

黄河三角洲不同生境土壤理化特性及细菌群落结构特征

吴桐桐, 徐基胜, 周云鹏, 陈美淇, 周谈坛, 郭伟, 陈金林, 赵炳梓

引用本文:

吴桐桐, 徐基胜, 周云鹏, 陈美淇, 周谈坛, 郭伟, 陈金林, 赵炳梓. 黄河三角洲不同生境土壤理化特性及细菌群落结构特征[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(10): 2250–2261.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2022-0169>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

渭北旱塬不同覆膜农田土壤微生物群落和酶活性的差异

于亚军, 张浩, 张子豪, 王聪, 王凯, 蒋锐

农业环境科学学报. 2020, 39(11): 2578–2586 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0670>

秸秆还田对麦玉系统土壤有机碳稳定性的影响

王学霞, 张磊, 梁丽娜, 宋宁宁, 刘东生, 王甲辰

农业环境科学学报. 2020, 39(8): 1774–1782 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0010>

采用石墨-无机硅胶复合阳极的土壤MFC产电性能研究

鲁雨, 周丰武, 钟文辉, 刘丽, 李小方, 邓欢

农业环境科学学报. 2020, 39(12): 2815–2823 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0619>

铁改性生物炭对水稻土中砷/铁还原的影响

何璇, 钱子妍, 吴川, 崔梦倩, 薛生国

农业环境科学学报. 2022, 41(4): 755–764 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0961>

围垦对滨海稻田土壤 N_2O 还原潜力的影响

汪方圆, 张耀鸿, 饶旭东, 谢晴, 贾仲君

农业环境科学学报. 2020, 39(11): 2668–2674 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0533>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

吴桐桐, 徐基胜, 周云鹏, 等. 黄河三角洲不同生境土壤理化特性及细菌群落结构特征[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(10): 2250–2261.

WU T T, XU J S, ZHOU Y P, et al. Variation in soil properties and bacterial community composition of different habitat soils in the Yellow River Delta, China[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(10): 2250–2261.



开放科学 OSID

黄河三角洲不同生境土壤理化特性及细菌群落结构特征

吴桐桐^{1,2}, 徐基胜², 周云鹏², 陈美淇², 周谈坛², 郭伟², 陈金林^{1*}, 赵炳梓^{2*}

(1. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037; 2. 封丘农田生态系统国家试验站, 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008)

摘要:以黄河三角洲翅碱蓬(重度盐渍土S1)、柽柳(中度盐渍土S2)、荻(轻度盐渍土S3)和苦楝(非盐渍土S4)四种不同生境土壤为研究对象,探究从近海到内陆土壤环境和细菌群落结构的变化以及二者之间的耦合关系,并识别各生态系统微生物网络中的关键物种及其功能。结果表明:从近海到内陆随生态系统的变化,电导率(EC)是土壤性质变化最大的参数,依次降低;随盐碱程度降低,土壤硝态氮($\text{NO}_3\text{-N}$)和微生物生物量碳(MBC)含量明显升高,土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)含量逐渐增加,但全钾(TK)、速效钾(AK)和有效磷(AP)含量则有降低趋势。四种生境土壤的细菌群落均以变形菌(Proteobacteria)、浮霉菌(Planctomycetes)和放线菌(Actinobacteria)为主,S1样品的细菌群落组成与其他三种土壤样品明显不同,存在更多的特异优势属(*Woeseia*等),而S2~S4样品则有更多的共性优势属(类诺卡氏菌属 *Nocardioides*等)。四种土壤样品均有独特的关键物种,包括S1样品中具有解磷功能的弧菌属(*Vibrio*)和铁还原功能的 *Geothermobacter*,S2样品中具有促进硝化过程的 *Candidatus_Entotheonella* 和化能异养微生物 *Amaricoccus*,S3样品中的甲基营养型嗜盐菌 *Methyloceanibacter* 和抑病菌 *Luteolibacter*,S4样品中具有生物固氮功能的无色杆菌属(*Achromobacter*)和促进有机物分解的出芽菌属(*Gemmata*)。对微生物群落结构变化解释率最高的土壤性质包括MBC(62.5%)、EC(11.7%)和AP(6.5%)。四种生境样品的大多数关键物种与EC和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 呈显著负相关,而与AK呈显著正相关。以上结果表明,微生物生物量对生态系统的变化有很高的敏感性,盐渍化并不一定引起土壤质量的全面退化,但对细菌群落结构和生态系统中的关键物种都有明显影响;在考虑生态系统功能时应关注微生物网络中的关键物种。

关键词:黄河三角洲;盐渍化;翅碱蓬;生态网络;关键物种

中图分类号:S153;S154.3 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2022)10-2250-12 doi:10.11654/jaes.2022-0169

Variation in soil properties and bacterial community composition of different habitat soils in the Yellow River Delta, China

WU Tongtong^{1,2}, XU Jisheng², ZHOU Yunpeng², CHEN Meiqi², ZHOU Tantan², GUO Wei², CHEN Jinlin^{1*}, ZHAO Bingzi^{2*}

(1. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. State Experimental Station of Agro-Ecosystem in Fengqiu, State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: The relationship between soil salinization and properties and their interactions with microbial communities and functions are

收稿日期:2022-02-23 录用日期:2022-06-20

作者简介:吴桐桐(1996—),男,山西运城人,硕士研究生,主要从事土壤微生物研究。E-mail:ttwu@issas.ac.cn

*通信作者:陈金林 E-mail:jlchen@njfu.edu.cn; 赵炳梓 E-mail:bzhao@issas.ac.cn

基金项目:江苏省自然科学基金项目(BK20191105);江苏高校优势学科建设工程项目(PAPD);中国科学院战略性先导科技专项子课题(XDA24020104);国家自然科学基金项目(41907090);财政部和农业农村部“中国现代农业产业技术体系”项目(CARS-03)

Project supported: The Natural Science Foundation of Jiangsu Province, China (BK20191105); The Priority Academic Program Development of Jiangsu Higher Education Institutions (PAPD); The Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA24020104); The National Natural Science Foundation of China (41907090); The China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-03)

important for understanding the biogeochemical cycles and ecosystem function regulation in saline wetlands. However, the impacts of salinity on soil functions remain elusive. The keystone taxa and their function in various saline habitats are not fully understood. In this study, soil samples were collected from four different habitats from the coast to the inland region in the Yellow River Delta: High salinity (S1), moderate salinity (S2), low salinity (S3), and non-saline soils (S4). The four habitat soils displayed decreasing salinity from the coast moving toward the inland. In addition to electrical conductivity (EC), other soil properties, including soil nutrients and microbial biomass carbon (MBC), were determined. The bacterial diversity and structure were investigated with 16S rRNA gene sequencing to identify the keystone species in the specific habitat. Results showed that EC, representing salinity, varied most among the soil properties from the coast to the inland. As salinity decreased, the contents of $\text{NO}_3\text{-N}$ and MBC considerably increased, and those of soil organic carbon (SOC) and total nitrogen (TN) gradually increased, whereas the contents of total potassium (TK), available potassium (AK), and available phosphorus (AP) were significantly decreased. The bacterial communities in the four different habitats were always dominated by Proteobacteria, Planctomycetes, and Actinobacteria, accounting for a relative abundance above 60%. The bacterial communities in S1 samples greatly differed from those in the other three habitats, with more specialist abundant genera in S1 samples and more abundant genera shared among the other three habitats. More importantly, each habitat soil featured specialist keystone taxa. For the S1 samples, the keystone species included OTU002085 (phosphate-solubilizing bacteria *Vibrio*) and OTU000979 (*Geothermobacter* involved in dissimilatory Fe(III) reduction). For the S2 samples, the keystone species included OTU000585 (*Candidatus_Entheonella*) and OTU000199 (*Amaricoccus*); *Candidatus_Entheonella* can promote nitrification, whereas *Amaricoccus* can degrade complex organic matter. For the S3 samples, the keystone species included OTU000015 (*Methyloceanibacter*) and OTU000138 (*Luteolibacter*). *Methyloceanibacter* was a key player in the global carbon cycle and *Luteolibacter* inhibits pathogens. For the S4 samples, the keystone species included OTU001724 (*Achromobacter*) and OTU000841 (*Gemmata*). *Achromobacter* species were efficient in biological nitrogen fixation, and *Gemmata* elevated urease activity to increase organic matter decomposition. Most of these keystone OTUs were significantly negatively correlated with EC and $\text{NO}_3\text{-N}$ content, and positively correlated with AK content. For the total bacterial community, MBC was the most influencing factor, which explained 62.5% of the variation, followed by EC (11.7%) and AP (6.5%), as revealed using multiple regression tree analysis (MRT). These results indicate that the microbial biomass is extremely sensitive to variations in habitats with different salinity. Salinization does not necessarily lead to complete land degradation but has strong influence on the composition of soil bacterial communities, especially of the keystone taxa. Therefore, the keystone taxa should be considered to assess the ecosystem function.

