论 文

高寒草甸植物群落功能属性与土壤细菌多样性关系

赵兴鸽¹, 张世挺², 牛克昌^{1*}

1. 南京大学生命科学学院, 南京 210023;

2. 兰州大学生命科学学院, 兰州 730000

* 联系人, E-mail: kechangniu@nju.edu.cn

收稿日期: 2019-04-03; 接受日期: 2019-05-07; 网络版发表日期: 2019-07-08

国家自然科学基金(批准号: 31870402)和中央高校基本科研业务费专项资金(批准号: 020814380111)资助

摘要 理论预测植物多样性与土壤理化因子共同影响土壤微生物多样性时空变化. 大量研究发现, 植物物种多样性与土壤微生物多样性之间相关性不强. 本研究在青藏高原高寒草甸三个研究点, 调查了4个不同生境植物群落组分种的关键功能性状, 分析了土壤细菌多样性变化与植物群落功能组成(群落水平性状值)和结构(性状多样性)变异间的关系. 结果表明, 土壤细菌优势类群分布因生境而异; 但总体上植物群落水平性状和性状多样性变异能解释土壤细菌多样性变化, 其解释量(46%)与土壤理化因子所解释相当; 土壤细菌多样性随植物群落水平的高度、比叶面积和叶片磷含量及其多样性的增大而增加, 与群落水平叶片干物质含量呈负相关关系. 研究结果支持植物群落功能属性变异能解释土壤微生物多样性变化的理论预测, 为理解土壤微生物多样性的形成和变化机制提供了新视角.

关键词 高寒草甸, 土壤理化因子, 群落构建, 功能性状, 功能组成, 性状多样性, 物种多样性

众所周知, 土壤微生物在生态系统物质循环和能量流动中发挥着极其重要的作用^[1~5]. 探究土壤微生物多样性的形成和维持机制是生态学和生物多样性科学研究的重要课题, 主要研究内容是阐明影响土壤细菌多样性变化的一系列生物和非生物因子^[6]. 大量研究表明, 土壤pH等理化因子是土壤细菌多样性形成和维持的驱动因子^[7,8], 如土壤有机碳、氮和磷含量高的生境更适合土壤细菌的快速生长, 土壤细菌多样性也随之增加^[5]; 大尺度的微生物生物地理学研究也表明, 土壤pH等环境因子驱动土壤细菌分布和多样性格

局^[5,9,10]. 近年来, 越来越多的研究发现在自然生态系统中, 土壤理化因子、植物多样性和土壤细菌多样性三者相互影响, 如高的植物多样性促进生态系统生产力, 为土壤微生物提供丰富的食物资源, 促进土壤细菌等微生物多样性; 高的土壤微生物多样性又反馈促进凋落物分解等物质循环, 从而增加土壤资源周转和植物多样性^[11~13]. 因此, 探讨植物多样性与土壤理化因子交互影响土壤细菌等微生物多样性, 已成为当前生态学和生物多样性研究的难点和热点之一.

大量研究表明, 植物群落物种多样性与土壤理化

引用格式: 赵兴鸽, 张世挺, 牛克昌. 高寒草甸植物群落功能属性与土壤细菌多样性关系. 中国科学: 生命科学, 2020, 50: 70–80
Zhao X G, Zhang S T, Niu K C. Association of soil bacterial diversity with plant community functional attributes in alpine meadows (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2020, 50: 70–80, doi: 10.1360/SSV-2019-0072

因子联系并不紧密, 这可能是环境筛选基于植物个体功能性状, 而非基于物种, 影响群落生物多样性^[14]; 导致土壤微生物多样性与植物物种多样性之间无显著关联^[15]. 而群落性状组成和多样性与土壤理化因子有着较强的相关性^[16,17], 进而可能与土壤微生物多样性有密切联系. 随着近十多年来功能性状生态学的兴起, 理论研究认为: (i) 植物群落功能组成(即群落水平性状, community-weighted mean, CWM)决定于群落中优势物种的性状, 通过“量比效应(mass effect)”直接影响生态系统过程和功能^[18], 也可能通过增加土壤有机碳等间接影响土壤微生物多样性^[19]; (ii) 植物群落功能结构(即群落性状多样性, functional diversity, FD)通过“多样性效应”直接和间接地促进生态系统功能和服务^[20], 通过植物特异性的功能促进土壤微生物多样性, 即“特异假说(singular hypothesis)”^[21]; (iii) 植物群落功能组成和功能结构的影响之间没有必然联系, 二者可能同时共存, 相对大小因研究系统和对象而异. 一些研究表明, 在区域等大尺度上, 植被特征的差异能够解释和预测研究点之间的土壤微生物多样性的不同^[12]; 例如, de Vries等人^[12]发现从空间大尺度上, 英格兰草原土壤细菌多样性变化与植被特征有关; Delgado-Baquerizo等人^[22]发现在区域大尺度上, 植被属性能够解释旱地生态系统土壤细菌多样性变化. 但在局域小尺度上, 现有研究并没有发现土壤微生物多样性与植物群落功能属性之间有显著关系^[15], Barberán等人^[23]甚至认为植物群落功能属性差异不能预测土壤微生物多样性变化. 总之, 虽然大尺度的研究与理论预测一致, 但植物多样性与微生物多样性相互作用机理, 本质上基于局域小尺度; 当前在局域小尺度上, 检验自然生态系统中土壤微生物多样性与植物群落功能组成和结构的关系, 以澄清植物与土壤微生物的相互影响显得尤为必要.

