

李旭华, 徐峥静茹, 蔡蕾, 冯秋红, 李登峰, 刘兴良, 刘世荣. 不同抚育措施对川西亚高山云杉人工林土壤微生物群落结构的短期影响[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (3): 663-669

Li XH, Xu ZJR, Cai L, Feng QH, Li DF, Liu XL, Liu SR. Short-term effects of different tending measures on soil microbial communities in subalpine spruce plantations of western Sichuan [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2023, 29 (3): 663-669

不同抚育措施对川西亚高山云杉人工林土壤微生物群落结构的短期影响

李旭华^{1,2} 徐峥静茹^{1,2} 蔡蕾^{1,2} 冯秋红^{1,2}✉ 李登峰¹ 刘兴良^{1,2} 刘世荣³

¹四川省林业科学研究院, 森林和湿地生态恢复与保育四川省重点实验室 成都 610081

²四川卧龙森林生态系统国家定位观测研究站 阿坝 623006

³中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所 北京 100091

摘要 土壤微生物作为森林生态系统的重要组成部分, 能够对外部干扰作出快速反应, 是评价人类活动对土壤性质和相关功能影响的敏感指标。在川西亚高山地区云杉人工林中开展不同强度的间伐(对照, 0%; T₁, 10%; T₂, 20%)和修枝(对照, 0%; P₁, 1 m修枝; T₂, 2 m修枝)抚育措施, 分析不同抚育措施下土壤微生物群落结构变化特征及其影响因素, 探讨土壤微生物群落对抚育措施快速响应机制。结果表明: (1)除真菌丰富度外, 土壤微生物群落多样性不受疏伐和修枝交互作用的影响。土壤细菌丰富度、多样性和均匀度随间伐强度的增大而降低, 而真菌的多样性无显著变化。1 m修枝的抚育方式显著增加了土壤细菌群落的多样性。(2)疏伐和修枝措施对土壤细菌中的芽单胞菌门和浮霉菌门具有显著的交互作用, 但各个优势门类群的相对丰度在不同疏伐和修枝强度间无显著差异。抚育措施对真菌优势类群相对丰度的影响更为显著, 疏伐后子囊菌门相对丰度下降, 而担子菌门显著增加。(3)毛管孔隙度、速效钾和速效磷是影响土壤细菌类群丰富度的主要影响因子; 而速效钾是影响真菌类群丰富度的主要因子。在土壤细菌群落中, 浮霉菌门和芽单胞菌门更容易受土壤环境变化的影响。因此, 疏伐和修枝抚育措施能够影响土壤微生物群落多样性, 改变土壤真菌优势类群丰富度, 研究结果对云杉人工林健康经营及模式选择具有重要的指导意义。(图2 表6 参41)

关键词 间伐; 修枝; 土壤微生物; 云杉人工林; 影响因素

Short-term effects of different tending measures on soil microbial communities in subalpine spruce plantations of western Sichuan

LI Xuhua^{1,2}, XU Zhengjingru^{1,2}, CAI Lei^{1,2}, FENG QiuHong^{1,2}✉, LI Dengfeng¹, LIU Xingliang^{1,2} & LIU Shirong³

¹Ecological Restoration and Conservation for Forest and Wetland Key Laboratory of Sichuan Province, Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China

²Sichuan Wolong Forest Ecosystem Research Station, Aba 623006, China

³Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract Soil microorganisms are essential components of forest ecosystems that respond quickly to external disturbances. Thus, they have been used as ideal indicators to evaluate the influence of anthropogenic activities on soil properties and their associated functions. Here, the effects of different tending measures on soil microbial abundance, community structure using high-throughput sequencing, and their rapid response mechanisms in *Picea asperata* plantations were investigated one year after the tending measures. The experimental treatments consisted of two thinning intensities (T₁ and T₂) and two pruning intensities (P₁ and P₂), with no thinning or pruning as a control (T₀ or P₀). The diversity index of the soil microbial community was not affected by the interaction between thinning and pruning, except for fungal richness. The richness, diversity, and evenness index of the soil bacterial communities decreased significantly with thinning, whereas those of the soil fungi community did not. Compared with the control treatment, the diversity of soil bacterial communities at 1-m pruning height increased significantly. Thinning and pruning showed significant interaction effects on the phyla Gemmatimonadetes and Planctomycetes, whereas the relative abundance of each dominant bacterial group was not significantly different among the different thinning and pruning intensities. The effect of thinning measures on the relative abundance of dominant fungal groups was more significant, with Ascomycota and Basidiomycota increasing significantly after thinning. Redundancy analysis showed that soil capillary porosity and available potassium and phosphorus were

收稿日期 Received: 2022-03-03 接受日期 Accepted: 2022-09-15

四川省基本科研业务费(2022JBKY02)、四川省科技厅重点研发项目(2022YFS0468)、四川省财政专项项目(2021CZZX04)资助 Supported by the Basic Scientific Research Fund of Sichuan Province (2022JBKY02), Key R&D Project of Science and Technology Department Sichuan Province of (2022YFS0468), and Special Financial Project of Sichuan Province (2021CZZX04)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: fqiuHong@163.com)

the main factors affecting soil bacterial community richness. Available potassium was the main factor affecting fungal richness. Both Planctomycetes and Gemmatimonadetes are more easily affected by environmental changes in the soil. Thinning and pruning were found to affect the diversity of soil microbial communities and increase the abundance of dominant soil fungal groups. The findings provide important guidance for the healthy management and model selection for spruce plantations.