Keywords: Yellow River Delta; salinization; *Suaeda salsa*; ecological network; keystone taxa

黄河三角洲是我国滨海盐碱地的集中分布区之一^[1],有近50%的土地遭受不同程度的盐渍化^[2]。不同的盐渍环境分布不同的植被类型^[3],黄河三角洲分布有翅碱蓬、怪柳、荻、苦楝、刺槐等耐盐碱、耐干旱特性的植被^[4-5],从而形成不同的生境。受原生盐渍化影响,不同生境土壤的生态系统普遍脆弱和敏感^[3],生态环境极易受到外界环境变化的影响。生态环境变化导致土壤理化性质发生改变^[6],同时又会引起微生物的变化^[7],而微生物群落结构和功能的变化又能反馈到不同的生境土壤中,从而影响生态系统结构和功能^[1]。因此需要明确不同生境土壤的理化性质和微生物群落结构特征以反映黄河三角洲不同生态系统的功能。

土壤盐度被认为是滨海地区土壤质量的主要限制因子^[8],最能够反映土壤理化性质的变化^[9]。一般认为土壤盐碱程度低则土壤质量高,反之亦然^[7,10]。除盐碱程度外,地势地形、植被类型、土地利用方式、生物因素等^[5,11]都对土壤理化性质产生重要影响。在

这些生物和非生物因素影响下,黄河三角洲土壤表现为在一些高盐地区养分含量也较高。如在一些研究中发现^[12-13],黄河三角洲潮间带与淡水区域土壤全磷含量无显著变化,并且沿海地区土壤速效钾含量远远高于内地。王娜娜等^[11]的分析结果表明黄河三角洲128个采样点除了有盐大肥低和盐小肥高类型的土壤外,还有盐大肥高类型的土壤;同样在东北盐碱地中也有研究表明重度盐碱土壤的有效磷含量高于轻度和非盐碱土^[14]。以上研究结果表明生态系统中盐渍化和土壤养分等性质间具有复杂的关系^[11-14],土壤盐分对养分的定量影响尚未明确,不能仅仅从盐碱程度判断土壤的其他性质特征。

土壤盐渍化同样也会影响土壤微生物群落结构^[7,13-15]。盐分可以提高细胞外的渗透势,引起养分不平衡,降低酶活性从而对微生物造成毒性^[16]。当前盐渍化对微生物性质和微生物群落特征的影响主要集中于微生物数量^[10]、微生物多样性^[1,17-18]、优势微生物或微生物群落差异^[1,7,14,19]的研究上,而对黄河三角

洲生态系统中的关键物种研究相对较少,尤其是关键物种在不同生态系统中发挥的作用^[20-21]还不够清晰。在微生物生态网络中具有最高中介中心性值的物种往往对于维系整个生态网络的稳定性,发挥生态功能具有重要作用,可认为是关键物种^[20,22]。关键物种的缺失会导致整个微生物群落的结构和生态功能发生巨大变化^[21]。因此关键物种的识别对于进一步了解微生物在生态系统中的作用具有重要意义。颜培等^[7]研究了黄河三角洲盐渍土区的真菌群落结构,认为子囊菌门(Ascomycota)可能是重要的关键物种。GUAN等^[23]研究了我国松嫩平原苏打盐渍土细菌群落结构,发现轻度苏打盐渍土中的关键物种主要是分类于变形菌和拟杆菌的OTU,与中度和重度苏打盐渍土中的关键物种不同。但黄河三角洲不同生态系统中细菌的关键物种及其功能尚不明确。

为此本研究以黄河三角洲不同盐渍化土壤为研究对象,旨在探讨从近海到内陆随盐渍程度降低和生态环境的变化土壤养分等性质和细菌群落结构是如何响应的,并识别各生态系统中的关键物种,在深入揭示盐碱土的微生物过程机制方面具有一定的理论意义,研究结果可为进一步开发盐碱地生态系统功能提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄河三角洲,地处山东省东营市垦利区,属暖温带季风性大陆气候,四季分明,光照充足,雨热同期。年均气温 12.88 °C,无霜期 196 d,年均降水量 537.3 mm,年均蒸发量 2 000~2 400 mm^[17,19]。主要土壤类型为盐化潮土和潮盐土,成土母质为黄河冲积物^[7,17]。从近海到内陆主要植被为翅碱蓬、柽柳、芦苇、荻、苦楝等不同耐盐程度的植物群落^[4,7]。

1.2 土壤样品采集

通过野外实地调查,2020年5月选取黄河三角洲区域从近海到内陆 30 km 范围内四种不同生境的土壤(编号 S1~S4)作为研究样本,如图 1 所示。其中 S1 样地位于黄河入海口滨岸潮滩(119°13′06″E,37°43′25″N),主要植被为翅碱蓬;S2 和 S3 样地向内陆延伸,距离 S1 样地分别约为 20 km(119°03′13″E,37°45′50″N)和 10 km(119°08′21″E,37°44′42″N),主要植被分别为柽柳和荻;S4 样地位于黄河口镇兴无村附近(118°53′12″E,37°42′04″N),距离 S1 样地约 30 km,主要植被为苦楝。每个样地设置 1 m×1 m 的样

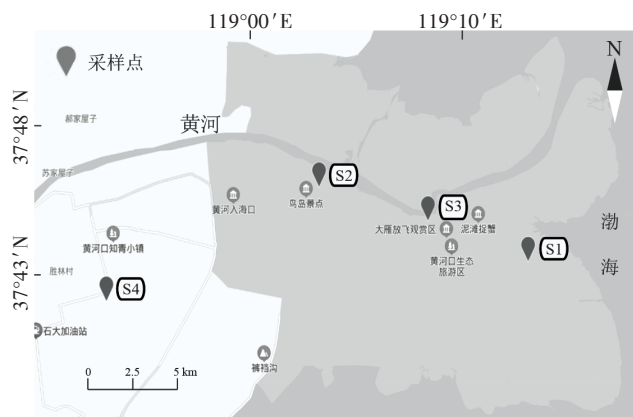


图1 取样点分布图

Figure 1 Distribution map of sampling points

方,去除土壤表层动植物残体和石块等杂质后在样方内采用梅花型五点采样法采集 5 个位置的表层土壤(0~20 cm),混合均匀为一个样品。每个样地设有 5 个重复,共采集 20 个样品。所有样品储存于自封袋,在放有冰袋的保温箱中低温保存,然后送至实验室。每个样品分为三部分,一部分样品风干过筛处理后用于土壤基本理化性质测定,一部分鲜样过筛处理后用于微生物生物量碳(MBC)和可溶性有机碳(DOC)测定,一部分存于-80 °C冰箱用于土壤 DNA 提取及细菌群落测定。

1.3 土壤理化性质测定

土壤基本理化性质测定方法:使用 pH 计(FE20, Mettler Toledo, 德国)测定 pH 值;电导率(EC)采用电导率仪测定;土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)分别用重铬酸钾氧化-外加热法和凯氏定氮法测定;全磷(TP)和全钾(TK)用氢氟酸-高氯酸消化后,分别用钼蓝法和火焰光度计(FP640, 华燕, 中国)测定;铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)用靛酚蓝比色法测定;有效磷(AP)采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定;速效钾(AK)采用醋酸铵浸提-火焰光度计法(FP640, 华燕, 中国)测定;可溶性有机碳(DOC)按水土比 5:1 浸提,用 TOC 分析仪(Multi N/C 3100 TOC/TN, Jena, 德国)测定;微生物生物量碳(MBC)采用氯仿熏蒸浸提法测定。各指标测定方法和计算详见参考文献[24]。

1.4 土壤细菌群落测定

土壤总 DNA 采用 FastDNA Spin Kit for Soil(MP Biomedicals, Santa Ana, 美国)试剂盒提取。每个样品称取 0.50 g 鲜土,按照说明书操作提取 DNA。选取特征引物 341F(5'-CCTACGGGNGCGWGCAG-3')和 806R(5'-GGACTACHVGGGTATCTAAT-3')16S rRNA

基因 V3 和 V4 区进行 PCR 扩增。PCR 扩增条件:94 ℃ 预变性 2 min, 98 ℃ 变性 10 s, 55 ℃ 退火 30 s, 68 ℃ 延伸 30 s, 30 个循环之后, 68 ℃ 延伸 5 min。反应产物采用 AMPure XP Beads 进行纯化, 纯化后用 Qubit 3.0 定量, 并进行第二轮扩增。第二轮扩增条件:94 ℃ 预变性 2 min, 98 ℃ 变性 10 s, 65 ℃ 退火 30 s, 68 ℃ 延伸 30 s, 12 个循环之后, 68 ℃ 延伸 5 min。反应产物用 AMPure XP Beads 进行纯化, 用 ABI StepOnePlus Real-Time PCR System (Life Technologies, 美国) 进行定量, 根据 Novaseq 6000 的 PE250 模式上机测序。