基于理论背景和相关研究进展, 本研究在青藏高原高寒草甸, 调查了三个研究点不同生境(沟底平地、阳坡、阴坡和山顶)中植物群落各组分种的关键功能性状, 探讨了局域小尺度上, 土壤细菌多样性与植物群落功能组成(CWM)和结构(FD)之间的关系. 根据前人有关的理论预测和实验研究, 本研究试图回答以下两个具体科学问题.

(1) 局域小尺度上, 土壤理化因子在多大程度上能够解释土壤细菌多样性的变化, 其中土壤pH、土壤湿

度、有机碳和土壤养分的显著性和相对贡献如何?

(2) 基于关键性状的局域植物群落功能组成和结构能否解释土壤细菌多样性的空间变化, 如果可以, 哪些群落水平性状或性状多样性与土壤细菌多样性关系更加密切?

基于检验上述两个问题, 本研究致力于验证局域小尺度上, 植物群落功能组成和结构能否解释和预测土壤微生物多样性变化, 为阐明土壤因子和植物多样性交互影响下土壤微生物多样性形成和维持机理提供新思路.

1 材料与方法

1.1 研究地点

本研究在青藏高原东缘的兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站(玛曲阿孜站)附近, 选择了三个土壤和植被相似的研究点(Site1, Site2和Site3). 该实验站位于甘肃省甘南自治州玛曲县(东经度102°00', 北纬度33°59'), 平均海拔3500 m, 年均气温1℃(冷季一月份均温-10℃左右, 暖季六月份均温11.7℃), 年降水量大约620 mm, 无霜期大约270 d. 该地区植物生长主要从5月到8月底, 主要植被类群是高寒草甸, 几千年来中轻度传统放牧影响下, 天然草地优势植物物种为禾叶嵩草(*Kobresia graminifolia*), 土壤为典型高山草甸土, 厚度20~50 cm^[24-26].

1.2 植物测量与分析

2016年7月, 在每个研究点选择了4个不同生境(沟底平地、阳坡、阴坡和山顶), 每个生境内选取受放牧啃食等干扰较轻的3 m×3 m三个大样区, 在每个大样区中设置一个小样方(1 m×1 m), 共计36个局域群落(3个研究点×4个生境/每个研究点×3个样方/每个生境). 在小样方中记录植物群落每个组分种的盖度、个体数等多度指标, 并计算植物Shannon指数; 同时在大样区内采集植物群落各组分种个体, 测量5个关键功能性状, 即: 比叶面积(specific leaf area, SLA, mm²/mg)、叶片干物质含量(leaf dry matter content, LDMC, mg/g)、植物最大高度(plant height, cm)、叶片氮含量(leaf nitrogen, LN, mg/g)及叶片磷含量(leaf phosphorus, LP, mg/g), 主导植物生活史对策的关键功能性状及其测定方法详见植物功能性状测量手册^[27]以及我们之

前的研究^[24-26]。根据各样方中所测关键功能性状和样方中所测物种相对多度, 对每个样方(即群落)计算各功能性状的群落水平性状(CWM, 即功能组成)和性状多样性(FD, 即功能结构)^[25,28]。简而言之, 功能组成为群落中各组分子性状与其相对多度的加权平均值, 表征性状分布的期望; 功能结构是群落各组分子在该性状上的不相似性, 表征性状分布的方差^[25,28]。

1.3 土壤采集、土壤细菌DNA提取及生物信息学分析

在以上36个局域群落中, 每个小样方内植物调查刈割后, 用半径为2.5 cm的土钻取1~10 cm土壤三钻, 合并为一个土壤样本。将土壤样本一部分无菌保存以测定土壤细菌16S rRNA基因组。利用土壤DNA试剂盒进行土壤细菌基因组DNA提取^[29], 以16s-341F (5'-CCTACGGGNGGCWGCAG-3')和16s-785R (5'-GACTACHVGGGTATCTAATCC-3')引物进行16S rRNA基因片段扩增; 经2%琼脂糖凝胶电泳检测扩增产物, 采用Qubit picogreen荧光定量系统对纯化后的PCR产物进行荧光定量, 然后构建Miseq文库。采用Miseq高通量测序平台测序, 测序获取的数据, 利用barcode获取土壤样本的有效序列, 对reads质控过滤, 将成对的Read拼接成一条序列; 通过barcode、引物拆分及去除嵌合体等获取优化序列, 利用Usearch软件平台对土壤样本优化的数据量在97%的相似水平下进行OTUs聚类, 得到每个样本中各个OTU的丰度, 获取的土壤细菌OTUs样本稀释曲线, 确认所测OTUs较好地反映研究点土壤细菌多样性。采用RDP classifier贝叶斯算法对97%相似水平的OTU代表序列进行分类学分析, 并利用Mothur方法和Silva数据库进行物种比对注释(置信度阈值为0.8); 最后利用Qiime平台计算土壤细菌alpha多样性指数(群落物种多样性)。本研究主要探讨局域尺度样方内(alpha多样性)土壤细菌多样性与植物群落功能属性的关系。