Keywords thinning; pruning; soil microorganism; *Picea asperata* plantation; influencing factor

土壤微生物与植物间存在紧密复杂的交互作用,植物群落的变化通过影响凋落物、根系及其分泌物,进而影响土壤有机碳和土壤微生物群落结构和多样性等^[1],同时微生物可能通过释放矿质元素来促进植物的生长^[2-3],二者间的相互作用推动着森林生态系统的进程^[4]。因此,了解森林生态系统中地上植被与土壤微生物群落之间的关系是十分必要的^[5]。研究表明,森林经营可以调整优势树种组成、冠层郁闭度和森林小气候等的变化,进而间接影响土壤微生物群落^[6]。抚育间伐和修枝是森林经营过程中两种重要的营林措施,对林分特别是人工林的生长发育以及林内环境变化发挥着至关重要的作用。这两种抚育措施对林分的影响机理相似,一方面,抚育措施能够降低林分郁闭度,增加林冠透光度,增强林内太阳辐射、提高土壤温湿度^[7],并改变林下物种和功能多样性^[8];另一方面,还会影响根系数量和活性、加快土壤有机质周转和养分收支^[9],因此,间伐或修枝导致的林内小气候、土壤资源有效性以及植物群落组成的变化可能会对土壤微生物群落产生影响。如赵苏亚的研究^[10]中指出,抚育间伐后由于林分微环境的变化,使得土壤物理性质改变,土壤酶活性增强,枯枝落叶分解速率增加,腐殖质增多,土壤化学性质得到改善,土壤微生物的丰度和多度增加,最终促进了林木生长以及林下植被演替。

尽管以往关于森林经营措施对土壤微生物群落影响的研究已非常广泛^[11-13],但从这些研究可以看出土壤微生物群落对不同营林措施的响应机制因研究对象、响应时间以及土层的不同而存在一些不确定性,森林经营管理的生态效应也会呈现出不同。研究指出,土壤微生物具有周转快、灵敏度高的特点,易受外界条件的影响,能对土壤养分及外界干扰作出快速响应^[14],因此被认为是评价人类活动对土壤性质和相关功能影响的敏感指标^[15]。此外,在数十年或上千年的较长时间尺度上,森林管理对土壤微生物多样性、酶活性的影响远小于气候和土壤^[16],而在较短的时间尺度内,土壤微生物群落动态对营林干扰的快速响应机制尚不明确因此,深入了解人工林抚育经营过程中土壤微生物群落的短期变化、功能发挥及其与土壤理化因子的互作关系,可为后续人工林的经营管理提供理论依据,也是当前人工林可持续经营研究的重点和热点问题。

云杉(*Picea asperata* Mast.)作为我国西南地区采伐迹地的主要造林树种,是川西亚高山暗针叶林区主要的人工林类型,占该区域人工林总面积的20%以上。但由于造林初期树种组成单一、栽植密度过大以及经营管理滞后,导致现有云杉人工林的郁闭度过高、层次结构简单、林内阴暗、土壤板结,出现林下植被生物多样性低,土壤肥力退化,生产力低下等生态问题,成为典型的低产低效林,严重阻碍了森林生态效益的发挥^[17],亟须进行合理的抚育措施来提高其生态系统服务功能。本研究结合川西亚高山云杉人工林现状,通过采取间伐和修枝的抚育措施,以期改善云杉人工林的生态问题,通过分析不同抚育措施下土壤微生物群落结构特征,探讨影响土壤微生物群落结构的因子及其响应机制,对于川西地区云杉人工林的科学经营及森林质量精准提升等具有重要的指导意义。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝州理县米亚罗林区,地理分布范围31°24'-31°55' N, 102°35'-103°04'E,全区海拔2 200-5 500 m。该区地处青藏高原东缘褶皱带最外缘部分,具有典型的高山峡谷地貌。气候受高原地形的决定性影响,属冬寒夏凉的高山气候。以海拔2 760 m的米亚罗镇为例,全年降水量700-1 000 mm,年蒸发量为1 000-1 900 mm;年均温3.0 °C,其中最冷月1月均温-8 °C,最热月7月均温12.6 °C,≥10 °C年积温为1 200-1 400 °C。该区成土母质为千枚岩、板岩、白云岩等的残坡积风化物,主要土壤类型为山地棕色森林土。

米亚罗林区植被呈明显的垂直带谱,植被类型和其生境随海拔和坡向而异^[18]。原生森林主要分布于海拔2 400-4 200 m之间,以亚高山暗针叶林为主^[19],优势树种为岷江冷杉(*Abies faxoniana*)和紫果云杉(*Picea purpurea*)。米亚罗林区自20世纪50年代开展大规模采伐,采伐迹地陆续进行以云杉为主的人工更新,由于云杉为阳性树种,其在阳坡的表现明显优于阴坡,导致阳坡、半阳坡最终被云杉人工林所占据,而在阴坡则形成云杉人工林与天然更新次生林镶嵌分布。本研究样地的乔木层树种组成以云杉为主,柳树(*Salix babylonica*)和桦木为伴生种,林下灌木主要有花楸(*Sorbus pohuashanensis*)、鞘柄蕨(*Smilax stans*)、栒子(*Cotoneaster hissaricus*)等,草本植物以糙苏(*Phlomis umbrosa*)、老鹳草(*Geranium wilfordii*)、委陵菜(*Potentilla chinensis*)、车前(*Plantago asiatica*)等为主。蕨类植物主要有黑鳞耳蕨(*Polystichum makinoi*)、粗毛鳞盖蕨(*Microlepia strigosa*)、高山冷蕨(*Cystopteris montana*)等。

1.2 试验设计

2016年3月在米亚罗林区选择海拔、坡向、坡位及土壤环境相对一致,林分密度相似的云杉近熟人工林地块,开展不同抚育措施处理试验。主要试验因子包括间伐和修枝,以采伐蓄积量占林分总蓄积量的比例设置不同间伐强度,分别为T₀(对照,0%)、T₁(10%)、T₂(20%);修枝是对主干侧枝修枝,以距离地面的高度设置不同的修枝强度,分别为P₀(对照,无修枝)、P₁(1 m修枝)和P₂(2 m修枝)。根据正交试验设计,共设置不同梯度组合的抚育处理模式9个(表1)。每个处理模式分别设置3个20 m × 20 m的乔木样方,在每个乔木样方内分别设2 m × 2 m的灌木样方3个,1 m × 1 m草本样方3个,共设置乔木样方27个,灌木和草本样方各81个。每个乔木样方间有10 m的隔离带,且在实施了抚育措施的样方内清除枯枝和采伐剩余物,将其整齐堆放于样地边缘,林下植被未做清除。于2017年7月对上一年布设的各个样地开展了总体群落学调查,并区分不同经营模式对研究对象进行了详细调查,具体包括各样方中的植物种类、数量、高度、盖度等性状进行记录。不同抚育模式样地基本信息如表1所示。

1.3 样品采集与测定

2017年9月,在每个抚育处理模式的云杉人工林样地内,

用内径3 cm的土钻对0-20 cm表层土壤随机选取3个点进行典型取样,并将同一样地内的3个样品混合,共采集土壤样品27份。将采集的土壤样品进行封装、标记,放入4 °C保鲜冰盒带回实验室。对野外采集的新鲜土样进行剔除石砾、动植物残体等预处理后,过2 mm的土壤筛。采用四分法将筛好的土壤样品分成两份,一份在室内自然风干用于测定土壤的理化性质,另一份直接放入-80 °C的超低温冰箱中保存,用于土壤DNA的提取和土壤微生物指标的测定。

