢<sup>[15]</sup>。原始林转换为水田,土壤 pH 提高 0.8 个单位(表 1),可能导致土壤酸杆菌门的相对丰度降低。

土壤真菌群落结构在维持生态系统稳定性方面具有重要作用<sup>[2]</sup>。所选农林用地土壤真菌优势菌门包括子囊菌门、担子菌门和被孢霉门。与本区报道<sup>[16]</sup>的第四纪古红土不同利用方式的土壤优势真菌门基本类似。土壤子囊菌门多为腐生菌,能降解结构复杂的有机物质,而担子菌门真菌则主要分解木质素、纤维素的难分解物质<sup>[15]</sup>。原始林转为坡耕地和水田,土壤子囊菌门真菌的相对丰度增加,而担子菌门和被孢霉属真菌的相对丰度降低。原因可能是,坡耕地和水田人为干扰和耕作较为频繁,容易破坏、分散土壤子囊菌门真菌的繁殖体<sup>[3]</sup>。此外,耕地长期施肥为土壤补充大量盐基离子,土壤呈弱酸性,比较适宜子囊菌门真菌的生长繁殖,弱化环境过滤作用<sup>[13]</sup>。然而,原始林转换后,土壤中大量能被担子菌门真菌利用的土壤有机质和养分有效性锐减,也可能导致土壤担子菌门的相对丰度降低<sup>[3]</sup>。RDA 分析结果和 LIU 等<sup>[17]</sup>研究均表明,中亚热带常绿阔叶林转换为人工林,土壤有机碳质量和养分质量分数下降,导致土壤担子菌门相对丰度的骤减。土壤担子菌门中的原隐球菌属相对丰度也由原始林转换为耕地显著下降。可能由于原隐球菌属多存在于土壤和植物根际中,主导土壤有机质降解,土地利用方式转换导致覆被变化影响根系分泌物和凋落物化学性质,降低土壤原隐球菌属的相对丰度<sup>[7]</sup>。同时原始林转换对相对丰度最高的被孢霉属无显著影响(图 2)。原因可能是一部分土壤被孢霉属微生物释放不饱和脂肪酸(花生四烯酸、 $\gamma$  亚麻酸和二十碳五烯酸),产生多种有机酸溶解土壤磷,缓解土地利用转换带来的环境胁迫<sup>[18]</sup>。

### 3.3 土壤细菌和真菌预测功能对原始林转换的响应

原始林转换对土壤细菌和真菌群落结构的影响进一步调控其功能组成。原始林转换为果园、坡耕地和水田,增加土壤细菌的全局和概述图谱、碳水化合

物代谢、转化、复制与修复、核苷酸代谢、其他次级代谢物的生物合成、折叠、分类和降解、萜类化合物和聚酮类化合物代谢功能的相对丰度(图 3b)。可能归因于原始林转换为其他利用方式,土壤活性有机底物大幅降低,对一些土壤细菌功能类群产生底物限制,上调细菌用于竞争生存优势功能(复制与修复、萜类化合物和聚酮类化合物代谢、折叠、分类和降解功能)的相对丰度<sup>[19]</sup>。自然生态系统(森林、草地和湿地)转换为农业生态系统,也增加土壤细菌代谢和环境信息处理功能的相对丰度<sup>[20]</sup>。但是,原始林转为坡耕地、水田,土壤细菌的氨基酸代谢、信号传导、能量代谢、异生物素降解和代谢、脂类代谢功能的相对丰度下调。表明土壤细菌群落通过脱氨和转氨作用、联合脱氨或脱羧作用分解成  $\alpha$ -酮酸、胺类供作物吸收能力、与植物互作能力、蛋白质的生物合成和外来化合物降解能力减弱,相对不利于土壤细菌存活和繁衍<sup>[21]</sup>。究其原因,原始林转换可直接改变土壤细菌生理机能、活性和功能的相对丰度,也可通过调控土壤理化性质、基质有效性,间接下调土壤细菌功能相对丰度<sup>[2]</sup>。结构方程模型结果也从侧面印证此观点(图 6a)。值得关注的是,与原始林相比,人工林超过半数土壤细菌预测功能的相对丰度无显著差异,指示原始林转换为杉木成熟林,相对有利于维持土壤细菌功能。此外,本研究发现,活性有机碳质量分数和土壤水分质量分数是调控土壤细菌功能潜力的关键土壤因子。ZHANG 等<sup>[22]</sup>研究也发现类似结果,可能与土壤活性有机碳为土壤细菌功能类群提供生长、繁殖所需的底物和能量,而水分直接与土壤细菌活性有关。