1.5 统计分析

高通量测序得到的结果采用 QIIME 等软件进行分析, 首先对原始 FASTQ 文件进行质控、拼接、过滤去除嵌合体序列得到高质量序列。基于 97% 相似度水平, 通过聚类分析得到细菌序列的可操作分类单元 (OTU, Operational taxonomic units)。选取最优势序列作为代表性序列, 与 RDP 数据库进行比对获得物种注释信息。利用 Mothur 软件计算多样性指数 Shannon 和 Simpson。主坐标分析 (PCoA) 和多元回归树 (MRT) 分析分别用 R 软件中的 ape 和 Vegan 数据包进行计算。使用 Mantel 检验方法评估土壤性质对微生物群落 (OTU 水平) 的影响。利用 R 软件中的 psych 包进行 OTU-OTU 的网络分析, 用 Gephi 软件进行网络可视化, 根据中介中心性值确定关键物种^[20]。

采用 SPSS 19.0 进行统计分析, 对土壤理化性质、细菌多样性指数、细菌群落进行单因素方差分析, 检验不同处理间的差异显著性 ($P < 0.05$)。对关键 OTU

和土壤性质的关系进行 Pearson 相关性分析。采用 Origin Pro 2018 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 土壤基本理化性质

土壤基本理化性质见表 1。四种土壤均为碱性, pH 在 8.71~9.38 之间。土壤间 EC 呈显著性 ($P < 0.05$) 差异; 从近海到内陆, EC 从 5 504.4 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ 降低为 150.68 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ 。S1 的 EC 值分别是 S2、S3 和 S4 的 4.8、9.6 倍和 36.5 倍, 是所有土壤性质中变异最大的参数。按照盐渍土不同等级指标^[25], S1 为重度盐渍土, S2 为中度盐渍土, S3 为轻度盐渍土, S4 为非盐渍土。

从近海到内陆随盐度变化, SOC、全量养分和速效养分均发生明显变化 (表 1)。SOC 和 TN 都表现出从 S1 到 S4 逐渐增加的趋势; 且 S1 中的含量显著 ($P < 0.05$) 低于 S4, 但与 S2 和 S3 无显著性差异。TP 在 S1 和 S4 中含量较高, 且显著 ($P < 0.05$) 高于 S2 和 S3。TK 含量在 S1 样品中最高, 且显著 ($P < 0.05$) 高于其他样品; 随盐碱程度降低 TK 含量也降低, 但在 S4 土壤中又呈升高趋势, 且显著 ($P < 0.05$) 高于 S2 和 S3 土壤。相关性分析结果表明, TK 含量与 EC 极显著正相关 ($r = 0.769$, $P < 0.01$)。

土壤速效养分表现为 S1 样品的 AP 和 AK 含量均最高, 且显著高于其他样品 ($P < 0.05$), 而 $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量显著低于其他样品 ($P < 0.05$)。随土壤盐碱程度降低, S2 和 S3 的 AP 和 AK 含量也降低, 但在 S4 样品中含量又呈上升趋势, 且与 S2 无显著性差异。AP 和 AK 含

表 1 不同生境土壤基本理化性质

Table 1 Soil basic physiochemical properties in different habitats

样地 Sample plot	S1	S2	S3	S4
pH	8.96±0.04bc	8.71±0.27c	9.38±0.18a	9.15±0.19ab
电导率 Electrical conductivity/($\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$)	5 504.40±324.03a	1 158.27±272.56b	575.18±173.33c	150.68±42.09d
土壤有机碳 Soil organic C/($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	5.67±0.60b	6.33±1.56ab	6.37±1.83ab	7.74±0.75a
全氮 Total N/($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	0.23±0.06b	0.23±0.05b	0.26±0.06b	0.40±0.05a
全磷 Total P/($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	0.71±0.02a	0.64±0.03b	0.65±0.03b	0.73±0.03a
全钾 Total K/($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	25.49±1.49a	20.83±0.73c	20.39±0.87c	22.62±0.93b
铵态氮 $\text{NH}_4\text{-N}$ /($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	4.43±1.63b	3.54±1.37b	9.53±4.55a	1.68±0.90b
硝态氮 $\text{NO}_3\text{-N}$ /($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	1.69±1.78c	9.49±2.36a	4.80±2.61b	9.43±1.39a
有效磷 Available P/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	10.07±1.58a	6.68±1.50b	3.84±1.12c	6.41±1.78b
速效钾 Available K/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	1 170.18±117.34a	251.61±98.36bc	155.66±36.89c	294.13±29.90b
可溶性有机碳 Dissolved organic C/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	49.01±4.56b	47.55±7.18b	66.86±19.76a	59.79±6.55ab
微生物生物量碳 Microbial biomass C/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	37.18±18.93c	183.73±38.08b	183.70±54.31b	275.27±25.80a

注: 表中数据为平均值±标准差, 同行不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: The data in the table are means ± standard deviation, different lowercase letters in the same row mean significant difference at level $P < 0.05$.

量均与EC极显著正相关(r 值分别为0.745和0.955, $P<0.01$)。随盐碱程度降低, $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量整体呈增加趋势,但在S2样品中达到峰值,且与S4无显著性差异。 $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量与EC呈极显著负相关($r=-0.666$, $P<0.01$)。 $\text{NH}_4\text{-N}$ 含量则在土壤间无明显变化规律。

DOC和MBC均为活性碳源。S1和S2样品的DOC含量较低,随盐碱程度增加,DOC含量有增加趋势,但只有S3样品显著高于S1和S2。S1的MBC含量最低,且显著低于其他样品。随盐碱程度增加,MBC含量整体呈增加趋势;与S1相比,S2和S3的MBC含量增加了3.9倍,S4增加了6.4倍。

2.2 土壤细菌多样性和群落组成

2.2.1 土壤细菌群落多样性

四种土壤中S1的微生物多样性最低(表2),香农指数和辛普森指数均显著低于其他样品($P<0.05$)。从近海到内陆随盐碱程度降低微生物多样性增加,但在S4样品中又呈降低趋势。S2和S3的香农指数和辛普森指数均达到最大,且二者之间无显著性差异。

2.2.2 土壤细菌群落组成

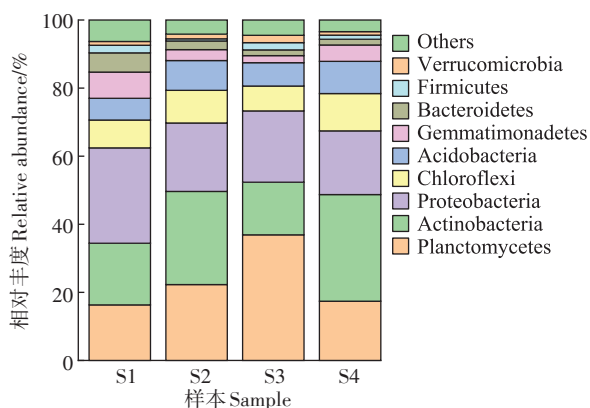
四种生境土壤20个DNA样品共获得858 485条高

表2 不同生境土壤细菌群落的多样性指数
Table 2 Microbial diversity indexes of soil samples in different habitats

样本 Sample	香农指数 Shannon index	辛普森指数 Simpson index
S1	9.40±0.09c	0.993±0.000 7c
S2	10.19±0.07a	0.998±0.000 3a
S3	10.29±0.09a	0.998±0.000 2a
S4	10.01±0.16b	0.997±0.000 3b

注:同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column mean significant difference at level $P<0.05$.