土壤理化性质:土壤容重和土壤孔隙度等水分物理性质采用环刀一次取样连续测定的方法^[20]。土壤有机质(soil organic carbon, SOC)采用重铬酸钾-浓H₂SO₄加热法测定,铵态氮(NH₄⁺-N)、速效磷(available phosphorous, AP)、速效钾(available kalium, AK)是利用全自动流动分析仪进行测定。以上测定方法参考鲍士旦《土壤农化分析》^[21]。不同抚育模式样地的土壤理化性质如表2所示。

土壤微生物指标的测定:使用MO BIO PowerSoil (MO BIO Laboratories, Carlsbad, USA)试剂盒提取土壤微生物总DNA,然后分别采用分光光度计和1%的琼脂糖凝胶电泳对提取的DNA进行浓度和纯度检测。以稀释后的基因组DNA为模板,分别以细菌16S RNA V4-V5区特异性引物515F (5'-GTGYCAGCMGCCGCGTA-3')、909R (5'-CCCCGYCAATTCMTTTRAGT-3')^[22]和真菌ITS4区特异性引物(5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')、gITS7F (5'-GTGARTCATCGARTCTTTG-3')^[23]进行PCR (polymerase chain reaction)扩增;采用Illumina MiSeq测序平台对PCR扩增产物进行双端测序分析。高通量测序工作

由北京诺禾致源生物信息科技有限公司完成。

对测序原始数据进行质控、拼接和精确去杂等处理,得到优化序列。然后利用UPARSE软件(UPARSE v7.0.1001, <http://drive5.com/uparse/>)对所有样品的有效序列进行聚类,默认以97%的一致性将序列聚类成操作分类单元(Operational Taxonomic Units, OTUs),筛选质量较高且出现频率高的OTUs作为代表序列。采用RDP Classifier算法,通过与Silva数据库和Unite数据库比对从而对物种进行注释和分类。利用QIIME (1.9.0)计算并获得细菌和真菌的详细分类信息数据,以及土壤样品的细菌和真菌多样性。

1.4 数据处理与统计分析

利用标准化以后的OTUs数据分别计算细菌和真菌群落的Alpha多样性,包括丰富度、多样性和均匀度指数,其中,丰富度即为数量,多样性用Shannon-Wiener (*H*)指数代表,均匀度为Pielou指数。采用SPSS17.0分别对云杉人工林土壤化学性质指标、微生物群落结构多样性以及微生物优势类群进行双因素方差分析(two-way ANOVA),判断是否存在交互效应,进而采用单因素方差分析法分析疏伐和修枝对各指标的影响,事后多重比较用DUCAN检验(*P* < 0.05),并用Sigmaplot完成相关作图。采用冗余分析(RDA)分析土壤微生物群落结构与环境因子之间的相关性,并在R (V.4.1.0)中完成。

2 结果与分析

2.1 不同抚育措施下土壤微生物群落多样性的变化

疏伐对土壤细菌群落多样性和均匀度产生显著影响(表

表1 不同抚育模式样地基本信息
Table 1 Basic characteristics of different tending treatment plots

抚育模式 Tending pattern	海拔 Altitude (h/m)	坡向 Aspect	坡度 Slope (a/°)	郁闭度	林分密度 (n/hm ²)	平均胸径 (D/cm)	平均树高 (H/m)
T ₀ P ₀	3450	124.3°SE	22°	0.8	925	17.7	19
T ₀ P ₁	3450	119.6°SE	22°	0.7	2000	12.8	17
T ₀ P ₂	3436	105.0°SE	20°	0.8	2025	13.2	18
T ₁ P ₀	3463	110.0°SE	25°	0.8	1300	16.1	18
T ₁ P ₁	3446	98.7°SE	25°	0.8	1875	15.2	20
T ₁ P ₂	3442	127.8°SE	20°	0.8	1625	12.5	18
T ₂ P ₀	3430	105.6°SE	20°	0.8	1725	17.4	18
T ₂ P ₁	3442	126.2°SE	22°	0.7	1450	14.8	20
T ₂ P ₂	3439	104.9°SE	20°	0.7	1225	18.5	17

T₀P₀: 对照; T₀P₁: 1 m修枝; T₀P₂: 2 m修枝; T₁P₀: 10%疏伐; T₁P₁: 10%疏伐+1 m修枝; T₁P₂: 10%疏伐+2 m修枝; T₂P₀: 20%疏伐; T₂P₁: 20%疏伐+1 m修枝; T₂P₂: 20%疏伐+2 m修枝。下同。
T₀P₀: Control; T₀P₁: Pruning at 1 m and no thinning; T₀P₂: Pruning at 2 m and no thinning; T₁P₀: 10% thinning intensity and no pruning; T₁P₁: 10% thinning intensity and pruning at 1 m; T₁P₂: 10% thinning intensity and pruning at 2 m; T₂P₀: 20% thinning intensity and no pruning; T₂P₁: 20% thinning intensity and pruning at 1 m; T₂P₂: 20% thinning intensity and pruning at 2 m. The same as below.

表2 不同抚育模式云杉人工林的土壤理化性质
Table 2 Soil physicochemical properties among the different tending measures of spruce plantations