土壤真菌的生活史比细菌更为复杂。一些土壤真菌类群具有多种营养方式,是真菌群落适应环境采取的更为高级的生存策略<sup>[15]</sup>。原始林转换为果园、坡耕地,土壤内生真菌-凋落物腐生菌-土壤腐生菌的相对丰度降低,但是转换为水田,未定义腐生真菌的相对丰度增加(图 3c)。原始林转换为果园和坡耕地,植被类型单一化、覆盖度减少,地表枯枝落叶归还量少,土壤真菌可利用的底物有效性降低,内生真菌-凋落物腐生菌-土壤腐生菌相对丰度减少<sup>[23]</sup>。水田长期淹水状态下,土壤有机质分解速率变缓,可能导致水稻土滋生大量未定义腐生真菌。坡耕地和水田土壤寄生真菌-未定义腐生菌、土壤腐生真菌、外生菌根真菌和木质腐生真菌相对丰度比原始林低,可能与坡耕地和水田土壤凋落物量较少,外生菌根、土壤和木质腐生菌多生存于潮湿和低 pH 的森林土壤中有关<sup>[24]</sup>。指示原始林转换为人为干扰程度高的耕地,



土壤碳质量分数和碳循环功能降低。然而,原始林转为坡耕地,动、植物病原菌、动物病原菌-粪腐真菌-内生菌寄生真菌和动物病原菌-植物病原菌-未分类的腐生菌相对丰度显著增加。反映原始林转为坡耕地,作物土传病害的风险增加。一方面,农作物本身比较容易“吸引”植物病原菌,增加作物病害风险;另一方面,农田连年施用有机肥、化肥和农药导致土壤-植物-微生物系统互作失调,使土壤病菌入侵和引入外源病原菌<sup>[17]</sup>。此外,杉木林下植被多为外生菌根植被、郁闭度和湿度较高,导致原始林转为杉木人工林土壤外生菌根真菌、粪腐真菌和地衣寄生真菌-未分类腐生真菌相对丰度也增加<sup>[9]</sup>。值得注意的是,人为干扰较少的人工林土壤中多数营养型真菌的相对丰度与原始林无显著差异。意味着原始林转换为人工林,相对有利于维持土壤真菌功能。土壤 pH 和紧实度是调控不同营养型真菌相对丰度的关键因子。据报道<sup>[25]</sup>,全球表土真菌群落与其功能主要受土壤 pH 的调控,可能由于土壤 pH 在细胞膜结合的质子泵和蛋白质稳定性中具有重要作用,且大部分土壤真菌功能类群适宜生存于偏酸性环境;土壤 H<sup>+</sup> 浓度过高/过低,可能破坏真菌细胞膜的渗透性和稳定性<sup>[7]</sup>。因此,人为干扰情况下,土壤真菌根据不同营养策略适应环境,反映出的环境生态问题有助于后续对土地类型合理规划。

本研究基于 PICRUST2 和 Funguild,解析细菌和真菌群落功能<sup>[26-27]</sup>,但是此方法只能预测出数据库中已有的细菌和真菌功能,仍有一定局限,土壤中仍存在无法定义的细菌和真菌功能类群。因此,今后应结合代谢组学分析,深入探讨原始林转换对土壤细菌和真菌群落功能特征的影响。

## 4 结论

中亚热带湘西北的原始常绿阔叶林转换为耕地,显著增加土壤细菌全局和概述图谱、碳水化合物代谢、辅助因子和维生素代谢、转化、复制与修复、核苷酸代谢、折叠、分类和降解功能的相对丰度,但是也明显降低土壤细菌跨膜运输、信号传导、原核生物细胞群落、异生物素降解和代谢、脂类代谢、其他氨基酸代谢功能的相对丰度。原始林转为果园、坡耕地,降低土壤内生真菌-凋落物腐生菌-土壤腐生菌和未定义腐生真菌的相对丰度。原始林转为坡耕地,显著提高土壤动、植物病原菌的相对丰度,很可能增加作物遭受土传病害的风险。土壤水分与易利用的活性有机底物数量共同调控细菌的潜在功能,而土壤酸碱环境

(pH)、活性有机底物数量和养分有效性共同调控真菌的潜在功能。原始林转换主要通过大幅度降低土壤活性有机底物的数量,显著减少土壤变杆菌属、慢生根瘤菌属的相对丰度,从负面调控细菌群落的潜在功能;同时,也分别从负面、正面作用于原隐球菌属的相对丰度,调控土壤真菌群落的潜在功能。