质量的序列,每个样品序列数在42 767~43 025之间,分属35个门和1 090个属。其中优势细菌门(平均相对丰度大于5%)为浮霉菌门(Planctomycetes)、放线菌门(Actinobacteria)、变形菌门(Proteobacteria)、绿弯菌门(Chloroflexi)和酸杆菌门(Acidobacteria),这些门占序列总数的77.0%~88.1%(图2)。芽孢单菌门(Gemmatimonadetes)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、厚壁菌门(Firmicutes)和疣微菌门(Verrucomicrobia)这四个门的平均相对丰度为1%~5%,占序列总数的7.8%~16.7%。各组样品的最优势菌门不同,重度盐渍土S1样品变形菌相对丰度最高(27.0%),其次为放线菌(18.1%)和浮霉菌(16.3%);中度盐渍土S2和非盐渍土S4样品放线菌相对丰度最高(分别为27.4%和31.3%),其次为浮霉菌(22.3%和17.4%)和变形菌(20.1%和18.7%);轻度盐渍土S3样品则是浮霉菌相对丰度最高(36.9%),其次为变形菌(21.0%)和放线菌(15.4%)。

基于OTU水平、Bray-curtis距离的PCoA分析表明,不同生境土壤的细菌群落组成具有明显的特异性,前两轴共解释了74.6%的群落变异(图2),Adonis2结果也说明不同处理之间存在显著差异($P<0.05$)。S1样品沿第一轴与其余三组样品明显分开,S2、S3和S4沿第二轴分开。

分析各组样品相对丰度最高的前10个属,共获得23个属,占微生物总丰度的35.79%~43.91%(表3)。其中有5个优势属(平均相对丰度大于1%)普遍存在于四组样品中,占微生物总丰度的9.29%~22.35%,均为未知的属。另外S1样品还有7个特异的属,占微生物总丰度的20.14%,包括unclassified_BD2 - 11_terrestrial_group (3.96%)和Woeseia (2.70%)等。S2、S3和S4三组样品除S3有2个特异的

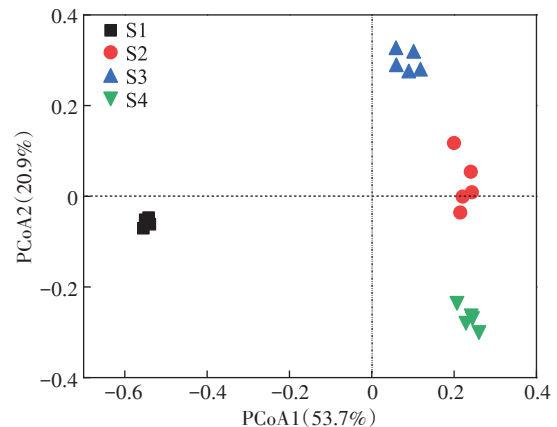


图2 不同生境土壤细菌群落组成和主坐标分析

Figure 2 Relative abundances of bacterial phyla in different habitats and PCoA of soil bacterial community composition

优势属 *Blastopirellula* (2.82%) 和 *Planctomicrobium* (1.63%) 外,其他样品间的优势属均高度重合,其中有4个优势属 *unclassified_Geminicoccaceae*、*unclassified_Gemmataceae*、*unclassified_Subgroup_6* 和 *unclassified_JG30-KF-CM45* 存在于三组样品中,4个优势属 *Nocardioides*、*Marmoricola*、*unclassified_Gemmatimonadaceae* 和 *unclassified_WD2101_soil_group* 共存于 S2 和 S4 样品中。

2.3 环境因子对土壤细菌群落的影响

基于 OTU 和环境因子的 Bray-curtis 距离矩阵之间的 Mantel 检验结果表明环境因子对细菌群落组成有显著影响 ($r=0.954$, $P=0.001$, 图3)。为了进一步探究影响细菌群落结构的主要环境因子,我们进行了 MRT 分析。MRT 共解释了细菌群落变异的 80.70%, 其中 MBC 解释了 62.50% 的变异。细菌群落首先由 MBC 分为两大组,第一组为盐碱程度最高的 S1 样品,第二组为另外三组样品(中度盐渍土 S2、轻度盐渍土 S3 和非盐渍土 S4)。根据 EC 值,第二组细菌群落可

进一步分为两小组(解释 11.72% 群落变异),其中盐碱程度最低的 S4 为一小组,中度盐碱土 S2 和轻度盐碱土 S3 为另一小组。该分组结果与 PCoA 相一致。以上结果表明从近海到内陆, MBC 和 EC 是调控细菌群落的关键因子。

2.4 分子生态网络分析

2.4.1 网络特性分析

分析了四种生境土壤的细菌共发生网络(图4)的拓扑结构参数,包括节点数、连接数、平均度、图密度、平均聚类系数和平均路径长度,各参数具体数值见表4。各网络的模块化指数均大于 0.4,表明群落具有模块结构。其中重度盐渍土 S1 网络的节点数和连接数均最小;从近海到内陆随盐碱程度降低,节点数和连接数整体也呈增加趋势,但在非盐渍土 S4 网络中又有所降低。平均度、图密度和平均聚类系数也表现出类似的规律,即在 S1 和 S4 网络中较低,而在 S2 和 S3 网络中较高;而平均路径长度表现为相反的规律,即在 S1 和 S4 网络中较高,在 S2 和 S3 网络中较低。

表3 不同生境土壤的优势属相对丰度

Table 3 Relative abundances of dominant genera in different habitats

门 Phylum	属 Genus	S1 (%)	S2 (%)	S3 (%)	S4 (%)	分类 Group
Planctomycetes	<i>Blastopirellula</i>	0.98±0.12b	0.86±0.64b	2.82±0.39a	0.40±0.15b	S3
	<i>Pir4_lineage</i>	1.99±0.35b	3.72±2.28b	6.63±1.40a	1.33±0.21b	S1~S4
	<i>Planctomicrobium</i>	0.27±0.07b	0.44±0.33b	1.63±0.67a	0.18±0.07b	S3
	<i>unclassified_Gemmataceae</i>	0.82±0.11c	2.42±1.06ab	3.35±0.53a	2.11±0.40b	S2~S4
	<i>unclassified_Gimesiaceae</i>	2.69±0.59a	0.10±0.08b	0.43±0.16b	0.04±0.04b	S1
	<i>unclassified_Pirellulaceae</i>	1.23±0.20c	3.69±2.10b	8.41±0.89a	2.37±0.67bc	S1~S4
	<i>unclassified_Planctomycetales</i>	1.77±0.36b	2.55±1.45ab	3.58±0.72a	1.81±0.53b	S1~S4
	<i>unclassified_WD2101_soil_group</i>	0.08±0.02c	1.35±0.19b	0.93±0.31b	3.82±0.54a	S2, S4
Actinobacteria	<i>Marmoricola</i>	0.11±0.03c	1.64±0.12b	0.36±0.07c	1.91±0.26a	S2, S4
	<i>Nocardioides</i>	0.15±0.03b	3.30±0.51a	0.82±0.32b	3.08±0.61a	S2, S4
	<i>unclassified_Actinomarinales</i>	9.32±1.21a	2.51±0.49b	1.75±0.47b	1.76±0.36b	S1~S4
	<i>unclassified_Nitiliruptoraceae</i>	3.36±0.86a	0.08±0.04b	0.06±0.03b	0.06±0.04b	S1
Proteobacteria	<i>unclassified_Alphaproteobacteria</i>	2.42±0.20a	1.00±0.14b	1.00±0.07b	0.72±0.14c	S1
	<i>unclassified_Geminicoccaceae</i>	0.91±0.13c	1.49±0.54b	1.85±0.23ab	2.22±0.20a	S2~S4
	<i>unclassified_Rhodobacteraceae</i>	3.37±0.30a	1.40±0.33b	0.99±0.27bc	0.57±0.17c	S1~S2
	<i>Woeseia</i>	2.70±0.62a	0.08±0.04b	0.11±0.05b	0.11±0.02b	S1
Chloroflexi	<i>unclassified_JG30-KF-CM45</i>	0.42±0.03c	1.80±0.69b	1.04±0.04c	2.71±0.47a	S2~S4
	<i>unclassified_KD4-96</i>	1.35±0.10a	2.02±0.34a	1.97±0.71a	2.01±0.27a	S1~S4
Acidobacteria	<i>unclassified_Subgroup_6</i>	0.67±0.07c	3.90±1.04b	2.89±0.68b	5.61±0.53a	S2~S4
Gemmatimonadetes	<i>unclassified_BD2-11_terrestrial_group</i>	3.96±0.60a	0.23±0.08b	0.27±0.08b	0.22±0.06b	S1
	<i>unclassified_Gemmatimonadaceae</i>	0.33±0.06c	1.38±0.26b	0.88±0.26b	1.95±0.47a	S2, S4
	<i>unclassified_PAUC43f_marine_benthic_group</i>	2.77±0.37a	0.04±0.01b	0.15±0.07b	0.09±0.06b	S1
unclassified	unclassified	2.24±0.42a	0.70±0.06b	0.57±0.24b	0.70±0.18b	S1

注:同行不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lower-case letters in the same row mean significant difference at level $P<0.05$.