抚育模式 Tending measure	BD/g cm ⁻³	CP/%	NCP/%	NH ₄ ⁺ -N (w/mg kg ⁻¹)	AP (w/mg kg ⁻¹)	AK (w/mg kg ⁻¹)	SOC (w/g kg ⁻¹)
T ₀ P ₀	0.96 ± 0.06	58.22 ± 3.01	5.47 ± 1.84	51.67 ± 6.01	5.93 ± 0.55	153.33 ± 22.05	24.2 ± 1.2
T ₀ P ₁	1.02 ± 0.06	47.46 ± 11.7	9.50 ± 3.17	25.33 ± 7.86	7.67 ± 0.29	299.33 ± 46.78	40.5 ± 8.2
T ₀ P ₂	1.01 ± 0.13	54.26 ± 3.28	9.60 ± 3.38	11.33 ± 1.76	6.53 ± 0.29	202.67 ± 6.98	36.2 ± 2.2
T ₁ P ₀	1.02 ± 0.06	58.60 ± 0.91	3.37 ± 2.06	53.33 ± 8.33	6.67 ± 0.74	238.33 ± 27.28	35.0 ± 8.2
T ₁ P ₁	0.79 ± 0.05	54.11 ± 5.09	11.77 ± 5.17	29.67 ± 12.68	6.93 ± 0.41	161.67 ± 25.64	39.8 ± 3.2
T ₁ P ₂	1.21 ± 0.05	55.31 ± 2.18	2.53 ± 0.47	19.33 ± 2.67	6.07 ± 0.52	200.00 ± 8.62	40.1 ± 5.3
T ₂ P ₀	0.93 ± 0.06	54.75 ± 3.92	12.60 ± 5.32	16.67 ± 7.06	6.60 ± 0.58	174.00 ± 32.01	28.5 ± 5.3
T ₂ P ₁	0.96 ± 0.02	45.29 ± 1.47	10.53 ± 2.86	14.00 ± 1.15	6.27 ± 0.41	257.33 ± 32.10	32.6 ± 5.1
T ₂ P ₂	0.88 ± 0.04	59.28 ± 1.85	9.83 ± 3.02	21.33 ± 4.37	6.33 ± 0.94	220.33 ± 25.71	26.3 ± 3.3

BD: 土壤容重; CP: 毛管孔隙度; NCP: 非毛管孔隙度; NH₄⁺-N: 铵态氮; AP: 速效磷; AK: 速效钾; SOC: 有机质。
BD: Bulk density; CP: Capillary porosity; NCP: Non-capillary porosity; NH₄⁺-N: Ammonium nitrogen; AP: Available phosphorous; AK: Available kalium; SOC: Soil organic carbon.

3). 随着疏伐强度的增加, 细菌群落的丰富度、多样性和均匀度均显著下降(表4); 而疏伐对土壤真菌群落的影响不显著, 不同疏伐强度间土壤真菌群落的多样性无显著差异。

修枝对土壤细菌群落多样性和真菌群落丰富度的影响显著($P < 0.05$), 且后者受疏伐和修枝交互作用的影响(表3)。不同修枝强度间的细菌多样性指数和均匀度指数, 真菌丰富度指数差异显著(表4), 且在1 m修枝高度下最高。

2.2 不同抚育措施下土壤微生物的群落组成与结构特征

对OTU代表序列进行物种注释并归类, 共识别出细菌43门158纲313目498科814属。共识别出真菌8门39纲125目345科917属。其中细菌门水平的优势类群(相对丰度 $>1\%$)为变形菌门(Proteobacteria, 40.9%)、酸杆菌门(Acidobacteria, 18.8%)、放线菌门(Actinobacteria, 15.1%)、拟杆菌门(Bacteroidetes, 10.9%)、浮霉菌门(Planctomycetes, 6.1%)、绿弯菌门(Chloroflexi, 3.3%)和芽单胞菌门(Gemmatimonadetes, 1.4%) 7类(图1a)。而真菌门水平的优势类群(相对丰度 $>1\%$)为子囊菌门(Ascomycota, 49.2%)、担子菌门(Basidiomycota, 45.0%)、接合菌门(Zygomycota, 1.4%)和未鉴定种类(Unidentified, 3.8%) 4类(图1b)。

疏伐和修枝的交互作用显著影响土壤细菌群落中的芽单胞菌门和浮霉菌门两个优势类群的相对丰富度($P < 0.05$), 但二者的主效应不显著(表5)。在疏伐强度为20%, 修枝高度

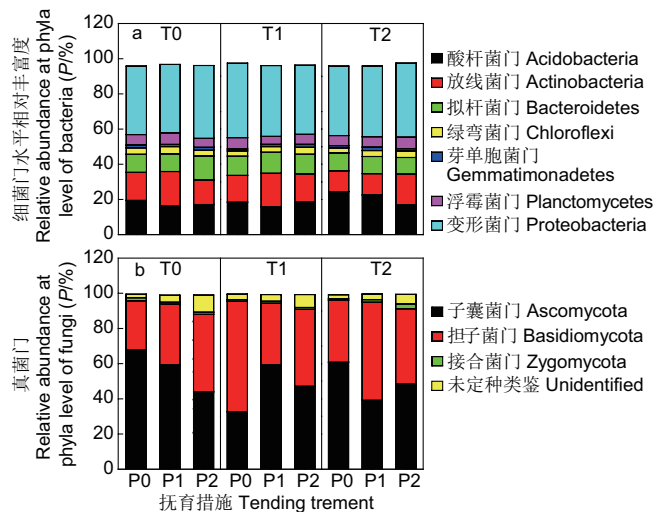


图1 不同抚育措施下土壤细菌(a)和真菌(b)门水平优势类群的相对丰富度。

Fig. 1 The relative abundance of bacterial (a) and fungal (b) dominant groups at phyla level.

表3 疏伐和修枝对土壤微生物多样性影响的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA for effects of thinning and pruning on soil microbial diversity

抚育措施 Tending measure	微生物种类 Microorganism species	丰富度指数 Richness index			多样性指数 Shannon-Wiener diversity index			均匀度指数 Pielou's evenness index		
		d_f	F	P	d_f	F	P	d_f	F	P
疏伐 Thinning	细菌 Bacteria	2	3.509	0.052	2	7.147	0.005*	2	4.128	0.033*
修枝 Pruning		2	2.268	0.132	2	4.388	0.028*	2	2.813	0.086
疏伐×修枝 Thinning × Pruning		4	2.518	0.077	4	1.139	0.370	4	0.282	0.886
疏伐 Thinning	真菌 Fungi	2	0.014	0.986	2	0.020	0.980	2	0.068	0.935
修枝 Pruning		2	5.599	0.013*	2	1.336	0.288	2	1.052	0.370
疏伐×修枝 Thinning × Pruning		4	6.889	0.002*	4	2.182	0.112	4	1.886	0.157

表4 不同抚育措施间土壤细菌和真菌群落多样性指数(平均值±标准误, $N = 9$)

Table 4 Diversity indices of bacterial and fungal community among different tending measures (mean ± SE, $N = 9$)