### 参考文献:

- [1] DÍAZ-VALLEJO E J, SEELEY M, SMITH A P, et al. A meta-analysis of tropical land-use change effects on the soil microbiome: Emerging patterns and knowledge gaps[J]. *Biotropica*, 2021, 53(3): 738-752.
  - [2] SOKOL N W, SLESSAREV E, MARSCHMANN G L, et al. Life and death in the soil microbiome: How ecological processes influence biogeochemistry [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20: 415-430.
  - [3] XIAO H C, SHENG H, ZHANG L N, et al. How does land-use change alter soil microbial diversity, composition, and network in subtropical China? [J]. *Catena*, 2023, 231: e107335.
  - [4] WANG Y, CHEN L, XIANG W H, et al. Forest conversion to plantations: A meta-analysis of consequences for soil and microbial properties and functions[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(21): 5643-5656.
  - [5] QU X J, LI X G, BARDGETT R D, et al. Deforestation impacts soil biodiversity and ecosystem services worldwide[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, 121(13): e2318475121.
  - [6] SHENG H, YANG Y S, YANG Z J, et al. The dynamic response of soil respiration to land-use changes in subtropical China[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(3): 1107-1121.
  - [7] LIU T, WU X H, LI H W, et al. Soil organic matter, nitrogen and pH driven change in bacterial community following forest conversion[J]. *Forest Ecology and Management*, 2020, 477: e118473.
  - [8] NAKAYAMA M, IMAMURA S, TANIGUCHI T, et al. Does conversion from natural forest to plantation affect fungal and bacterial biodiversity, community structure, and co-occurrence networks in the organic horizon and mineral soil? [J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 446: 238-250.
  - [9] 肖华翠,梁万栋,李源钊,等.土壤碳氮磷和酶化学计量特征对原始林转换的响应[J]. *森林与环境学报*, 2024, 44(3): 225-232.
- XIAO H C, LIANG W D, LI Y Z, et al. Responses of soil C, N, P, and enzyme stoichiometry to primary

- forest conversion[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2024, 44(3): 225-232.
- [10] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 科学出版社, 2020.
- LU R K. Soil agrochemical analysis[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000.
- [11] PETERSEN I A B, MEYER K M, BOHANNAN B J M. Meta-analysis reveals consistent bacterial responses to land use change across the tropics[J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, 7: e391.
- [12] JI L, YANG Y C, YANG L X, et al. Effect of land uses on soil microbial community structures among different soil depths in northeastern China[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2020, 99: e103205.
- [13] EGIDI E, DELGADO-BAQUERIZO M, PLETT J M, et al. A few Ascomycota taxa dominate soil fungal communities worldwide[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: e2369.
- [14] XUE P P, MINASNY B, MCBRATNEY A B. Land-use affects soil microbial co-occurrence networks and their putative functions[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 169: e104184.
- [15] FIERER N, BRADFORD M A, JACKSON R B. Toward an ecological classification of soil bacteria[J]. *Ecology*, 2007, 88(6): 1354-1364.
- [16] 张程程, 孙仲秀, 王秋兵, 等. 不同土地利用方式下第四纪古红土细菌和真菌群落特征[J]. *土壤通报*, 2023, 54(4): 897-912.
- ZHANG C C, SUN Z X, WANG Q B, et al. Characteristics of bacterial and fungal communities in quaternary red soils under different land-use patterns[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2023, 54(4): 897-912.
- [17] LIU T, WU X H, LI H W, et al. Soil quality and r-K fungal communities in plantations after conversion from subtropical forest[J]. *Catena*, 2022, 219: e106584.
- [18] 宁琪, 陈林, 李芳, 等. 被孢霉对土壤养分有效性和秸秆降解的影响[J]. *土壤学报*, 2022, 59(1): 206-217.
- NING Q, CHEN L, LI F, et al. Effects of *Mortierella* on nutrient availability and straw decomposition in soil [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(1): 206-217.
- [19] DOS SANTOS TEIXEIRA C, HOLLAND-MORITZ H, BAYER C, et al. Land management of formerly subtropical Atlantic Forest reduces soil carbon stocks and alters microbial community structure and function [J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 195: e105252.
- [20] PENG Z H, QIAN X, LIU Y, et al. Land conversion to agriculture induces taxonomic homogenization of soil microbial communities globally[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: e3624.
- [21] ZENG Y, CHARKOWSKI A O. The role of ATP-binding cassette transporters in bacterial phytopathogenesis [J]. *Phytopathology*, 2021, 111(4): 600-610.
- [22] ZHANG H K, FANG Y Y, ZHANG B G, et al. Land-use-driven change in soil labile carbon affects microbial community composition and function [J]. *Geoderma*, 2022, 426: e116056.
- [23] WANG C Q, KUZYAKOV Y. Mechanisms and implications of bacterial-fungal competition for soil resources [J]. *The ISME Journal*, 2024, 18(1): e073.
- [24] 王永龙, 张旋, 徐颖, 等. 包头市公园林下土壤外生菌根真菌的多样性与群落构建机制[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(5): 1225-1234.
- WANG Y L, ZHANG X, XU Y, et al. Diversity and community assembly mechanism of soil ectomycorrhizal fungi in urban parks of Baotou City, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(5): 1225-1234.
- [25] BAHRAM M, HILDEBRAND F, FORSLUND S K, et al. Structure and function of the global topsoil microbiome [J]. *Nature*, 2018, 560: 233-237.
- [26] LANGILLE M G I, ZANEVELD J, CAPORASO J G, et al. Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences[J]. *Nature Biotechnology*, 2013, 31: 814-821.
- [27] NGUYEN N H, SONG Z W, BATES S T, et al. FUN-Guild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild[J]. *Fungal Ecology*, 2016, 20: 241-248.