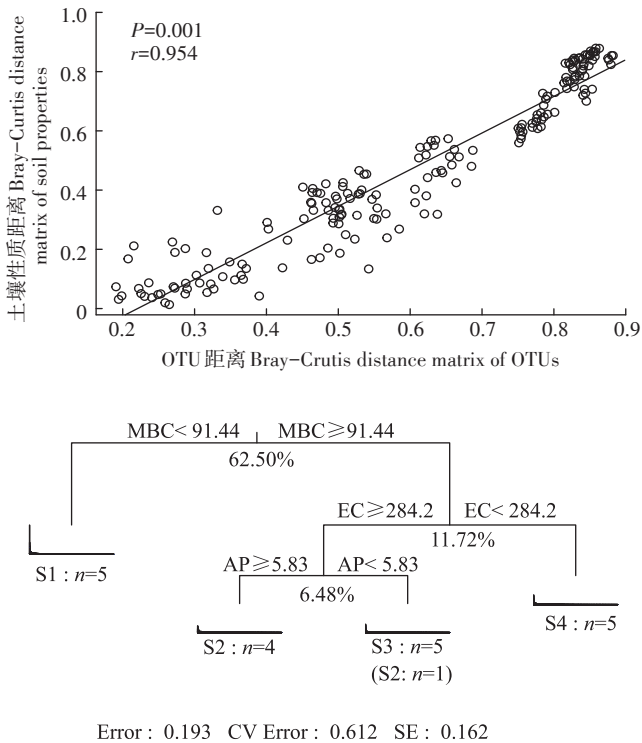


图3 细菌群落和土壤性质距离矩阵的相关性分析及细菌群落的多元回归树分析

Figure 3 The correlation between distance matrix of bacterial OTUs and that of soil properties, and multiple regression tree analysis of the effects of soil properties on bacterial communities

这说明在近海重盐碱(翅碱蓬)和内陆非盐碱(苦楝)生态系统中,物种群落相对稳定;而在中度(怪柳)和轻度(荻)盐碱系统中细菌群落间的相互作用更强,种间关系更为复杂,物种间的物质信息传递效率更高,对外界环境也更为敏感,响应迅速,群落结构容易发生变化。

细菌分子生态网络由4~7个模块组成,主要为变形菌门、放线菌门和浮霉菌门(图4)。其中S1网络有6个模块,变形菌门(平均相对丰度20.8%)丰度最高;S2和S4网络分别有5个和7个模块,均为放线菌门(22.6%和25.6%)相对丰度最高;S3网络有4个模块,浮霉菌门(24.3%)相对丰度最高。

2.4.2 关键物种及其与环境因子的相关性

根据中介中心性选择每个网络的前10个OTUs作为关键物种。与优势物种不同,这些关键物种均互相独立,没有重复。重度盐渍土S1网络中的关键物种主要为变形菌和酸杆菌,包括 OTU002085(属于 *Vibrio*)和 OTU000979(*Geothermobacter*)等。这些关键物种整体上与 EC、TK、AK 和 AP 显著正相关,而与

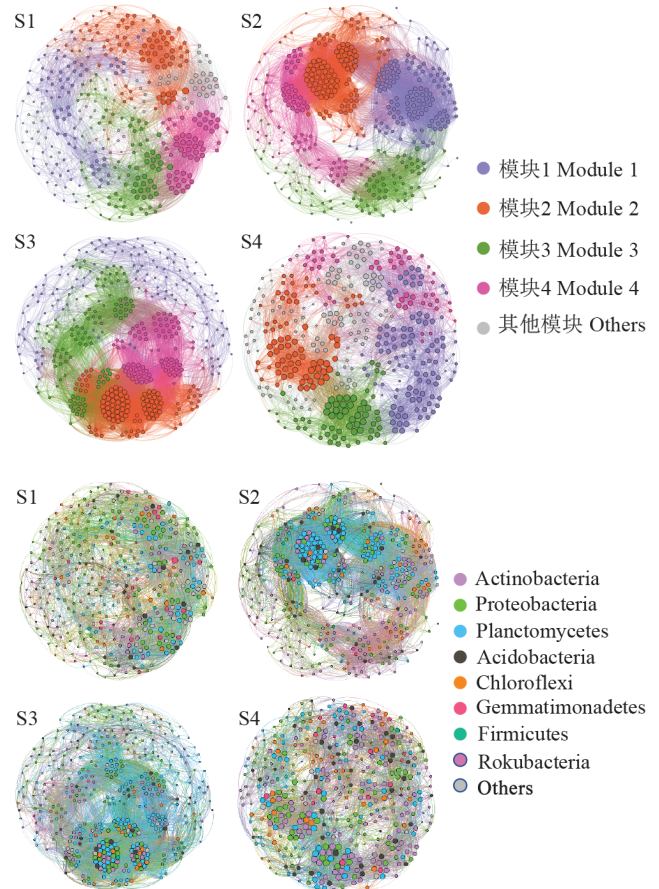


图4 不同生境土壤细菌分子生态网络

Figure 4 Networks of co-occurring bacterial OTUs in the soils of different habitats

表4 不同生境土壤微生物分子生态网络的拓扑性质

Table 4 Topological properties of co-occurring bacterial networks obtained among the soils in different habitats

拓扑参数 Topological property	S1	S2	S3	S4
节点数 Number of nodes	372	413	422	403
连接数 Number of edges	5 897	11 326	11 660	5 904
平均度 Average degree	31.704	54.847	55.261	29.300
图密度 Graph density	0.085	0.133	0.131	0.073
平均聚类系数 Average clustering coefficient	0.557	0.630	0.600	0.554
平均路径长度 Average path length	3.289	3.141	3.141	3.445

MBC 和 NO_3^--N 显著负相关(图5)。中度盐渍土S2的关键物种主要为变形菌、酸杆菌和放线菌,包括 OTU000585(*Candidatus_Entheonella*)和 OTU000199(*Amaricoccus*)等。轻度盐渍土S3的关键物种主要为浮霉菌和变形菌,包括 OTU000015(*Methyloceanibacter*)、OTU000313(*Rhodopirellula*)和 OTU000138(*Luteolibacter*)等。S2和S3的关键物种主要与EC显著

