

北京西山油松 *Pinus tabulaeformis* 和樟子松 *P. sylvestris* var. *mongolica* 人工林土壤-林木连续体微生物群落比较

张从明^{1#}, 满孝武^{1#}, 吴芳¹, 员媛^{1*}, 边禄森^{2*}

1 北京林业大学 生态与自然保护学院微生物研究所, 北京 100083

2 中国林业科学研究院华北林业实验中心 北京九龙山暖温带森林国家长期科研基地, 北京 102300

摘要: 油松 *Pinus tabulaeformis* 和樟子松 *Pinus sylvestris* var. *mongolica* 是中国重要造林树种, 但具有不同的地理分布。北京西山处于油松生长的适生区, 但为樟子松引种的南界, 成为探究树种在土壤-林木连续体微生物群落构建驱动作用理想研究样本。本研究应用高通量测序技术获取了北京西山同一地点的油松和樟子松人工林土壤-林木连续体多个部位的微生物群落组成, 探究了树种因素在这 2 种松树土壤-林木连续体微生物群落构建中发挥的作用。土壤作为林木微生物主要来源具有特殊地位, 本研究进一步研究了与土壤微生物关系密切的土壤理化性质。研究结果表明, 2 种松树土壤-林木连续体微生物群落 α 多样性差异主要体现在土壤和根际土壤中; β 多样性分析表明仅针叶中内生的细菌群落组成在两松树间差异不显著, 其他部位的微生物群落在 2 种松树间均具有一定的组成差异, 树种对土壤和根际土壤微生物群落组成方差的解释度最高, 而对针叶微生物群落组成方差解释度最低, 即树种在土壤和根际土壤微生物群落构建中发挥较大的作用, 而在针叶内生微生物群落构建中发挥作用较小。油松比樟子松相同部位细菌群落具有更加复杂的网络结构, 细菌生态网络属性在 2 种松树间具有清晰差异, 但真菌没有。油松和樟子松土壤-林木连续体中含有丰富的微生物类群, 以相对多度大于 5% 的纲作为优势纲, 共有 7 个细菌纲和 7 个真菌纲组成了 2 种松树各个部位的优势纲, 优势细菌纲为: Alphaproteobacteria、Betaproteobacteria、Actinobacteria、Thermoleophilia、Gammaproteobacteria、Bacilli 和 Clostridia, 优势真菌纲为 Agaricomycetes、Leotiomyces、Sordariomyces、Eurotiomyces、Dothideomyces、Mortierellomyces 和 Pezizomyces。土壤理化性质是影响 2 种松树人工林土壤中微生物多样性差异和组成的重要因素, 其中细菌和真菌群落组成均受到有效磷(available phosphorus, AP)、pH 和速效钾(available kalium, AK)的影响, 此外, 细菌群落的组成还显著与碱解氮(alkali-hydrolyzed nitrogen, AHN)相关。研究结果揭示了树种差异在华北地区油松和樟子松土壤-林木连续体微生物群落构建中的作用、松树与微生物的互作, 也为华北地区松树造林提供了林下微生物数据。

关键词: 油松; 樟子松; 微生物群落; 土壤-林木连续体; 土壤理化性质

*Corresponding authors. E-mail: YUAN Yuan, yuanyuan1018@bjfu.edu.cn; BIAN Lusen, apbianlusen@126.com

#Co-first author

Received: 2022-12-29; Accepted: 2023-02-02

[引用本文]

张从明, 满孝武, 吴芳, 员媛, 边禄森, 2023. 北京西山油松 *Pinus tabuliformis* 和樟子松 *P. sylvestris* var. *mongolica* 人工林土壤-林木连续体微生物群落比较. 菌物学报, 42(10): 2041-2062

Zhang CM, Man XW, Wu F, Yuan Y, Bian LS, 2023. A comparison of soil-plant continuum microbial communities in plantations of *Pinus tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* in West Mountain of Beijing. *Mycosystema*, 42(10): 2041-2062