抚育措施 Tending measure		细菌 Bacteria			真菌 Fungi		
		丰富度指数 Richness index	多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	均匀度指数 Pielou's evenness index	丰富度指数 Richness index	多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	均匀度指数 Pielou's evenness index
疏伐 Thinning	CK	5756.27 ± 154.34a	9.57 ± 0.04a	0.844 ± 0.002a	1560.97 ± 111.75a	6.66 ± 0.44a	0.685 ± 0.038a
	10%	5270.32 ± 125.50b	9.45 ± 0.06ab	0.839 ± 0.003ab	1545.83 ± 75.58a	6.74 ± 0.19a	0.698 ± 0.015a
	20%	5310.64 ± 211.92b	9.35 ± 0.04b	0.833 ± 0.003b	1554.57 ± 108.86a	6.71 ± 0.28a	0.694 ± 0.024a
修枝 Pruning	CK	5368.18 ± 230.19a	9.39 ± 0.07b	0.834 ± 0.004b	1625.43 ± 101.76a	6.54 ± 0.40a	0.673 ± 0.035a
	1 m	5690.66 ± 148.17a	9.55 ± 0.04a	0.843 ± 0.003a	1658.93 ± 98.8a	7.09 ± 0.28a	0.722 ± 0.022a
	2 m	5278.39 ± 126.39a	9.42 ± 0.04b	0.838 ± 0.002ab	1377.01 ± 63.4b	6.48 ± 0.21a	0.681 ± 0.019a

不同字母表示不同抚育措施之间差异显著($P < 0.05$)。

Different letters in the same column indicate significant difference at the 0.05 level.

表5 间伐和修枝对细菌和真菌门水平优势类群相对丰富度的影响

Table 5 The effects of thinning and pruning treatments on the relative abundance of the dominant phyla in the bacterial and fungal communities

土壤微生物种类 Microorganism species	优势门 Dominant phyla	疏伐 Thinning		修枝 Pruning		疏伐×修枝 Thinning × Pruning	
		F	P	F	P	F	P
细菌 Bacteria	酸杆菌门 Acidobacteria	2.359	0.123	1.442	0.262	0.966	0.450
	放线菌门 Actinobacteria	1.879	0.182	1.133	0.344	1.928	0.149
	拟杆菌门 Bacteroidetes	2.037	0.159	0.718	0.501	1.631	0.210
	绿弯菌门 Chloroflexi	0.452	0.643	0.768	0.479	0.837	0.520
	芽单胞菌门 Gemmatimonadetes	1.076	0.362	1.171	0.333	3.935	0.018*
	浮霉菌门 Planctomycetes	0.794	0.467	0.446	0.647	3.268	0.035*
	变形菌门 Proteobacteria	0.416	0.666	0.571	0.575	1.463	0.255
真菌 Fungi	子囊菌门 Ascomycota	3.433	0.055	1.708	0.209	7.473	0.001*
	担子菌门 Basidiomycota	3.818	0.041*	0.094	0.911	6.194	0.003*
	接合菌门 Zygomycota	1.476	0.255	1.034	0.376	2.364	0.092
	未鉴定种类 Unidentified	0.473	0.630	4.850	0.021*	0.356	0.836

为1 m的抚育措施下的芽单胞菌门相对丰度最高，而在无疏伐和1 m修枝的情况下浮霉菌门的相对丰度最高（图1）。

疏伐对真菌群落中担子菌门相对丰度影响显著，修枝强度对未鉴定种类的主效应显著，而二者的交互作用表现为对子囊菌门和担子菌门的相对丰度的影响显著（表5）。在疏伐强度10%且无修枝的抚育措施下，担子菌门的相对丰度最高。

2.3 土壤微生物群落组成与土壤理化性质的相关性

土壤微生物群落组成与土壤理化性质的冗余分析表明：RDA1和RDA2分别解释了土壤细菌群落组成变化的9.19%和4.45%，分别占总方差的48.12%和23.31%（图2a），其中毛管孔隙度、速效钾和速效磷是主要影响因子（表6），浮霉菌门的相对丰度与毛管孔隙度和速效钾呈显著正相关（ $P < 0.05$ ），而芽单胞菌门的相对丰度与速效磷含量呈显著负相关（ $P < 0.05$ ）。

RDA1和RDA2对土壤真菌群落组成变化的解释率分别是19.01%和5.57%，分别占总方差的75.12%和22.0%（图2b）。在真菌群落优势门中，仅担子菌门相对丰度与速效钾呈现显著正相关（ $P < 0.05$ ）（表6）。

3 讨论

3.1 不同抚育措施对土壤微生物群落结构的影响

森林土壤特征和土壤微生物群落受森林抚育经营活动的

影响^[24-25]，且多数研究证实森林经营活动对森林土壤特征、土壤微生物群落和森林生产力的影响都是长期的、持续的^[26]。本研究结果表明，疏伐后的土壤细菌多样性、丰富度和均匀度均较对照模式降低，且疏伐强度越大的下降越显著（表4），与Hartmann等的研究结果^[27]一致，究其原因可能是短期内，间伐导致的地上植被丰富度和多样性降低，以及地上生物量的移除，进而导致细菌群落多样性和丰度降低^[28]。但也有研究持不同的结果，即土壤细菌多样性和丰富度指数在不同疏伐处理间差异不显著^[29]或中、高强度的间伐增加了微生物群落的丰富度和多样性^[30]。而抚育间伐对土壤真菌群落多样性的影响不显著，说明在本研究的云杉人工林生态系统中，真菌群落多样性对营林措施表现出较强的稳定性。此外，由于不同林地土壤微生物群落结构对抚育间伐后的响应时间也是不同的，本研究为抚育间伐1年的短期响应，随着时间的推移，这种关系还可能会发生变化。

本研究中，1 m修枝高度能够促进土壤细菌和真菌多样性增加，而在2 m修枝高度下又有所下降，说明1 m修枝高度对于本研究中的云杉人工林林地微生物的正向影响更为显著，它能够有效改善现有林内光、温环境，促进林下植被生长，增加林下植被生物多样性，进而增加林地有机质（包括枯枝落叶和枯死细根）的归还量，从而影响土壤细菌和真菌的丰度和多样性。但随着修枝强度的增加（2 m修枝），林分透光度进一步加大，土壤温度持续升高，加快有机质的分解矿化速度，有助