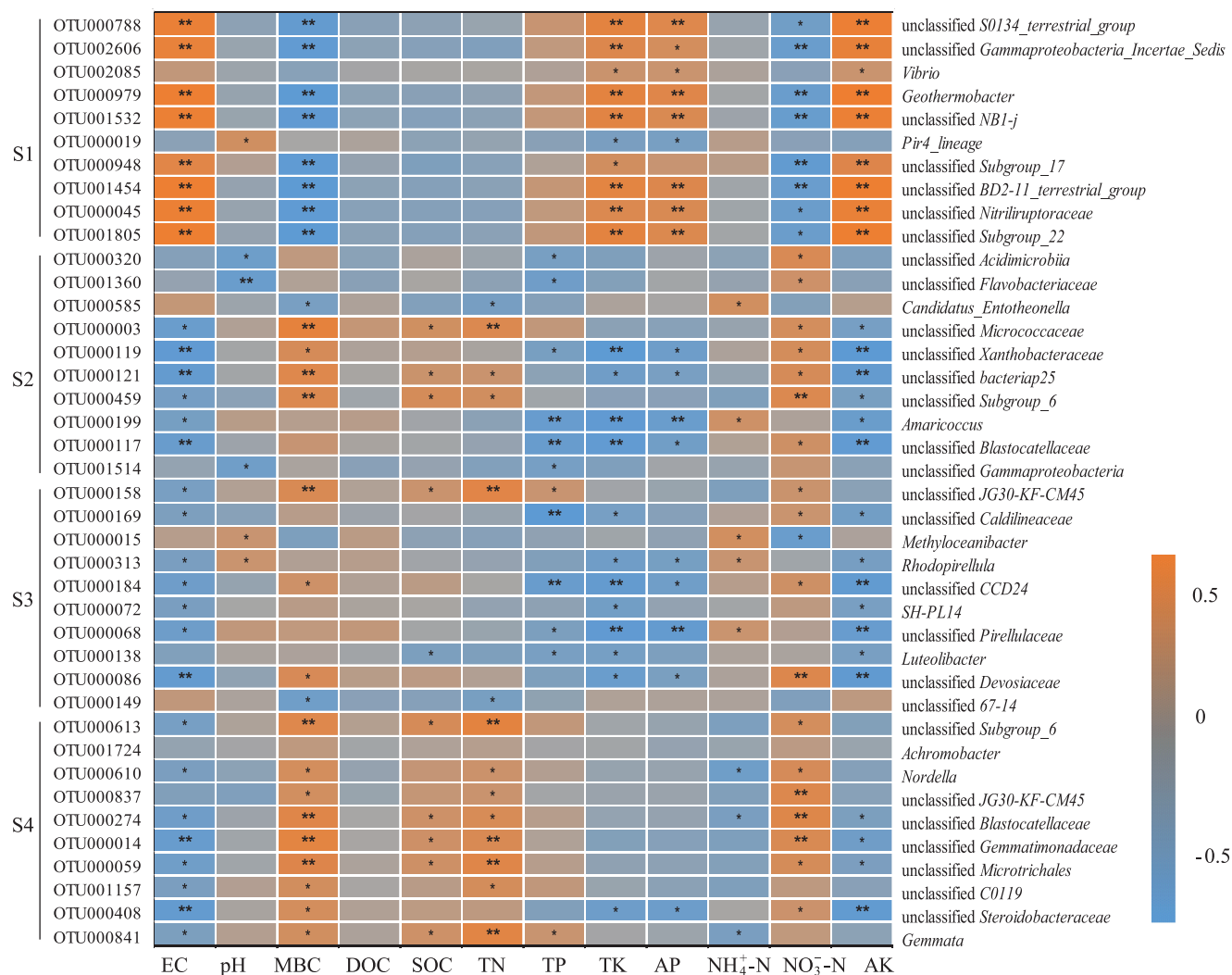


图5 关键OTU丰度与土壤性质间的相关性

Figure 5 Correlation coefficients between keystones and soil properties

负相关,同时还与TP、TK、AK显著负相关。S2的关键物种还与MBC、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 显著正相关。非盐渍土S4关键物种主要为变形菌、绿弯菌和酸杆菌,包括OTU001724 (*Achromobacter*)、OTU000610 (*Nordella*)和OTU000841 (*Gemmata*)等。这些关键物种整体上与EC显著负相关,与MBC、SOC、TN和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 显著正相关。

3 讨论

3.1 不同生境土壤的理化性质特征

本研究涉及黄河三角洲四种生境土壤,不同的土壤环境适应不同的植被类型。大量研究表明土壤和植被系统具有相互选择适应性^[3]。本研究从近海到内陆,主要植被由翅碱蓬过渡到怪柳、荻和苦楝,符合黄

河三角洲植物群落的分布格局^[26]。从近海到内陆植物的演替规律通常反映在土壤盐分的递减上^[26],同时土壤盐分又被认为是滨海地区土壤质量的限制因子^[8]。

本研究通过土壤EC反映土壤的盐分水平^[14],发现从近海到内陆EC是变化最大的土壤参数(表1),EC值的变动伴随土壤其他性质的变化,EC一方面与 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和MBC显著负相关,另一方面与AP、TK和AK含量显著正相关。 $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量随EC的增加而降低,可能是因为盐度增加影响了土壤氧的供应,从而导致硝化反应速率下降^[27]。高盐分还会引起渗透压的升高导致部分微生物死亡,从而降低MBC含量^[15]。我国不同地区的盐渍土,如滨海盐渍土^[9]、内蒙古河套灌区盐渍土^[28]和东北苏打盐渍土^[14]均有报道随盐分

的升高 MBC 含量降低。

EC 与 AP、TK 和 AK 等养分在数值上呈显著正相关,但二者之间并不一定有机理上的直接联系,也可能通过其他环境因素的影响而外化为数值上的相关性。张唤等^[10]研究发现重度盐碱化碱蓬草地土壤的 AP 含量大于中度盐碱化芦苇土壤中的含量,可能是由于随着草地覆盖量的增加植被对土壤 AP 的利用也不断增加,从而导致土壤中 AP 含量的减少。本研究中翅碱蓬样地的 AP 含量高于其他样地,可能是由于采样期翅碱蓬植株较小,覆盖度很低,对土壤 AP 的利用有限。本研究中土壤 TK 和 AK 含量整体属于较高水平,与其成土母质为黄河冲积物有关^[11]。滨海地区钾含量的分布还与地势地形有关^[11];滩涂地带靠近海域,地下水位较高,钾含量一般都较高。结合遥感影像和实地调查数据,路景钊等^[12]模拟了黄河三角洲 AK 含量的空间分布,发现沿海区的 AK 含量一般远高于内陆地区。

综上所述,盐渍土的养分含量并不一定低于非盐渍土,养分含量受多方面因素影响,除盐渍条件外还包括地势地形、植被类型、土地利用方式等^[5,11]。但 MBC 一般受盐分影响较大,较高的盐分往往不利于微生物的生长,从而导致微生物生物量的降低^[15]。

3.2 不同生境土壤细菌群落的共性和特异性

本研究中四种生境土壤的细菌群落均以变形菌、浮霉菌和放线菌为主,与前人对黄河三角洲区域的研究报道类似^[11,18-19]。但不同土壤细菌群落间均表现出一定的差异性。整体而言,重度盐渍土 S1 样品的细菌群落组成与另外三组样品的差异最大,反映在细菌群落的 PCoA 图上(图2)。对各组样品相对丰度最高的前 10 个属合计 23 个属进行分析也得到类似的结果,S1 样品的特异优势属最多(7 个),而 S2~S4 样品间则有更多的共性属(9 个)。S1 样品的特异优势属中仅有一个可识别的属为 *Woeseia*(分类于 γ 变形菌),该物种在滨海湿地中均有报道^[17,29],可参与脱硫和反硝化过程对湿地养分循环有重要作用^[30]。其他重要的属包括 *unclassified_BD2-11_terrestrial_group*(芽单胞菌)和 *unclassified_Nitiraptoraceae*(放线菌),其中 *Nitiraptoraceae* 具有耐盐性,能够分解腈基类物质^[13,31]。可见近海翅碱蓬区域的土壤微生物通常富集有耐盐的微生物,同时这些微生物参与养分循环,对维持该区域养分具有重要作用。S2~S4 三组土壤样品间共存的优势属包括 *Nocardioides*(分类于放线菌)和 *unclassified_Gemmataceae*(浮霉菌)。其中 *Nocardioides* 是

一种根际益生菌^[32],能降解多种有机物质^[18]。*Gemmataceae* 科是一种好氧化能微生物,可广泛存在于湿地、土壤等多种生态环境中,其生态功能尚未完全清楚,某些属可利用糖和杂多糖如木聚糖、海带多糖等^[33]。

土壤细菌群落的特异性还体现在关键物种的差异上。利用网络分析的中介中心性参数确定了关键物种,中介中心性对于维持网络的连通性非常重要^[20]。筛选出的四组样品关键物种均不同,这一点与样品间存在共性优势属不同,说明仅仅从优势属单个层面上反映个体微生物的信息还不够,还需要分析对整个微生物群落网络有影响的关键物种。关键物种不一定是优势物种,但对于整个微生物生态网络的形成以及发挥生态功能有至关重要的作用^[20]。

重度盐渍土 S1 的主要关键物种包括 OTU002085 和 OTU000979,分别属于 *Vibrio*(分类于 γ 变形菌)和 *Geothermobacter*(δ 变形菌),更多的关键物种则是未知的属。其中 *Vibrio* 在黄河三角洲湿地中有报道^[1],可以降解石油污染物^[34],还具有解磷功能^[35],这和本研究中 OTU002085 与 AP 显著正相关的结果相一致(图5)。*Geothermobacter* 则具有铁还原功能^[36]。中度盐渍土 S2 网络的关键物种包括 OTU000585 和 OTU000199,分别属于 *Candidatus_Entotheonella*(肠杆菌)和 *Amaricoccus*(α 变形菌)。其中 *Candidatus_Entotheonella* 可通过产生抗生素和多酮类物质来抑制病原菌^[37],还能促进硝化过程^[38]。*Amaricoccus* 为化能异养微生物,可以降解多种有机物^[39]。轻度盐渍土 S3 网络的关键物种包括 OTU000015(α 变形菌中 *Methyloceanibacter*)、OTU000313(浮霉菌中 *Rhodopirellula*)和 OTU000138(疣微菌中 *Luteolibacter*)。其中 *Methyloceanibacter* 为甲基营养型嗜盐菌,可分解有机物^[40]。*Luteolibacter* 可参与植物对有机质的分解利用过程,还能对某些植物真菌性病害有拮抗作用^[41]。*Rhodopirellula* 在碳氮循环中也有重要作用^[42]。非盐渍土 S4 网络的关键物种包括 OTU001724(γ 变形菌中 *Achromobacter*)、OTU000610(α 变形菌中 *Nordella*)和 OTU000841(浮霉菌中 *Gemmata*)。其中 *Achromobacter* 可溶解不溶性的无机磷酸盐,参与生物固氮,促进生物量的提升^[43]。*Nordella* 属于根瘤菌目,也能发挥生物固氮作用^[6]。*Gemmata* 是一种功能菌,可增加脲酶的活性,从而促进有机物的分解^[41]。可见不同的生态环境塑造的关键物种也不同,这些关键物种都能一定程度上对有机物分解和养分循环起到作用,从而维持彼此相应的生态系统。