A comparison of soil-plant continuum microbial communities in plantations of *Pinus tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* in West Mountain of Beijing

ZHANG Congming^{1#}, MAN Xiaowu^{1#}, WU Fang¹, YUAN Yuan^{1*}, BIAN Lusen^{2*}

1 Institute of Microbiology, School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Experimental Centre of Forestry in North China, Warm Temperate Zone Forestry Jiulong Mountain National Permanent Scientific Research Base, Chinese Academy of Forestry, Beijing 102300, China

Abstract: *Pinus tabuliformis* and *Pinus sylvestris* var. *mongolica* are important afforestation species with different geographical distributions in China. The West Mountain of Beijing is the suitable area for the growth of *Pinus tabuliformis*, but is the southern extremity of distribution of *P. sylvestris* var. *mongolica*, therefore it is an ideal research site to explore the driving role of tree species in the construction of microbial community in soil-plant continuum. In this study, high-throughput sequencing technology was used to obtain the composition of microbial communities in several parts of the soil-plant continuum of plantations of *P. tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* in West Mountain of Beijing. The role of species factors in the construction of soil-plant continuum microbial community of these two pine trees was explored, and the physicochemical properties of soil closely related to soil microorganisms were further studied. The results showed that the difference of alpha diversity of microbial community in soil-plant continuum between the two pine was mainly reflected in bulk soil and rhizosphere soil. The beta diversity analysis showed that the bacterial community composition in needle was not significant difference between the two pine, while the microbial community composition in other parts of tree was different between the two pine. Tree species had the highest explanation for the variance of soil and rhizosphere microbial community composition, while the lowest explanation for the variance of needle microbial community composition, in other words, tree species played a larger role in the construction of soil and rhizosphere microbial community, but a smaller role in the construction of needle endophytic microbial community. The network structure of bacterial communities in the same part of tree was more complex in *P. tabuliformis* than in *P. sylvestris* var. *mongolica*, but the fungal network had less differences between the two pines. Abundant microbial groups in the tissues and soil of *P. tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* were found. At class level, the relative abundance greater than 5% was considered as dominant class. Seven bacterial classes, Alphaproteobacteria, Betaproteobacteria, Actinobacteria, Thermoleophilia, Gammaproteobacteria, Bacilli, and Clostridia, and seven fungal classes, Agaricomycetes,

Leotiomycetes, Sordariomycetes, Eurotiomycetes, Dothideomycetes, Mortierellomycetes, and Pezizomycetes, were recognized. Significant differences in soil physicochemical properties, *e.g.* available phosphorus (AP), pH and available kalium (AK), were found between the plantations of *P. tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica*, and these properties effect soil microbial diversity and composition between the two pines. In addition, alkali-hydrolyzed nitrogen (AHN) was also significantly correlated with the composition of the bacterial community. The results demonstrate the interactions between pines and microorganisms and the mechanism of microbial community construction, and provide reference data on microbial community in pine plantations in northern China.

Keywords: *Pinus tabuliformis*; *Pinus sylvestris* var. *mongolica*; microbial community; soil-plant continuum; soil physicochemical properties

微生物广泛存在于各种环境中, 土壤中具有最丰富多样的微生物群落(Fierer & Jackson 2006), 植物根茎叶等组织器官内也普遍存在着内生微生物群落(Zheng & Gong 2019; Sauer *et al.* 2021; Yang *et al.* 2022)。微生物具有丰富的系统发育多样性与功能多样性, 在生态系统中发挥着重要的作用(魏玉莲和戴玉成 2004; 朱永官等 2017)。林地土壤微生物的功能包括有机物质的分解、养分的运输转化、土壤污染物的降解、土壤理化性质的改善等。根际土是包围在植物根系外薄薄的一层土壤, 受根系分泌的氧气和有机物影响, 根际土具有丰富的微生物, 根际富集的真菌在帮助植物抵抗病原入侵方面具有积极作用(Berg *et al.* 2005)。菌根是真菌与植物根部形成的共生体, 菌根真菌能够直接或者间接帮助植物摄取营养元素(Xie *et al.* 2014; Yu *et al.* 2021), 而植物产生的有机物能够供给菌根真菌所需营养(Brzostek *et al.* 2015)。微生物与植物的互作具有重要功能, 已经成为植物病虫害防治、生态稳定等方面研究的热点(Ritpitakphong *et al.* 2016; Morriën *et al.* 2017)。