1.4 土壤理化因子测定

土壤理化因子指标均采用标准方法^[30]。土壤pH测定采用酸度计电位法; 土壤湿度(soil moisture content)采用土壤湿度测定仪测定; 土壤样品有机碳(soil organic carbon)用重铬酸钾容量法-外加加热法; 全磷(soil total phosphorus)用硫酸-高氯酸消煮法-钼锑抗比色法;

速效磷(soil available phosphorus)用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法; 全氮(soil total nitrogen)和速效氮(soil available nitrogen)分别用凯氏定氮法和碱解扩散法。

1.5 数据分析

所有统计分析在R Studio中实现^[31]。经检验细菌丰富度分布符合泊松分布, Shannon多样性指数为正态分布, 本研究用广义线性模型; 为避免同研究点同生境三个相邻样方之间的空间自相关影响, 我们将三个相邻样方作为随机因子, 用混合模型; 因此, 所有分析采用广义线性混合模型。首先, 利用广义混合线性模型分析不同研究点和生境对土壤细菌丰富度、Shannon指数、细菌门水平优势类群、土壤理化因子、植物群落功能组成和结构的影响, 混合模型用R包“nlme”^[32], 检验结果见表1。其次, 采用多元分析(generalized canonical discriminant analyses, gCCA)检验和图示各研究点不同生境影响下, 上述各变量的变异及多变量相关性, gCCA分析用R包“candisc”^[33]和“heplots”^[34]。最后, 由于土壤理化因子间、植物群落变量间都存在一定的相关性(共线性指数VIF<3), 利用广义偏回归分析检验土壤各理化因子和植物群落功能属性对土壤细菌多样性变化的影响, 采用Bootstrapping算法($N=999$)估计回归系数, 广义偏回归用“plsRglm”包完成^[35]。

2 结果

2.1 不同生境土壤细菌群落、土壤理化因子和植物群落功能属性差异

总体上, 土壤细菌多样性、土壤理化因子和植物群落功能属性在三个研究点之间差异较小, 其变异主要是由于生境不同(多变量不相似性 $P<0.01$, 图1A和表1)。三个研究点四个生境中, 沟底平地土壤细菌多样性(细菌丰富度和Shannon)最高、山顶和阳坡次之、阴坡最低, 生境差异解释土壤细菌多样性变化的71%~77%(图1A和表1)。土壤细菌门水平优势类群(相对丰度>5%)为疣微菌门(Verrucomicrobia)、变形菌门(Proteobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteria)和浮霉菌门(Planctomycetes); 阳坡和山顶中土壤疣微菌门占优势、阴坡浮霉菌门是优势类群, 而沟底变形菌门和酸杆菌门的相对丰度最高(图1B和表1)。

表 1 广义线性混合模型检验不同研究点和生境对土壤理化因子、植物群落功能属性和土壤细菌多样性的影响^{a)}Table 1 Summary of the generalized linear mixed model for testing the effects of different sites and habitats on soil factors, plant community functional attributes, and soil bacterial diversity^{a)}