无论是优势属还是关键物种都仅有少量的微生物有明确的分类,这极大限制了对黄河三角洲微生物群落及其生态功能的认识,但同时也暗示黄河三角洲蕴含着丰富的未培养微生物资源。最新研究表明地球上大部分微生物类群仍未得到很好的描述,这些未知的微生物通常被称为“微生物暗物质”^[22]。本研究发现重度盐渍土S1的未知关键物种可能主要受盐度正向调控以及 NO_3^- -N负向调控,与其他生境网络的未知关键物种受环境调控的方向不同(图5)。进一步识别这些微生物暗物质及其功能可为黄河三角洲微生物资源的开发和利用提供参考。

3.3 不同生境土壤细菌群落与环境因子的相关性

土壤细菌群落结构和土壤环境因子密切相关^[1,14,44],同时植物可以通过凋落物和根系对土壤细菌群落尤其是根际微生物产生一定的影响^[37,45],但植物本身的影响往往不如土壤性质^[46-47]。另一方面,地上植物性质的变化一定程度上已经反映在土壤性质中^[45,48],因此本节重点探讨土壤环境因子和细菌群落间的相关性。这种相关并不是单一的,一方面各环境因子对微生物群落可能存在直接的影响,另一方面各环境因子本身之间可能存在内在关联,会通过耦合效应来影响微生物群落的结构。通过多元回归分析可以找到影响目标变量的最佳预测变量。

从整个微生物群落看,影响黄河三角洲四种生境土壤细菌群落结构的关键因子依次为MBC、EC和AP(图3)。MBC对细菌群落结构变化的解释率最高,可能是由于MBC对从近海到内陆环境的变化较为敏感,从数值上看MBC的变异性仅小于EC和AK(表1)。MBC对环境的敏感性可能直接体现在微生物群落结构的变化上。类似地,JI等^[44]研究发现有机肥替代化肥十年的茶园土壤中,对土壤微生物群落变化解释率最高的是MBC,其次是其他养分指标。

EC对微生物群落结构的影响与前人的研究结果一致^[1]。一般认为EC对细菌生长有负面影响,可以通过影响细胞渗透性,引起养分不平衡,降低酶活性,甚至对微生物造成毒性^[16]。不同微生物对盐分的耐受性和敏感性不同,由此造成土壤中整个微生物群落结构不同。EC还可能影响到各生态环境中关键物种的存在,本研究重度盐渍土S1的关键物种大多数都与EC显著正相关(图5),说明这些关键物种对高盐环境有很好的适应性。相对地,S2~S4关键物种虽然不同但大多都表现出与EC显著负相关,说明内陆样本的关键物种主要适应于中度盐分以下的环境。

AP的匮乏则可能影响到土壤微生物的群落结构,因为磷是微生物进行生命活动的必需关键元素之一^[49],而本研究中土壤AP含量很低。路景钊等^[12]用ARCGIS模拟了黄河三角洲AP的空间分布,也发现其含量严重偏低。本研究结果暗示AP对整个微生物群落结构的影响超过了有机质和其他养分的影响。但这并不意味着其他养分性质对微生物就没有影响。本研究发现重度盐渍土S1样本的关键物种主要与AK显著正相关,而与 NO_3^- -N显著负相关(图5);S2~S4样本则反之,说明AK和 NO_3^- -N对关键物种有较大的影响。未来将增加实验以加强关于网络关键物种受环境因素调控机制的研究。

4 结论

(1)从近海到内陆土壤性质存在差异。近海的重度盐渍土电导率(EC)是内陆非盐渍土的36.5倍。随盐碱程度降低,土壤微生物生物量碳(MBC)和硝态氮(NO_3^- -N)含量明显增加,说明微生物生物量对生态系统的变化有很高的敏感性;全钾(TK)、速效钾(AK)和有效磷(AP)在盐渍土壤中的含量明显高于非盐渍土,说明盐渍化并不一定引起土壤质量的全面退化。

(2)不同生境土壤的细菌群落结构存在差异。重度盐渍土S1土壤样品含有更多的特异优势细菌,其微生物群落结构与其他三组样品最为不同。网络分析结果显示四种土壤均含有独特的关键物种,其生态功能各有不同。细菌群落结构和关键物种均与环境因子有关。除MBC外,EC和AP对细菌群落结构的解释率最高,且大多数关键物种与EC和 NO_3^- -N显著负相关,而与AK显著正相关。因此,在考虑生态系统功能时也应该关注微生物网络中的关键物种。

致谢: 特别感谢中国科学院南京土壤研究所陈林老师和段衍博士在样品采集上提供的帮助。

参考文献:

- [1] 李金业,陈庆锋,李青,等. 黄河三角洲滨海湿地微生物多样性及其驱动因子[J]. 生态学报, 2021, 41(15): 6103-6114. LI J Y, CHEN Q F, LI Q, et al. Analysis of microbial diversity and driving factors in coastal wetlands of the Yellow River Delta[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(15): 6103-6114.
- [2] 李玲,仇少君,檀菲菲,等. 盐分和底物对黄河三角洲土壤有机碳分解与转化的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(21): 6844-6852. LI L, QIU S J, TAN F F, et al. Effects of salinity and exogenous substrates on the decomposition and transformation of soil organic carbon in the Yellow River Delta[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(21): 6844-6852.

- [3] 王卓然, 赵庚星, 高明秀, 等. 黄河三角洲垦利县夏季土壤水盐空间变异及土壤盐分微域特征[J]. 生态学报, 2016, 36(4): 1040–1049. WANG Z R, ZHAO G X, GAO M X, et al. Spatial variation of soil water and salt and microscopic variation of soil salinity in summer in typical area of the Yellow River Delta in Kenli County[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(4): 1040–1049.
- [4] 丁新景, 黄雅丽, 敬如岩, 等. 基于高通量测序的黄河三角洲4种人工林土壤细菌结构及多样性研究[J]. 生态学报, 2018, 38(16): 5857–5864. DING X J, HUANG Y L, JING R Y, et al. Bacterial structure and diversity of four plantations in the Yellow River Delta by highthroughput sequencing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(16): 5857–5864.
- [5] 孙德斌, 栗云召, 于君宝, 等. 黄河三角洲湿地不同植被类型下土壤营养元素空间分布及其生态化学计量学特征[J]. 环境科学, 2022, 43(6): 3241–3252. SUN D B, LI Y Z, YU J B, et al. Spatial distribution and eco-stoichiometric characteristics of soil nutrient elements under different vegetation types in the Yellow River Delta wetland[J]. *Environmental Science*, 2022, 43(6): 3241–3252.
- [6] HOU X, HAN H, TIGABU M, et al. Changes in soil physico-chemical properties following vegetation restoration mediate bacterial community composition and diversity in Changting, China[J]. *Ecological Engineering*, 2019, 138: 171–179.
- [7] 颜培, 杜远达, 姜爱霞, 等. 黄河三角洲土壤真菌群落结构及互作网络对盐度的响应[J]. 分子植物育种, 2021, 19(11): 3818–3828. YAN P, DU Y D, JIANG A X, et al. Response of soil fungal community structures and interaction networks to salinity in the Yellow River Delta[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(11): 3818–3828.
- [8] 张光亮, 白军红, 郝敏, 等. 黄河三角洲湿地土壤质量综合评价[J]. 湿地科学, 2015, 13(6): 744–751. ZHANG G L, BAI J H, XI M, et al. Comprehensive assessment of soil quality of wetlands in the Yellow River Delta[J]. *Wetland Science*, 2015, 13(6): 744–751.
- [9] XIA S, SONG Z, LI Q, et al. Distribution, sources, and decomposition of soil organic matter along a salinity gradient in estuarine wetlands characterized by C:N ratio, $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$, and lignin biomarker[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(2): 417–434.
- [10] 张唤, 黄立华, 王鸿斌, 等. 不同盐碱化草地土壤微生物差异及其与盐分和养分的关系[J]. 吉林农业大学学报, 2016, 38(6): 703–709. ZHANG H, HUANG L H, WANG H B, et al. Differences of soil microbes in different saline-sodic grasslands and their relations with soil salinity and nutrients[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2016, 38(6): 703–709.
- [11] 王娜娜, 齐伟, 王丹, 等. 基于样带的滨海盐碱地土壤养分和盐分的空间变异[J]. 应用生态学报, 2012, 23(6): 1527–1532. WANG N N, QI W, WANG D, et al. Spatial variability of soil nutrients and salinity in coastal saline-alkali land based on belt transect method[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(6): 1527–1532.
- [12] 路景舫, 石洪华, 孙辉, 等. 黄河三角洲湿地不同景观类型影响下植被与土壤因子的空间分布特征[J]. 生态科学, 2021, 40(2): 157–166. LU J F, SHI H H, SUN H, et al. Spatial characteristics of vegetation and soil factors under different landscape types in the Yellow River Delta wetland[J]. *Ecological Science*, 2021, 40(2): 157–166.
- [13] ZHANG G, BAI J, TEBBE C C, et al. Salinity controls soil microbial community structure and function in coastal estuarine wetlands[J]. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(2): 1020–1037.
- [14] XU J, GAO W, ZHAO B, et al. Bacterial community composition and assembly along a natural sodicity/salinity gradient in surface and sub-surface soils[J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 157: 103731.
- [15] RATH K M, MURPHY D N, ROUSK J. The microbial community size, structure, and process rates along natural gradients of soil salinity[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 138: 107607.
- [16] WONG V N L, GREENE R S B, DALAL R C, et al. Soil carbon dynamics in saline and sodic soils: A review[J]. *Soil Use and Management*, 2010, 26(1): 2–11.
- [17] 周雅心, 陈钰, 郑毅, 等. 中国典型滨海湿地转变为养殖塘对土壤细菌多样性及群落结构的影响[J]. 环境科学学报, 2021, 41(6): 2402–2413. ZHOU Y X, CHEN Y, ZHENG Y, et al. Effect of China's typical coastal wetlands conversion into aquaculture pond on the soil bacterial diversity and community structure[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2021, 41(6): 2402–2413.
- [18] LIU F, MO X, KONG W, et al. Soil bacterial diversity, structure, and function of *Suaeda salsa* in rhizosphere and non-rhizosphere soils in various habitats in the Yellow River Delta, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 740: 140144.
- [19] JING C, XU Z, ZOU P, et al. Coastal halophytes alter properties and microbial community structure of the saline soils in the Yellow River Delta, China[J]. *Applied Soil Ecology*, 2019, 134: 1–7.
- [20] JIAO S, LIU Z, LIN Y, et al. Bacterial communities in oil contaminated soils: Biogeography and co-occurrence patterns[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 98: 64–73.
- [21] CHEN Y, BONKOWSKI M, SHEN Y, et al. Root ethylene mediates rhizosphere microbial community reconstruction when chemically detecting cyanide produced by neighbouring plants[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 4.
- [22] ZAMKOVAYA T, FOSTER J S, CRECY-LAGARD V D, et al. A network approach to elucidate and prioritize microbial dark matter in microbial communities[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(1): 228–244.
- [23] GUAN Y, JIANG N, WU Y, et al. Disentangling the role of salinity-sodicity in shaping soil microbiome along a natural saline-sodic gradient[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 765: 142738.
- [24] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999. LU R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1999.
- [25] 毛任钊, 田魁祥, 松本聪, 等. 盐渍土盐分指标及其与化学组成的关系[J]. 土壤, 1997, 29(6): 326–330. MAO R Z, TIAN K X, SONG B C, et al. Salinity of saline soil index and its relationship with the chemical composition(In Chinese)[J]. *Soils*, 1997, 29(6): 326–330.
- [26] 王雪宏, 栗云召, 孟焕, 等. 黄河三角洲新生湿地植物群落分布格局[J]. 地理科学, 2015, 35(8): 1021–1026. WANG X H, LI Y Z, MENG H, et al. Distribution pattern of plant community in new-born coastal wetland in Yellow River Delta[J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2015, 35(8): 1021–1026.
- [27] GIBLIN A E, WESTON N B, BANTA G T, et al. The effects of salini-