油松 *Pinus tabuliformis* 和樟子松 *P. sylvestris* var. *mongolica* 均为松科松属树种。油松在我国山东、河北、山西、北京、天津、河南、陕西、内蒙古中部、宁夏南部、湖北北部、辽宁

沿海和甘肃东南部等地区高度适生(唐兴港等 2021), 樟子松为欧洲赤松在我国的地理变种, 天然分布于我国大兴安岭和呼伦贝尔草原红花岗基沙地(Wang & Huang 1996)。油松和樟子松均以具有防风固沙、水土保持等多种优良特性成为我国广泛种植的生态防护林, 油松在我国北方特别是西北干旱区成为主要绿化和水土保持树种, 樟子松也在我国三北地区广泛引种造林(Zhu *et al.* 2003)。随着油松和樟子松造林面积的增加, 人工林退化及病虫害加重等问题日益突出(赵树权等 1999; 康宏樟等 2004)。微生物与林木健康和森林稳定具有紧密关系, 对林木相关微生物群落的研究可以为森林保护和经营提供重要数据。李佳文等(2020)研究了不同林龄樟子松人工林林木根系内生真菌群落, 认为根内真菌群落的功能组成变化或许是近熟林退化的潜在原因。Wang *et al.* (2019)的研究发现油松和樟子松与其他松树相比, 树干内生真菌在抑制松树蜂生长上表现更弱, 因此面临松树蜂侵害的高风险。李敏和闫伟(2019)的研究发现海拔对油松根围土壤真菌群落的结构具有影响, 并且, 由于植被的垂直分布特点, 或许会阻断外生菌根真菌的传播, 从而导致山地高海拔油松菌根真菌的减少。Yin *et al.* (2021)研究发现油松纯林向近自然林的转变可以改变土壤理化性质, 进而改善了土壤细菌的均匀度指

数和多样性指数,改善土壤真菌的物种丰度。

虽然目前油松或樟子松微生物群落及相关的生态问题已经得到一些学者的关注和研究,但是对华北地区主要松树土壤-林木连续体微生物群落构建机制的研究仍相对较少。本研究对北京西山油松和樟子松 2 种松树土壤-林木连续体多部位微生物群落进行了高通量测序分析,旨在了解其土壤-林木连续体的微生物群落多样性、组成以及差异,探讨土壤理化性质对土壤微生物群落的影响,论述在相同气候条件和土壤类型基础上,树种的差异在驱动油松和樟子松林木-土壤连续体微生物群落构建中的作用,为华北地区松树造林提供丰富的林下微生物数据。

1 材料与方法

1.1 样地概况

研究样地为 20 世纪 70 年代进行造林的油松和樟子松人工林,位于北京九龙山暖温带森林国家长期科研基地(海拔 770 m,北纬 39°56'38",东经 116°1'29")。林地平整,油松林面积 0.867 hm²、樟子松林面积 0.33 hm²,21 世纪初进行过抚育间伐,此外无其他管理措施。樟子松林下灌木有春榆 *Ulmus davidiana* var. *japonica*、核桃楸 *Juglans mandshurica* 和中华绣线菊 *Spiraea chinensis* 等,油松林较郁闭,林下鲜有灌木生长。该区域属于温带大陆东岸,半湿润季风气候,年均降雨 623 mm,年均气温 11.8 °C,土壤类型属于山地褐土,土层较薄,80%土壤厚度在 60 cm 以下,含石量高(兰再平 1989;张连金等 2016)。