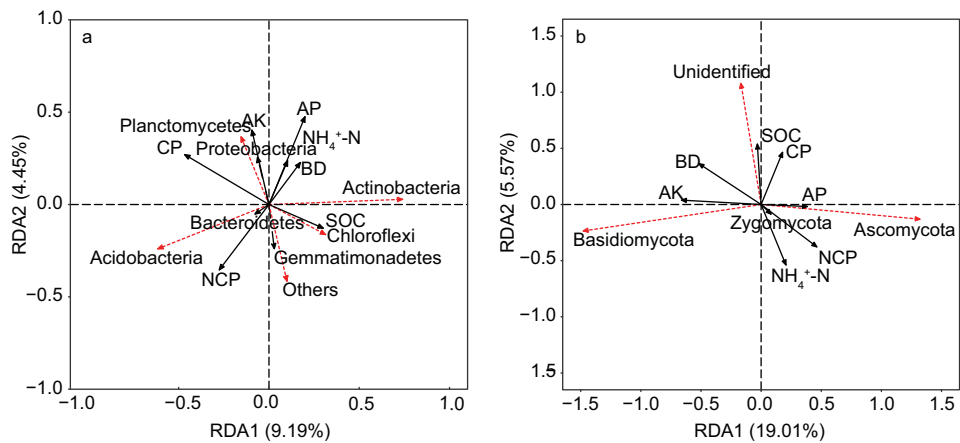


图2 土壤细菌群落 (a) 和真菌群落 (b) 优势门相对丰度与土壤理化性质关系的冗余分析。BD: 土壤容重; CP: 毛管孔隙度; NCP: 非毛管孔隙度; NH₄⁺-N: 铵态氮; AP: 速效磷; AK: 速效钾; SOC: 有机质。
Fig. 2 Redundancy analysis on relationship of soil physicochemical properties with soil bacterial (a) and fungi (b) community structure under different tending measures for *Picea asperata* plantations. BD: Bulk density; CP: Capillary porosity; NCP: Non-capillary porosity; NH₄⁺-N: Ammonium nitrogen; AP: Available phosphorous; AK: Available kalium; SOC: Soil organic carbon.

表6 土壤理化性质与细菌、真菌群落优势门相对丰度的相关性

Table 6 Correlation between soil nutrients and relative abundance of the dominant phyla in the bacterial and fungi communities

优势门 Dominant phyla	BD/g cm ⁻³	CP/%	NCP/%	NH ₄ ⁺ -N (w/mg kg ⁻¹)	AP (w/mg kg ⁻¹)	AK (w/mg kg ⁻¹)	SOC (w/g kg ⁻¹)
酸杆菌门 Acidobacteria	-0.092	0.014	0.078	-0.159	-0.169	-0.019	-0.077
放线菌门 Actinobacteria	0.004	-0.137	-0.030	0.221	0.138	-0.051	0.091
拟杆菌门 Bacteroidetes	0.114	0.033	0.056	-0.017	0.075	-0.227	0.060
绿弯菌门 Chloroflexi	0.221	-0.077	-0.284	-0.046	-0.315	0.052	0.124
芽单胞菌门 Gemmatimonadetes	0.108	-0.361	-0.028	-0.308	-0.472*	-0.013	0.121
浮霉菌门 Planctomycetes	0.071	0.397*	-0.335	0.162	-0.097	0.382*	0.016
变形菌门 Proteobacteria	-0.117	0.376	-0.013	0.048	0.280	-0.037	-0.239
子囊菌门 Ascomycota	-0.165	0.061	0.165	0.127	0.158	-0.359	-0.017
担子菌门 Basidiomycota	0.134	-0.132	-0.112	-0.066	-0.142	0.381*	-0.065
接合菌门 Zygomycota	-0.015	-0.126	0.048	0.108	-0.025	-0.072	-0.312
未鉴定种类 Unidentified	0.089	0.156	-0.018	-0.182	-0.126	0.151	0.079

*表示相关性在0.05水平上显著。
* Indicates a significant correlation at the level of 0.05.

于林下植被对土壤速效养分的吸收,在一定程度上降低了土壤有机质和速效养分^[31],不同抚育模式下的土壤化学性质也很好地表明了这一点(表2),进而导致土壤微生物数量减小,这也同样可能是上述疏伐措施使得云杉人工林的土壤细菌、真菌丰度、多样性降低的原因。

在本研究中,土壤细菌和真菌的主要优势类群与高尚坤等研究^[32]中的基本一致,这些菌群也同样在其他森林生态系统中检测出来,并主导土壤微生物群落结构组成^[28, 33-34],由此说明上述类群可能广泛参与土壤生态过程。有研究表明,变形菌门通常被认为是富营养型类群^[35],而酸杆菌属于贫营养型细菌^[36-37],在本研究的所有抚育处理中,变形菌门的相对丰度均高于酸杆菌门,且变形菌门中其大多数物种还可固氮和储存能量,从而反映了抚育措施在一定程度上改善了土壤理化性质^[10]。微生物结构在不同分类学水平上对营林措施的响应程度不同,本结果显示不同抚育措施对真菌群落结构的影响更为显著,而细菌对抚育措施具有一定的抵抗力和稳定性,这与以往研究得到的结果^[27]是一致的。相较于真菌,细菌具有群落结构多样性较高和功能冗余特征,因而对抚育措施引起的环境因子变化具有较高的适应性^[38];此外,大多数细菌是随机分布于土壤中,没有共生宿主,因此地上部分发生变化对细菌群落结构的影响较小^[32]。

3.2 抚育措施后驱动土壤微生物变化的因素

森林土壤微生物群落的数量、种类及结构组成受诸多因素的影响,包括植被类型、土壤类型、土壤理化性质、温度、水分以及森林经营活动等^[39]。本研究通过spearman秩相关分析和冗余分析可知,毛管孔隙度、速效钾和速效磷是影响土壤细菌类群丰度变化的主要影响因子,但是在不同疏伐和修枝模式间,这3个因子的变化不大,由此说明该林分中土壤细菌优势类群丰度的变化与抚育措施引起的土壤特征变化的相关性较小,而是其自身受上述因子的影响。此外,在以往很多研究中也发现土壤pH、土壤含水量、SOC等因子对土壤微生物群落结构组成起到了非常重要的作用^[29-30]。研究发现浮霉菌门