变量	变异度 (%)		研究点差异(以Site1 为参照点)			生境差异(以沟底平地为参照点)								
	研究点	生境	Site2	Site 3	阴坡			阳坡			山顶			
					Site 1	Site 2	Site 3	Site1	Site 2	Site 3	Site1	Site2	Site 3	
细菌丰富度 细菌Shannon指数 土壤细菌优势类群	土壤细菌多样性													
	0.03	77.73*	104.67*	79.33*	-39.67	-260.67*	-164.67*	-10.67	-152.67*	-32.00	3.00	-53.33	-180.33*	
	6.75	71.73*	0.31*	0.17	-0.42*	-0.33*	-0.38*	-0.28*	-0.76*	-0.11	-0.12	-0.32*	-0.61*	
	15.84*	67.69*	-0.39*	0.08	2.19*	-0.93*	0.25	1.40*	1.92*	0.33	0.85*	1.25*	0.94*	
	11.65	47.01*	-0.05	-0.37	-1.94*	0.42	1.56*	-0.46	-0.31	0.72	-0.02	-1.17	0.03	
	8.95*	0.78*	0.18	0.17	-1.96*	-0.27	-2.31*	-1.60*	-1.87*	-1.17*	-1.86*	-1.48*	-2.51*	
	10.37*	77.43*	-0.41	-0.59	-0.19	2.45*	1.37*	-0.89*	-0.91*	-0.48	-0.66	1.38*	0.63	
	土壤理化因子													
	3.17*	94.89*	0.58*	0.55*	0.80*	0.14	0.63*	2.31*	2.79*	2.06*	0.68*	0.24	-0.04	
	3.48*	94.00*	-0.07	-0.22	-0.45*	-0.07	-1.20*	-2.10*	-1.87*	-1.72*	-2.62*	-1.95*	-2.17*	
有机碳 全氮 全磷 速效氮 速效磷	0.23	63.48*	1.52*	1.39*	0.54	-1.03	-0.53	-0.33	-2.59*	-1.56*	1.39*	-0.42	-1.57*	
	17.71*	59.89*	2.29*	2.01*	1.40*	-0.64	-0.87	-0.15	-2.04*	-0.71	-0.29	-2.24*	-1.78*	
	2.63	78.19*	0.91*	0.89	0.16	-0.36	-1.08*	-1.26*	-2.11*	-1.77*	0.40	-1.87*	-2.77*	
	14.60*	80.01*	-0.001	0.77*	1.31*	1.67*	1.30*	-0.81*	-0.49*	-0.55*	-0.88*	-0.87*	-0.71*	
	10.32*	81.57*	0.62*	0.41	-1.07*	-1.55*	-0.50	-0.95*	-1.31*	-1.53*	-2.93*	-2.54*	-1.50*	
	植物群落功能组成													
	8.56	54.79*	-1.17	-0.79	-0.01	1.14	-1.17	-0.15	2.45*	0.43	0.11	0.99	1.37*	
	比叶面积	9.93	62.86*	1.64*	0.37	-1.17*	-1.88*	-1.09*	0.004	-1.90*	-1.21*	-1.10*	-2.73*	-2.00*
	叶片氮含量	0.51	25.23	1.06	0.24	0.01	-1.13	-0.05	1.36	-1.20	-0.07	-0.30	-1.44	0.22
	叶片磷含量	6.33	53.50*	0.11	0.09	-0.74	-1.03	-0.74	-0.97	-2.36*	-1.88*	-0.90	-2.08*	-1.59*
植株高度	0.75	85.76*	0.52	0.14	-2.23*	-2.38*	-1.35*	-1.02*	-1.67*	-1.74*	-1.90*	-2.40*	-2.46*	
植物群落功能结构														
叶片干物质含量	11.11	37.42	-0.97	-1.98*	-1.09	-0.62	0.59	-2.11*	-1.28	-0.65	-1.55*	-1.32	0.15	
比叶面积	6.59	54.14*	1.16	0.94	0.68	-0.97	-0.69	-0.06	0.33	-0.78	-0.61	-1.80*	-2.24*	
叶片氮含量	8.34	14.68	-0.36	-0.31	-0.57	-0.34	-0.82	-0.64	-0.79	-0.74	-0.17	-1.23	-0.99	
叶片磷含量	9.47	39.46	-0.54	-0.09	0.20	-0.53	-1.01	-1.52	-1.25*	-1.60*	-0.96	-1.22	-1.43*	
植株高度	1.01	78.73*	0.14	-0.48	-2.64*	-1.90*	-1.34*	-1.00*	-1.63*	-1.16*	-2.04*	-2.39*	-1.89*	

a) 其中数值是线性混合模型中固定因子(研究点或生境)的回归斜率估计值, 其正值和负值分别代表增加和减少; *, 表示影响显著($P < 0.05$)

图 1 三个研究点四个生境内, 土壤细菌群落、土壤理化因子及植物群落功能属性。A: 土壤细菌多样性(细菌丰富度和Shannon指数); B: 土壤细菌门水平主要优势类群。Soil_MC: 土壤湿度; SOC: 有机碳; STN: 全氮; STP: 全磷; SAN: 速效氮; SAP: 速效磷; CWM: 植物群落水平功能性状(功能组成); FD: 功能性状多样性(功能结构); LDMC: 叶片干物质含量; SLA: 比叶面积; LN: 叶片氮含量; LP_{CWM}: 叶片磷含量; Height: 植株高度; Bacterial richness: 细菌丰富度; Bacterial Shannon index: 细菌Shannon指数; Verrucomicrobia: 疣微菌门; Proteobacteria: 变形菌门; Acidobacteria: 酸杆菌门; Planctomycetes: 浮霉菌门

Figure 1 Soil bacterial community, soil factors and plant community functional attributes in four habitats at three sites. A: Soil bacterial diversity (richness and Shannon index); B: soil bacterial dominant phyla. Soil_MC: soil moisture content; SOC: soil organic carbon; STN: soil total nitrogen; STP: soil total phosphorus; SAN: soil available nitrogen; SAP: soil available phosphorus; CWM: community-weighted mean; FD: functional diversity; LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area; LN: leaf nitrogen; LP: leaf phosphorus; Height: plant height

在阳坡和山顶, 土壤pH值较高、土壤较干旱, 植物群落水平的叶片干物质含量较高(图1A和表1); 在沟底平地 and 阴坡, 土壤有机碳和土壤养分较高, 植物群落水平高度、叶片比叶面积和磷含量及其多样性较高(图1A和表1)。多变量分析表明, 群落水平功能性状及性状多样性与土壤理化因子密切相关, 共同驱动CCA主轴(图1A), 如群落水平的高度、比叶面积和叶片磷含量及其多样性随土壤营养增加而增加(图1A)。