1.2 样品采集和预处理

样品采集于 2021 年 10 月,在油松和樟子松人工林内分别选取 15 棵样树,选取样树的原则为样树间距大于 10 m 且胸径基本一致。分别采集了每棵样树的针叶、树芯、细根和土壤样品。使用高枝剪剪取枝下高处针叶;使用生长

锥钻取树干 1.3 m 处径向树芯;使用镐头刨取树干周围的细根(细根定义为直径在 2 mm 以内的树根),根和根系附着的土壤颗粒将在实验室中进一步分离获取根和根际土样品;土壤样品取自距离树干基部 1 m 左右的土壤,清除地面凋落物后使用土钻钻取 10 cm 深度左右的土壤,土壤过 2 mm 筛除去细根杂物和大粒级土壤颗粒后分为 2 份收集。针叶、树芯和细根样品使用自封袋包装,土壤样品分 2 份分别盛装于离心管和自封袋内。样品采集后暂存于装有冰袋的保温箱内,回到实验室后用于 DNA 提取的植物组织和土壤样品-80 °C 保存待用,用于土壤理化性质测定的土壤样品室内风干。样品组成为 2 树种×5 部位×15 重复=150 样本。

根际土的分离:根际土定义为附着在细根周围的土壤,细根经过手动抖落大块土后置于 50 mL 离心管内,使用 0.1 mol/L 磷酸盐缓冲液(7.1 g Na₂HPO₄, 4.4 g NaH₂PO₄·H₂O 溶于 820 mL 去离子水,调节 pH 至 7.0)浸没,在摇床中以 200 r/min 的转速处理 5 min,使根际土脱离细根之后,挑出细根存放于新的无菌离心管内备用,土壤悬浮液在 2 595 r/min 离心 15 min,倒掉上清液,获取的土壤沉淀即为根际土(Liu et al. 2020)。

植物组织样品的处理:植物针叶和细根样本先后经过 70%乙醇浸泡 5 min、5.25%次氯酸钠溶液浸泡 5 min、70%乙醇浸泡 30 s、蒸馏水漂洗 5 次进行样品表面杀菌(Gao et al. 2021)。取适量植物组织样品于研钵中并加入液氮,在液氮冷冻条件下进行手动研磨直至粉末状用于后续 DNA 提取。

1.3 土壤理化性质测定

用于土壤理化性质测定的土壤样品带回实验室后室内自然风干,测定土壤 pH、土壤速效钾(available kalium, AK)、土壤有效磷(available phosphorus, AP)、土壤碱解氮(alkali-hydrolyzed nitrogen, AHN)、土壤总氮(total nitrogen, TN)和

土壤有机碳(organic carbon, OC)。pH 采用酸度计法测定,速效钾 AK 含量采用火焰光度法测定,有效磷 AP 含量采用钼锑抗比色法测定,碱解氮 AHN 含量采用碱解扩散法测定,总氮 TN 采用凯氏定氮法测定,有机碳 OC 含量采用重铬酸钾容量法测定。

1.4 DNA 提取、扩增和测序

采用土壤 DNA 试剂盒 DNeasy Power Soil Pro Kit (QIAGEN, 凯捷公司)进行土壤和根际土总 DNA 提取。植物组织总 DNA 提取采用 CTAB 法。使用 Nano Drop 2000 测定 DNA 浓度和纯度。

细菌 16S 片段扩增引物为标准细菌 16S V5V7 (799F: 5'-AACMGGATTAGATACCCCKG-3', 1193R: 5'-ACGTCATCCCCACCTTCC-3'), 真菌 ITS 片段扩增引物为标准真菌 ITS1(b) (ITS1F: 5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3', ITS2: 5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')。扩增体系 (25 μ L): 5 $\times$ 反应缓冲液 5 μ L, 5 $\times$ GC buffer 5 μ L, dNTPs (2.5 mmol/L) 2 μ L, forward primer (10 μ mol/L) 1 μ L, reverse primer (10 μ mol/L) 1 μ L, DNA 模板 2 μ L, ddH₂O 8.75 μ L, Q5 DNA polymerase 0.25 μ L。扩增参数: 98 $^{\circ}$ C 预变性 2 min; 98 $^{\circ}$ C 变性 15 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 循环 25–30 次; 完全延伸 72 $^{\circ}$ C 5 min。扩增结果进行 2% 琼脂糖凝胶电泳, 切取目的片段然后用 Axygen DNA 凝胶回收试剂盒回收目的片段, 用 QuantiFluorTM-ST 进行定量。高通量测序在 Illumina MiSeq 平台进行, DNA 的扩增和测序委托上海派森诺生物技术有限公司完成。