- ty on nitrogen losses from an oligohaline estuarine sediment[J]. *Estuaries and Coasts*, 2010, 33(5):1054–1068.
- [28] 周慧, 史海滨, 张文聪, 等. 有机无机肥配施对盐渍化土壤微生物量和呼吸的影响[J]. 农业工程学报, 2021, 37(15):86–95. ZHOU H, SHI H B, ZHANG W C, et al. Effects of the combined application of organic and inorganic fertilizers on soil microbial biomass and soil respiration in saline soil[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2021, 37(15):86–95.
- [29] ZHANG X, JI Z, SHAO Y, et al. Seasonal variations of soil bacterial communities in Suaeda wetland of Shuangtaizi River estuary, North-east China[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2020, 97:45–53.
- [30] MUSSMANN M, PJEVAC P, KRUGER K, et al. Genomic repertoire of the *Woeseiaceae*/JTB255, cosmopolitan and abundant core members of microbial communities in marine sediments[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(5):1276–1281.
- [31] AANDERUD Z T, VERT J C, LENNON J T, et al. Bacterial dormancy is more prevalent in freshwater than hypersaline lakes[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7:853.
- [32] MUKHTAR S, MIRZA B S, MEHNAZ S, et al. Impact of soil salinity on the microbial structure of halophyte rhizosphere microbiome[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2018, 34(9):136.
- [33] KULICHEVSKAYA I S, NAUMOFF D G, MIROSHNIKOV K K, et al. *Limnoglobus roseus* gen. nov., sp. nov., a novel freshwater planctomycete with a giant genome from the family Gemmataceae[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2020, 70(2):1240–1249.
- [34] 吴凡, 刘训理. 石油污染土壤的生物修复研究进展[J]. 土壤, 2007, 39(5):701–707. WU F, LIU X L. Advancements of study on bioremediation of petroleum contaminated soils[J]. *Soils*, 2007, 39(5):701–707.
- [35] 丁新景, 敬如岩, 黄雅丽, 等. 黄河三角洲刺槐根际与非根际细菌结构及多样性[J]. 土壤学报, 2017, 54(5):1293–1302. DING X J, JING R Y, HUANG Y L, et al. Bacterial structure and diversity of rhizosphere and bulk soil of *Robinia pseudoacacia* forests in Yellow River Delta[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2017, 54(5):1293–1302.
- [36] LI X, DING L, LI X, et al. Abundance, diversity, and structure of *geobacteraceae* community in paddy soil under long-term fertilization practices[J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 153:103577.
- [37] YIN L, LIU B, WANG H, et al. The rhizosphere microbiome of *mikania micrantha* provides insight into adaptation and invasion[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11:1462.
- [38] 杜思瑶, 于森, 刘芳华, 等. 设施种植模式对土壤细菌多样性及群落结构的影响[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(11):1615–1625. DU S Y, YU M, LIU F H, et al. Effect of facility management regimes on soil bacterial diversity and community structure[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2017, 25(11):1615–1625.
- [39] VALENZUELA-ENCINAS C, NERIA-GONZALEZ I, ALCANTARA-HERNANDEZ R J, et al. Changes in the bacterial populations of the highly alkaline saline soil of the former lake Texcoco (Mexico) following flooding[J]. *Extremophiles*, 2009, 13(4):609–621.
- [40] 殷豪帅, 黄开, 王卿卿, 等. 高盐度环境下某污水处理厂 AAO 生化系统微生物群落变化分析[J]. 环境工程, 2021, 39(3):68–74. YIN H S, HUANG K, WANG Q Q, et al. Analysis on change of microbial community in AAO biochemical system of a sewage treatment plant under high salinity environment[J]. *Environmental Engineering*, 2021, 39(3):68–74.
- [41] 牛倩云, 韩彦莎, 徐丽霞, 等. 作物轮作对谷田土壤理化性质及谷子根际土壤细菌群落的影响[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(12):2802–2809. NIU Q Y, HAN Y S, XU L X, et al. Effects of crop rotation on soil physicochemical properties and bacterial community of foxtail millet rhizosphere soil[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(12):2802–2809.
- [42] ŽURE M, FERNANDEZ-GUERRA A, MUNN C B, et al. Geographic distribution at subspecies resolution level: Closely related *Rhodopirellula* species in European coastal sediments[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(2):478–489.
- [43] MENDES R, GARBEVA P, RAAIJMAKERS J M. The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37(5):634–663.
- [44] JI L, WU Z, YOU Z, et al. Effects of organic substitution for synthetic N fertilizer on soil bacterial diversity and community composition: A 10-year field trial in a tea plantation[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, 268:124–132.
- [45] KOHL L, MYERS-PIGG A, EDWARDS K A, et al. Microbial inputs at the litter layer translate climate into altered organic matter properties[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(2):435–453.
- [46] CHEN L, XIN X, ZHANG J, et al. Soil characteristics overwhelm cultivar effects on the structure and assembly of root-associated microbiomes of modern maize[J]. *Pedosphere*, 2019, 29(3):360–373.
- [47] MACIA-VICENTE J G, NAM B, THINES M. Root filtering, rather than host identity or age, determines the composition of root-associated fungi and oomycetes in three naturally co-occurring brassicaceae[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 146:107806.
- [48] KÖGER-KNABNER I. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter: Fourteen years on[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 105:3–8.
- [49] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2008, 28(8):3937–3947. WANG S Q, YU G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8):3937–3947.

(责任编辑:叶飞)