2.2 土壤细菌多样性与土壤理化因子及植物群落功能属性的关系

偏回归分析表明, 土壤理化因子能够解释高寒草甸土壤细菌丰富度变化的43%(图2A)和细菌Shannon指数变化的40%(图2B)。土壤细菌丰富度(图2A)和Shannon指数(图2B)随着土壤速效氮的增加而减小, 随土壤有机碳、全氮、全磷和速效磷的增加而增加。土壤细菌丰富度与土壤湿度及土壤pH无显著相关性, 而土壤细菌Shannon指数随土壤湿度增加和土壤pH降低

而增加(图2B)。

植物群落功能组成(CWM)变异仅能解释土壤细菌丰富度变化的28%(图2C), 但能解释土壤细菌Shannon指数变化的46%(图2D)。与此相应, 植物群落功能结构变化解释土壤细菌丰富度变异的19%(图2E), 而能解释土壤细菌Shannon指数变化的28%(图2F)。土壤细菌丰富度和Shannon指数, 随植物群落水平高度和比叶面积及其多样性的增加而增加(图2C~F), 随群落叶片干物质含量的增加而减小(图2C和D)。土壤细菌多样性与群落叶片氮含量及其多样性无显著关系; 而土壤细菌Shannon指数随群落水平叶片磷含量(图2D)及其多样性(图2F)增加而显著增加。

3 讨论

3.1 土壤理化因子对土壤细菌多样性的影响

大量研究表明土壤理化因子是土壤微生物多样性变化的关键驱动因子。本研究表明, 土壤理化因子变异

图 2 土壤细菌多样性与土壤理化因子及植物群落功能属性关系。CWM: 植物群落水平功能性状(功能组成); FD: 功能性状多样性(功能结构); LDMC: 叶片干物质含量; SLA: 比叶面积; LN: 叶片氮含量; LP: 叶片磷含量; Height: 植株高度。广义偏回归系数(斜率)采用Bootstrapping算法($N=999$)估计, 正值和负值分别表示正负影响, 其95%置信区间与零无重叠表示影响显著。

Figure 2 Relationship between soil bacterial diversity and soil factors and plant community functional attributes. CWM: community-weighted mean; FD: functional diversity; LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area; LN: leaf nitrogen; LP: leaf phosphorus; Height: plant height. Slopes of generalized partial regression were estimated with bootstrapping ($N=999$), positive and negative values indicate positive and negative impacts, with significance when the 95% confidence interval do not overlap a slope of zero.

能解释高寒草甸土壤细菌多样性变化的40%~43%, 因此总体上土壤理化因子是影响高寒草甸局域尺度上土壤细菌多样性变化的重要因素。在所研究的局域尺度上, 土壤pH并不是最重要的驱动因子, 这与Fierer和Jackson^[7]的研究不一致, 可能与高寒草甸自然群落中土壤pH变幅较小有关^[36]; 我们发现土壤有机碳和土壤养分是土壤细菌多样性变化最重要的驱动因子, 土壤细菌丰富度和Shannon指数随土壤有机碳、全氮、全磷及速效磷的增加而增加, 这与Delgado-Baquerizo等人^[5]、Frey等人^[37]和Liu等人^[38]的研究结果相一致, 支持了Wardle等人^[11]、Grigulis等人^[13]、Wright等人^[19]、Grime^[39]和Reich等人^[40]认为土壤资源丰富性决定土壤微生物多样性的观点。研究结果显示土壤细菌多样性与土壤有机碳显著正相关, 可能因为土壤有机碳是土壤微生物群落构建的关键限制因子^[36,41~43]。本研究发现, 土壤细菌多样性与土壤氮及磷资源显著相关, 可能是由于土壤养分与初级生产力联系紧密; 如土壤氮和磷通常是草地生产力的限制因子, 在本研究的高寒草甸自然生态系统中土壤磷资源对高寒草地初级生产力限制作用更为显著^[44]; 土壤氮和磷共同限制生产力的作用导致本研究中土壤细菌多样性随土壤全氮的增加而增加, 并且与土壤磷资源呈显著正相关^[5]。研究结果也表明, 土壤细菌多样性与土壤速效氮显著负相关, 可能是由于地下生物量随土壤速效氮增加而减小^[45], 从而降低土壤细菌多样性^[46]; 而土壤细菌多样性的增加, 会反馈影响到土壤速效氮的降低, 如通过加速土壤细菌的脱氮作用^[47]。总体上, 本研究表明养分丰富的生境中土壤细菌多样性较高, 与王淼等人^[48]的研究结果一致。

高寒草甸四个生境中疣微菌门和变形菌门所占的总比例最高, 结果与Janssen^[49]的研究结果一致。疣微菌门在阳坡和山顶相对丰度较高, 可能与阳坡和山顶环境较干旱、土壤营养较低、土壤真菌和团聚物土壤较多有关^[50,51]。在土壤营养较高的沟底平地, 变形菌门和酸杆菌门占优势, 可能由于沟底土壤湿度较高、土壤营养丰富、植物生产力较高, 变形菌门中绝大部分与植物互利共生^[52]; 且酸杆菌门具有降解植物残体的生态功能^[53], 沟底较多的植物残体(凋落物)利于土壤酸杆菌门的生长。在阴坡生境, 本研究发现浮霉菌门相对丰度较高, 可能与阴坡氮含量较高、浮霉菌门属脱氮细菌等有关。总之, 本研究表明生境差异是驱动