1.5 序列处理和生物信息分析

使用 Vsearch (v2.15.2)、Usearch (v10.0.240) 和 R (v4.1.2) 语言软件构建的流程对下机序列进行处理(Liu *et al.* 2021), 主要包括: 双端序列合并、引物切除与质控、去冗余挑选代表序列、降噪生成扩增子序列变异 ASV (amplicon

sequence variants)、生成特征表、多样性的计算及物种注释等步骤。细菌序列物种注释使用的参考数据库为 SILVA 数据库, 真菌序列物种注释使用 UNITE 数据库。

微生物群落 α 多样性指数的比较使用 Kruskal-Wallis 秩和检验的方法; 不同样品间的 β 多样性基于 Bray-Curtis 距离进行评估, 使用 stats (v4.1.2) 包的 cmdscale 函数进行主坐标分析 (primary coordinate analysis, PCoA), 并使用 vegan (v2.6.4) 包中的 Adonis 函数进行置换多元方差分析检验差异显著性; 采用在线分析平台 INAP 构建微生物群落生态网络(Fen *et al.* 2022), 为了提高网络的可靠性、降低网络复杂度(Wang & Tu 2022), 选择在土壤和根际土样品中相对多度排名前 2 000 的细菌 ASVs 构建网络, 其他样品保留全部 ASVs 构建网络; 土壤理化性质的差异检验使用 SPSS 26.0 软件的 Kruskal-Wallis 秩和检验方法; 利用冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 探究微生物群落组成与土壤理化性质之间的联系, 使用 envfit 函数对 RDA 分析中每个理化因子进行显著性检验; 使用 stats 包的 lm 函数计算土壤理化性质与微生物群落多样性线性关系。冗余分析借助 genescloud 平台完成, 网络图使用 Gephi 0.9.7 软件可视化, 其他分析使用 ggplot2 (v3.3.6) 包可视化。

2 结果与分析

2.1 油松和樟子松微生物群落 α 多样性比较

下机序列双端合并及质控、去除嵌合体和低多度序列后, 细菌样本获得 8 632 437 条序列, 真菌样本获得 11 594 100 条序列。细菌序列数据按照最小样品序列数 21 928 进行抽平, 真菌序列数据每个样品抽平深度为 12 154 条序列, 其中油松土壤真菌 10 号样品数据量较少被剔除。经过降噪, 细菌序列被划分为 11 108 个 ASVs, 真菌序列被划分为 2 597 个 ASVs。

分析了 2 种松树微生物 α 多样性, 分别为 Chao1 指数和 Shannon 指数, 2 个指数均显示, 土壤和根际土壤中的微生物群落 α 多样性为油松小于樟子松(图 1), 而内生微生物群落 α 多样性指数只有树干中的细菌群落表现为油松小于樟子松(图 1A), 其他部位的内生微生物群落多样性指数在 2 种松树间差异不显著(图 1)。

2.2 油松和樟子松微生物群落 β 多样性比较

使用 PCoA 方法对 2 种松树各部位的微生物群落组成进行树种间分析(图 2), perMANOVA 多元方差分析进行差异显著性检验(表 1)。结果显示, 油松和樟子松针叶中细菌群落组成差异不显著, 而其他部位的微生物群落在 2 种松树间差异显著, 树种作为差异来源所能解释的群落组成方差在不同部位不同微生物群落中占 6%–16%, 树种对两松树的针叶内生微生物群落组成方差解释率最低, 细菌和真菌分别为 8% (差异不显著)和 6%, 树种对土壤和根际土壤中微生物群落组成方差解释率较高, 细菌为 16% (根际土)和 12% (土壤), 真菌为 11% (表 1)。