和芽单胞菌门的丰度与土壤理化性质的变化具有显著相关性,而这两种优势细菌门均属于丰度较低的种类,对周围环境的变化更为敏感,更容易受到土壤环境变化的影响。对于真菌群落,土壤容重、非毛管孔隙度、铵态氮和速效钾是影响其优势类群丰度变化的主要因子,表明速效钾含量与土壤细菌群落和真菌群落均密切相关,而Lauber等的研究^[40]则发现速效磷是影响土壤细菌和真菌群落结构的重要因子,磷含量丰富的土壤中子囊菌门类群丰度较高,而担子菌门类群丰度较低。此外,与细菌群落不同,真菌群落通常与地上植物形成植物-真菌共生关系^[41],真菌往往与特定的植物相关,可作为木质素分解剂或凋落物分解剂,因此土壤真菌群落更多会受寄主植物的影响。本研究中的土壤理化因子共解释了细菌优势类群丰度变化的13.64%,真菌优势类群丰度变化的24.58%,相较于以往研究其解释率较低,虽然抚育措施实施后,土壤微生物群落发生一定的变化,但由于实施时间较短,土壤理化性质的变化不显著,进而导致土壤微生物在短期内对理化性质的响应不明显。有关抚育措施对土壤理化性质和微生物群落组成的长期影响还有待进一步观测研究。

4 结论

抚育措施对土壤细菌群落多样性的影响较大,而对真菌群落的相对丰度影响更为显著。土壤细菌多样性、丰富度和均匀度指数随间伐强度的增加而降低。抚育措施引起的速效钾含量变化,是影响土壤细菌群落和真菌群落优势类群丰度的主要因子。本研究进一步表明抚育措施可以通过改善林分环境,促进养分循环,进而影响土壤微生物群落的变化。但是,抚育措施对地下生态系统的影响因时间而异,本研究中抚育措施实施时间较短,为全面科学地理解不同抚育措施对地下生态系统的影响机制,还有必要进行长期连续观测和时空动态研究,以期对云杉人工林的长期经营作出更全面的判断,找到最适的人工抚育措施。

参考文献 [References]

- Urbanová M, Šnajdr J, Baldrian P. Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees [J]. *Soil Biol Biochem*, 2015, **84** (1): 53-64
- Singh BK, Millard P, Whiteley AS, Murrell JC. Unravelling rhizosphere microbial interactions: opportunities and limitations [J]. *Trends Microbiol*, 2004, **8** (12): 386-393
- Zhang C, Liu GB, Xue S, Wang GL. Soil bacterial community dynamics reflect changes in plant community and soil properties during the secondary succession of abandoned farmland in the Loess Plateau [J]. *Soil Biol Biochem*, 2016, **97** (1): 40-49
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van WH, Wall DH. Ecological linkages between aboveground and belowground biota [J]. *Science*, 2004, **304** (5): 1629-1633
- Wan P, Zhang GQ, Zhao ZH, Hu YB, Liu WZ, Hui GY. Short-term effects of different forest management methods on soil microbial communities of a natural *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest in Xiaolongshan, China [J]. *Forests*, 2019, **10** (2): 161-178.
- Lucas-Borja ME, Hedo J, Cerdá A, Candel-Pérez D, Viñegla B. Unravelling the importance of forest age stand and forest structure driving microbiological soil properties, enzymatic activities and soil nutrients content in Mediterranean Spanish black pine (*Pinus nigra* Ar. ssp. *salzmannii*) Forest [J]. *Sci Total Environ*, 2016, **562** (1): 145-154
- Scharenbroch B, Bockheim J. Impacts of forest gaps on soil properties and processes in old growth northern hardwood-hemlock forests [J]. *Plant Soil*, 2017, **294** (1): 219-233
- Ares A, Neill AR, Puettmann KJ. Understory abundance, species diversity and functional attribute response to thinning in coniferous stands [J]. *For Ecol Manag*, 2010, **260** (2): 1104-1113
- Olajuyigbe S, Tobin B, Saunders M, Nieuwenhuis M. Forest thinning and soil respiration in a Sitka spruce forest in Ireland [J]. *Agric For Meteorol*, 2012, **157** (1): 86-95
- 赵苏亚. 抚育间伐对杉木人工林土壤微生物和理化性质的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2021 [Zhao SY. The tending and thinning impact microorganism community and physicochemical properties in soil of *Cunninghamia lanceolata* plantation [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2021]
- Wang L, Zhao GL, Sun YJ, Yang Y, Zhou HJ. Effects of thinning on microbial community structure in the organic horizon of Chinese pine plantations in Badaling, Beijing, China [J]. *Forests*, 2019, **10** (10): 828-834
- Wu R, Cheng XQ, Han HR. The effect of forest thinning on soil microbial community structure and function [J]. *Forests*, 2019, **10** (4): 352-368
- Lei L, Xiao WF, Zeng LX, Frey B, Huang ZL, Zhu JH, Cheng RM, Li MH. Effects of thinning intensity and understory removal on soil microbial community in *Pinus massoniana* plantations of