这四类细菌优势类群相对丰度变化的重要因素, 其中土壤营养和土壤湿度是关键因子, 也与土壤颗粒等物理特性有关^[54,55]。

3.2 植物群落功能组成和结构与土壤细菌多样性关系

虽然理论预测植物多样性增加可能会通过促进生产力等作用, 提高土壤微生物多样性^[21], 但在自然生态系统中, 相关研究表明局域尺度上土壤细菌多样性与植物物种多样性间无显著关系^[15,23]。理论预测由于植物功能性状直接与土壤过程和生态系统功能相关, 植物功能多样性与土壤微生物多样性之间的关系应该更显著^[12,22]; 虽然一些大尺度上的研究发现土壤微生物多样性变化与植被特征差异有关^[12,22], 但在局域小尺度上, 仅有的研究显示植物群落功能性状与土壤微生物多样性联系微弱^[15,23]。在三个研究点内局域尺度上, 本研究发现土壤细菌多样性与基于5个关键性状的植物群落功能组成(群落水平功能性状)和结构(性状多样性)有显著相关性, 植物群落功能组成变异性能解释土壤细菌多样性变化的46%。考虑到随机作用对局域群落构建的影响较大^[14], 本研究结果说明植物功能属性变异能够解释和预测土壤细菌多样性的变化; 基本上支持了“量比效应”和“多样性效应”相关的理论预测, 与最近Delgado-Baquerizo等人^[22]基于物种水平的预测相一致。

大量有关植物叶片经济谱性状的研究表明^[19], 在土壤营养资源较丰富的生境中(如沟底平地), 植物生长较快(群落水平叶片比叶面积和叶片磷含量较高)、植株高度和生产力较高^[25], 从而直接和间接地通过“量比效应”促进土壤资源, 促进土壤细菌多样性的增加。与此相应, 在土壤贫瘠的生境, 植物生长缓慢、植物群落水平叶片干物质含量较高、叶片磷含量和比叶面积较低, 植物通常采取保守性对策^[56], 植物凋落物等土壤资源较少, 土壤细菌多样性较低。此外, 植物快速生长与土壤碳、氮、磷快速周转有关, 营养资源周转率较快也会促进土壤细菌多样性增加^[11,19,39,40]。

虽然本研究中植物群落性状多样性只能解释土壤细菌多样性变化的20%~30%, 但土壤细菌多样性与植株高度、叶片磷含量和比叶面积的多样性显著正相关, 表明高的植物性状多样性通过“多样性效应”等作用与较高的土壤细菌多样性关联^[16,20]。本研究与Leff

等人^[15]和Barberán等人^[23]认为在局域小尺度上土壤微生物多样性与植物多样性无关的观点不相符。在土壤营养相对丰富的生境中, 高的植物功能性状多样性既可以通过促进初级生产力、增加土壤资源量以增加微生物多样性; 同时也可能通过增加资源和微生境的多样性, 从而促进土壤微生物多样性的增加^[57,58]; 植物和土壤资源量及其多样性的增加, 也能通过降低微生物之间竞争排斥作用, 提高土壤微生物多样性^[59]。

4 结论

综上所述, 当前关于土壤微生物多样性影响因子的研究主要集中于探讨土壤理化因子的驱动作用; 由

于土壤、植物和土壤微生物之间相互作用, 理论预测植物群落可以通过“量比效应”和“多样性效应”促进生产力并影响生态系统功能服务, 进而增加土壤微生物多样性。大尺度上的研究部分支持了这种理论预测, 基于局域小尺度的实验研究表明, 基于关键功能性状的植物群落功能组成和结构变异能够解释和预测土壤微生物多样性变化; 本研究不仅支持了植物群落可能通过增加土壤资源量等“量比效应”促进土壤微生物多样性增加的假说, 也支持了植物多样性可以通过“多样性效应”影响土壤微生物多样性的理论预测。虽然其中机理依然有待深入探讨, 本研究结果为认识自然生态系统中植物和土壤相互作用, 影响微生物多样性形成和维持提供了新思路。