2.3 油松和樟子松微生物群落网络结构

为了了解微生物群落生态网络的特征, 使用基于随机矩阵理论确定阈值的 Pearson 相关性构建了菌群生态网络(图 3)。细菌群落生态网络中, 油松针叶、根际土壤和土壤中的细菌群落相比樟子松具有更多的节点和连接, 樟子松树干和根部细菌群落具有更多的节点但连接数仍少于油松, 所有样品均表现为油松具有更大的平均度(图 3A)。真菌方面, 2 种松树针叶中的真菌群落油松具有更多的节点数、连接数和更大的平均度; 油松树干中的真菌群落具有更多的节点和连接, 但平均度小于樟子松; 油松根部真菌群落的节点数、连接数和平均度均小于樟子松; 油松根际土壤中的真菌群落具有略小于樟子松的节点数, 但具有更大的连接数和平均度; 油松土壤中的真菌群落 3 项网络指标小于

樟子松(图 3B)。

2.4 油松和樟子松微生物群落分类组成

为了阐述 2 种松树各个部位微生物群落的分类组成, 选择纲(图 4)和属(图 5)水平描述了 2 种松树各个部位的优势类群组成。

油松和樟子松土壤-林木连续体细菌群落共由 23 个门 50 个纲 107 个目 243 个科 575 个属组成, 将相对多度大于 5% 的纲定义为优势纲, 有 7 个纲组成了油松和樟子松各个部位细菌群落优势纲。油松与樟子松的优势细菌纲组成相似, 针叶和树干中存在共同的优势纲, 根、根际土和土壤中具有完全一致的优势细菌纲组成。Alphaproteobacteria、Betaproteobacteria 和 Actinobacteria 在绝大部分样品中均为优势纲。油松针叶中优势纲分别为 Alphaproteobacteria (75.3%)、Clostridia (7.9%)和 Betaproteobacteria (6.0%), 樟子松针叶中具有单优势纲 Alphaproteobacteria, 相对多度达到 81.7%; 油松树干中优势细菌纲为 Betaproteobacteria (71.5%)、Alphaproteobacteria (12.5%)、Gammaproteobacteria (10%); 樟子松树干中优势细菌纲为 Alphaproteobacteria (44.7%)、Betaproteobacteria (26.5%)及 Actinobacteria (13.0%); 根部的优势纲为 Alphaproteobacteria (油松: 22.3%, 樟子松: 30.4%)、Betaproteobacteria (油松: 16.0%, 樟子松: 7.6%)、Actinobacteria (油松: 24.2%, 樟子松: 40.7%)和 Gammaproteobacteria (油松: 22.0%, 樟子松: 8.4%); 根际土中优势细菌纲为 Alphaproteobacteria (油松: 31.6%, 樟子松: 26.2%)、Betaproteobacteria (油松 20.5%, 樟子松: 21.5%)、Actinobacteria (油松: 19.5%, 樟子松: 20.6%)、Gammaproteobacteria (油松: 8.3%, 樟子松: 8.8%)和 Thermoleophilia (油松: 9.3%, 樟子松: 10.9%); 土壤中优势细菌纲为 Alphaproteobacteria (油松: 24.2%, 樟子松: 26.1%)、Betaproteobacteria (油松: 7.8%, 樟子