- subtropical China [J]. *Appl Soil Ecol*, 2021, **167** (1): 104055
- 14 赵明威. 不同营林措施对桉树×望天树混交林土壤肥力与微生物群落的影响[D]. 南宁: 广西大学, 2018 [Effects of forest management measures on soil fertility and microbial communities of mixed *Eucalyptus*×*Parashorea chinensis* plantations [D]. Nanning: Guangxi University, 2018]
- 15 Zhang LM, Hu HW, Shen JP, He JZ. Ammonia-oxidizing archaea have more important role than ammonia-oxidizing bacteria in ammonia oxidation of strongly acidic soils [J]. *ISMEJ*, 2011, **6** (11): 1032-1045
- 16 Tomao A, Bonet JA, Castañón C, De-Miguel S. How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi [J]. *For Ecol Manag*, **457** (5): 117678
- 17 刘运科, 范川, 李贤伟, 凌银花, 周义贵, 冯茂松, 黄从德. 间伐对川西亚高山粗枝云杉人工林细根生物量及碳储量的影响[J]. 植物生态学报, 2012, **36** (7): 645-654 [Liu YK, Fan C, Li XW, Ling YH, Zhou YG, Feng MS, Huang CD. Effects of thinning on fine root biomass and carbon storage of subalpine *Picea asperata* plantation in Western Sichuan Province, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, **36** (7): 645-654]
- 18 李宗善, 刘国华, 伍星, 宫立, 王萌, 彭俊杰. 川西米亚罗地区岷江冷杉林过去223年森林净初级生产力重建[J]. 第四纪研究, 2014, **34** (4): 830-847. [Li ZS, Liu GH, Wu X, Gong L, Wang M, Peng JJ. Tree ring-based net primary production of *Abies faxoniana* forest over the past 223 years in Miyaluo of Western Sichuan, China [J]. *Quat Sci*, 2014, **34** (4): 830-847]
- 19 徐宁, 王晓春, 张远东, 刘世荣. 川西米亚罗林区不同海拔岷江冷杉生长对气候变化的响应[J]. 生态学报, 2013, **33** (12): 3742-3751 [Xu N, Wang XC, Zhang YD, Liu SR. 2013. Climate-growth relationships of *Abies faxoniana* from different elevations at Miyaluo, western Sichuan, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33** (12): 3742-3751]
- 20 张万儒, 许本彤. 森林土壤定位研究方法[M]. 北京: 中国林业出版社, 1986: 30-36 [Zhang WR, Xu BT. Methods for the Study of Forest Soil Location [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1986: 30-36]
- 21 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000. [Bao SD. Soil and Agricultural Chemistry Analysis [M]. 3rd ed. Beijing: Chinese Agricultural Publishing House, 2000]
- 22 Tamaki H, Wright CL, Li XZ, Lin QY, Hwang C, Wang SP, Thimmapuram J, Kamagata Y, Liu WT. Analysis of 16S rRNA amplicon sequencing options on the roche/454 next-generation titanium sequencing platform [J]. *PLoS ONE*, 2011, **6** (9): e25263.
- 23 Zhou JZ, Deng Y, Shen LN, Wen CQ, Yan QY, Ning DL, Qin YJ, Xue K, Wu LY, He ZL, Voordeckers JW, Van Nostrand JD, Buzzard V, Michaletz ST, Enquist BJ, Weiser MD, Kaspari M, Waide R, Yang YF, Brown JH. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils [J]. *Nat Commun*, 2016, **7** (1): 12083
- 24 Frey B, Niklaus PA, Kremer J, Luscher P, Zimmermann S. Heavy-machinery traffic impacts methane emissions as well as methanogen abundance and community structure in oxic forest soils [J]. *Appl Environ Microb*, 2011, **77** (17): 6060-6068
- 25 Purahong W, Hoppe B, Kahl T, Schlöter M, Schulze ED, Bauhus J, Buscot F, Krüger D. Changes within a single land-use category alter microbial diversity and community structure: molecular evidence from wood-inhabiting fungi in forest ecosystems [J]. *J Environ Manag*, 2014, **139** (1): 109-119
- 26 党鹏. 黄土高原油松林土壤微生物及其对抚育间伐的响应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018 [Dang P. Soil microbial community dynamics following afforestation and its responses to thinning practice of *Pinus tabulaeformis* on the Loess Plateau [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2018]
- 27 Hartmann M, Howes CG, VanInsberghe D, Yu H, Bachar D, Christen R, Nilsson HR, Hallam SJ, Mohn WW. Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in northern coniferous forests [J]. *ISME J*, 2012, **6** (12): 2199-2218
- 28 Chen XL, Wang D, Chen X, Wang J, Diao JJ, Zhang JY, Guan QW. Soil microbial functional diversity and biomass as affected by different thinning intensities in a Chinese fir plantation [J]. *Appl Soil Ecol*, 2015, **92** (1): 35-44
- 29 Dang P, Gao Y, Liu JL, Yu SC, Zhao Z. Effects of thinning intensity on understory vegetation and soil microbial communities of a mature Chinese pine plantation in the Loess Plateau [J]. *Sci Total Environ*, 2018, **630** (1): 171-180
- 30 Thomson BC, Tisserant E, Plassart P, Uroz S, Griffiths RI, Hannula SE, Buee M, Mougél C, Ranjard L, Van Veen JA, Martin F, Bailey MJ, Lemanceau P. Soil conditions and land use intensification effects on soil microbial communities across a range of European field sites [J]. *Soil Biol Biochem*, 2015, **88** (1): 403-413
- 31 张群. 人工修枝对提高杉木木材质量影响的研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2011 [Zhang Q. Study on the effect of green-pruning to improve the wood quality of Chinese fir [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2011]
- 32 高尚坤, 肖文发, 曾立雄, 雷蕾, 黄志霖, 王松. 马尾松人工林干扰对土壤微生物群落结构的短期影响[J]. 林业科学, 2018, **54**(12): 92-101 [Gao SK, Xiao WF, Zeng LX, Lei L, Huang ZL, Wang S. Short term effects of *Pinus massoniana* plantation disturbance on soil microbial community structure [J]. *Sci Silv Sin*, 2018, **54** (12): 92-101]
- 33 Cong J, Yang YF, Liu XD, Lu H, Zhang YG. Analyses of soil microbial community compositions and functional genes reveal potential consequences of natural forest succession [J]. *Sci Rep*, 2015, **5**: 10007.
- 34 Zhou J, Guan DW, Zhou BK, Zhao BS, Ma MC, Qin J, Jiang X, Chen SF, Cao FM, Shen DL, Li J. Influence of 34-years of fertilization on bacterial communities in an intensively cultivated black soil in northeast China [J]. *Soil Biol Biochem*, 2015, **90** (11): 42-51
- 35 Fazi S, Amalfitano S, Pernthaler J, Puodu A. Bacterial communities associated with benthic organic matter in headwater stream microhabitats [J]. *Environ Microbiol*, 2005, **7** (10): 1633-1640
- 36 Fierer N, Bradford MA, Jackson RB. Toward an ecological classification of soil bacteria [J]. *Ecology*, 2007, **88** (10): 1354-1364
- 37 Liu JJ, Sui YY, Yu ZH, Yao Q, Shi Y, Chu HY, Jin J, Liu XB, Wang GH. Diversity and distribution patterns of acidobacterial communities in the black soil zone of northeast China [J]. *Soil Biol Biochem*, 2016, **95** (1): 212-222
- 38 Bell T, Newman JA, Silverman BW, Turner SL, Lilley AK. The contribution of species richness and composition to bacterial services [J]. *Nature*, 2005, **436** (7054): 1157-1160
- 39 丁思一. 间伐和修枝对土壤呼吸及微生物群落结构的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015 [Ding S Y. Effects of forest thinning and pruning on soil respiration and microbial community structure [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2015]
- 40 Lauber CL, Strickland MS, Bradford MA, Fierer N. The influence of soil properties on the Structure of bacterial and fungal communities across land-use types [J]. *Soil Biol Biochem*, 2008, **40** (9): 2407-2415
- 41 Heinemeyer A, Ridgway KP, Edwards EJ, Benham DG, Fitter AH. Impact of soil warming and shading on colonization and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of a native grassland community [J]. *Glob Chang Biol*, 2010, **10** (1): 52-64