致谢 感谢兰州大学生态研究所和高寒草甸与湿地生态系统定位研究站提供技术支持。

参考文献

- Mooshammer M, Wanek W, Hämmerle I, et al. Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon: Nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. *Nat Commun*, 2014, 5: 3694–3700
- van der Heijden M G A, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol Lett*, 2008, 11: 296–310
- Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nat Commun*, 2016, 7: 10541–10548
- Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, et al. Carbon content and climate variability drive global soil bacterial diversity patterns. *Ecol Monogr*, 2016, 86: 373–390
- Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Khachane A N, et al. It is elemental: Soil nutrient stoichiometry drives bacterial diversity. *Environ Microbiol*, 2016, 19: 1176–1188
- Kaiser K, Wemheuer B, Korolow V, et al. Driving forces of soil bacterial community structure, diversity, and function in temperate grasslands and forests. *Sci Rep*, 2016, 6: 33696–33707
- Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 626–631
- Rousk J, Brookes P C, Bååth E. The microbial PLFA composition as affected by pH in an arable soil. *Soil Biol Biochem*, 2010, 42: 516–520
- Fierer N, Strickland M S, Liptzin D, et al. Global patterns in belowground communities. *Ecol Lett*, 2009, 12: 1238–1249
- Chu H Y, Wang Y F, Shi Y, et al. Current status and development trend of soil microbial biogeography (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2017, 32: 585–592 [褚海燕, 王艳芬, 时玉, 等. 土壤微生物生物地理学研究现状与发展态势. 中国科学院院刊, 2017, 32: 585–592]
- Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304: 1629–1633
- de Vries F T, Manning P, Tallowin J R B, et al. Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities. *Ecol Lett*, 2012, 15: 1230–1239
- Grigulis K, Lavorel S, Krainer U, et al. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *J Ecol*, 2013, 101: 47–57
- Niu K C, Liu Y N, Shen Z H, et al. Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory (in Chinese). *Biodiversity*

- Sci, 2009, 17: 579–593 [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, 17: 579–593]
- 15 Leff J W, Bardgett R D, Wilkinson A, et al. Predicting the structure of soil communities from plant community taxonomy, phylogeny, and traits. *ISME J*, 2018, 12: 1794–1805
- 16 Bardgett R D, Wardle D A. Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change. Oxford: Oxford University Press, 2010
- 17 Liu X J, Ma K P. Plant functional traits——Concepts, applications and future directions (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2015, 45: 325–339 [刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45: 325–339]
- 18 Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *J Ecol*, 1998, 86: 902–910
- 19 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821–827
- 20 Tilman D. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos*, 1997, 80: 185
- 21 Eisenhauer N, Beßler H, Engels C, et al. Plant diversity effects on soil microorganisms support the singular hypothesis. *Ecology*, 2010, 91: 485–496
- 22 Delgado-Baquerizo M, Fry E L, Eldridge D J, et al. Plant attributes explain the distribution of soil microbial communities in two contrasting regions of the globe. *New Phytol*, 2018, 219: 574–587
- 23 Barberán A, McGuire K L, Wolf J A, et al. Relating belowground microbial composition to the taxonomic, phylogenetic, and functional trait distributions of trees in a tropical forest. *Ecol Lett*, 2015, 18: 1397–1405
- 24 Niu K C, Choler P, Zhao B B, et al. The allometry of reproductive biomass in response to land use in Tibetan alpine grasslands. *Funct Ecol*, 2009, 23: 274–283
- 25 Niu K C, He J S, Lechowicz M J. Grazing-induced shifts in community functional composition and soil nutrient availability in Tibetan alpine meadows. *J Appl Ecol*, 2016, 53: 1554–1564
- 26 Zhang Z L, Niu K G, Liu X D, et al. Linking flowering and reproductive allocation in response to nitrogen addition in an alpine meadow. *J Plant Ecol*, 2014, 7: 231–239
- 27 Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2003, 51: 335–380
- 28 Niu K, He J S, Zhang S, et al. Grazing increases functional richness but not functional divergence in Tibetan alpine meadow plant communities. *Biodivers Conserv*, 2016, 25: 2441–2452
- 29 Fierer N, Leff J W, Adams B J, et al. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 21390–21395
- 30 Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis (in Chinese). 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000 [鲍士旦. 土壤农化分析. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 2000]
- 31 R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
- 32 Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, et al. Nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-131, URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme/>
- 33 Friendly M, Fox J. Candisc: Visualizing generalized canonical discriminant and canonical correlation analysis. R package version 0.8-0. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=candisc/>
- 34 Fox J, Friendly M, Monette G. Heplots: Visualizing tests in multivariate linear models. R package version 1.3-4. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=heplots/>
- 35 Bertrand F, Meyer N, Maumy-Bertrand M. Partial least squares regression for generalized linear models. R package version 1.1.1. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=plsRglm/>
- 36 Hu Y, Xiang D, Veresoglou S D, et al. Soil organic carbon and soil structure are driving microbial abundance and community composition across the arid and semi-arid grasslands in northern China. *Soil Biol Biochem*, 2014, 77: 51–57
- 37 Frey S D, Knorr M, Parrent J L, et al. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *For Ecol Manage*, 2004, 196: 159–171
- 38 Liu Z, Fu B, Zheng X, et al. Plant biomass, soil water content and soil N:P ratio regulating soil microbial functional diversity in a temperate steppe: A regional scale study. *Soil Biol Biochem*, 2010, 42: 445–450

- 39 Grime J P. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. New York: Wiley, 2001
- 40 Reich P B, Tjoelker M G, Walters M B, et al. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct Ecol*, 1998, 12: 327–338
- 41 Benizri E, Amiaud B. Relationship between plants and soil microbial communities in fertilized grasslands. *Soil Biol Biochem*, 2005, 37: 2055–2064
- 42 Eilers K G, Lauber C L, Knight R, et al. Shifts in bacterial community structure associated with inputs of low molecular weight carbon compounds to soil. *Soil Biol Biochem*, 2010, 42: 896–903
- 43 Jiang Y, Qian H, Wang X, et al. Nematodes and microbial community affect the sizes and turnover rates of organic carbon pools in soil aggregates. *Soil Biol Biochem*, 2018, 119: 22–31
- 44 Niu K, He J, Zhang S, et al. Tradeoffs between forage quality and soil fertility: Lessons from Himalayan rangelands. *Agr EcoSyst Environ*, 2016, 234: 31–39
- 45 LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 2008, 89: 371–379
- 46 Liu Y J, Shi G X, Mao L, et al. Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem. *New Phytol*, 2012, 194: 523–535
- 47 Wan X, Wan G J, Huang R G, et al. Microbiological denitrification and the inhibition of intermediates (in Chinese). *J Plant Nutrit Fertil*, 2000, 6: 227–232 [万曦, 万国江, 黄荣贵, 等. 微生物脱氮作用及对中间产物的抑制. 植物营养与肥料学报, 2000, 6: 227–232]
- 48 Wang M, Qu L Y, Ma K M, et al. Soil microbial properties under different vegetation types on Mountain Han (in Chinese). *Sci China Life Sci*, 2013, 56: 561–570 [王淼, 曲来叶, 马克明, 等. 罕山不同林型下土壤微生物群落特性. 中国科学: 生命科学, 2013, 43: 499–508]
- 49 Janssen P H. Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S rRNA genes. *Appl Environ Microbiol*, 2006, 72: 1719–1728
- 50 Kielak A, Pijl A S, van Veen J A, et al. Differences in vegetation composition and plant species identity lead to only minor changes in soil-borne microbial communities in a former arable field. *FEMS Microbiol Ecol*, 2008, 63: 372–382
- 51 Guggenberger G, Elliott E T, Frey S D, et al. Microbial contributions to the aggregation of a cultivated grassland soil amended with starch. *Soil Biol Biochem*, 1999, 31: 407–419
- 52 Ravenschlag K, Sahm K, Pernthaler J, et al. High bacterial diversity in permanently cold marine sediments. *Appl Environ Microbiol*, 1999, 65: 3982–3989
- 53 Wang G H, Liu J J, Yu Z H, et al. Research progress of acidobacteria ecology in soils (in Chinese). *Biotechnol Bull*, 2016, 32: 14–20 [王光华, 刘俊杰, 于镇华, 等. 土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展. 生物技术通报, 2016, 32: 14–20]
- 54 Fierer N, Ladau J, Clemente J C, et al. Reconstructing the microbial diversity and function of pre-agricultural tallgrass prairie soils in the United States. *Science*, 2013, 342: 621–624
- 55 Bai X X, Shi R J, You Y M, et al. Bacterial community structure and diversity in soils of different forest ages and types in Bao-tianman forest, Henan Province, China (in Chinese). *Chin J Appl Ecol*, 2015, 26: 2273–2281 [白晓旭, 史荣久, 尤业明, 等. 河南宝天曼不同林龄与林型森林土壤的细菌群落结构与多样性. 应用生态学报, 2015, 26: 2273–2281]
- 56 Niu K, He J S, Lechowicz M J. Foliar phosphorus content predicts species relative abundance in P-limited Tibetan alpine meadows. *Perspec Plant Ecol Evol Systatics*, 2016, 22: 47–54
- 57 Niu K C, Messier J, He J S, et al. The effects of grazing on foliar trait diversity and niche differentiation in Tibetan alpine meadows. *Ecosphere*, 2015, 6: art150
- 58 Chu C J, Wang Y S, Liu Y, et al. Advances in species coexistence theory (in Chinese). *Biodiversity Sci*, 2017, 25: 345–354 [储诚进, 王酉石, 刘宇, 等. 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 2017, 25: 345–354]
- 59 He J S, Wang Z Q, Fang J Y. Belowground ecology under global change: Problems and prospect (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2004, 49: 1226–1233 [贺金生, 王政权, 方精云. 全球变化下的地下生态学: 问题与展望. 科学通报, 2004, 49: 1226–1233]

Association of soil bacterial diversity with plant community functional attributes in alpine meadows

ZHAO XingGe¹, ZHANG ShiTing² & NIU KeChang^{1*}

1 School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China;

2 School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

The interaction between plant diversity and soil physicochemical factors has been predicted to influence the variation in soil microbial diversity across space and time; however, only limited robust evidence has been found to support this prediction at broad scale. We examined the relationships between plant community functional attributes (i.e., community-weighted mean (CWM) and functional trait diversity (FD)) and soil microbial diversity in Tibetan alpine meadows under different environmental regimes. Soil bacterial diversity was weakly associated with plant species diversity but was significantly associated with both CWM and FD of five key functional traits, explaining nearly half of the variation in soil bacterial diversity. Soil bacterial diversity was positively associated with CWM and FD of plant height, leaf specific area, and leaf phosphorus but was negatively associated with CWM of leaf dry matter content. These results provide robust evidence supporting the theoretical prediction that the plant community functional attributes can explain variation in soil bacterial diversity. In addition, these results provide novel insights that could facilitate the understanding of the mechanisms of assembly of soil microbial diversity.

alpine meadow, soil factors, community assembly, functional traits, functional composition, trait diversity, species diversity

doi: [10.1360/SSV-2019-0072](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0072)