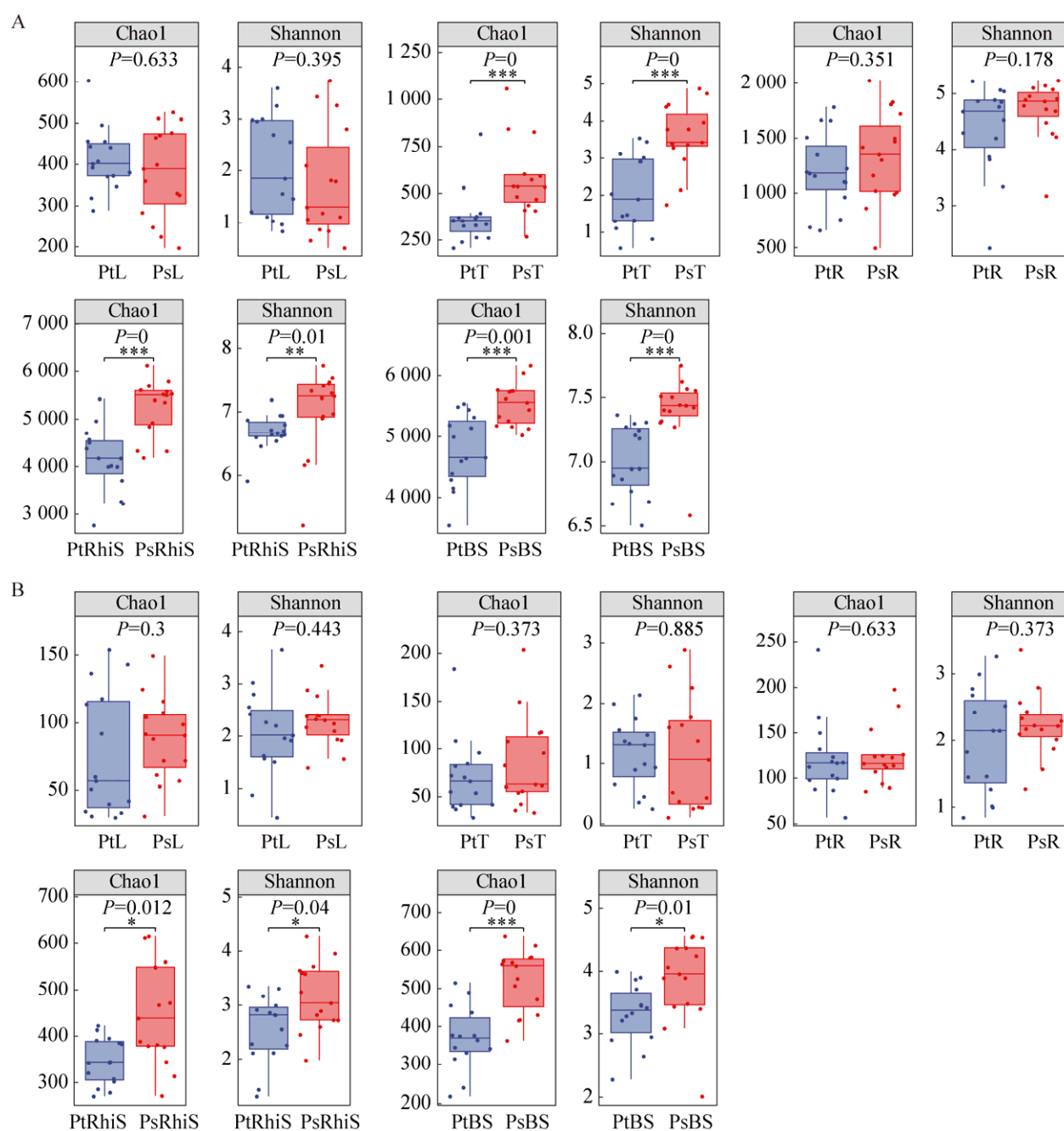


图 1 油松和樟子松各个部位微生物群落 α 多样性比较 A: 细菌. B: 真菌. PtL: 油松针叶样品; PsL: 樟子松针叶样品; PtT: 油松树干样品; PsT: 樟子松树干样品; PtR: 油松细根样品; PsR: 樟子松细根样品; PtRhiS: 油松根际土样品; PsRhiS: 樟子松根际土样品; PtBS: 油松土壤样品; PsBS: 樟子松土壤样品. * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$. 下同

Fig. 1 A comparison of alpha diversity of microbial communities in different parts of *Pinus tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica*. A: Bacteria. B: Fungi. PtL: Needle sample of *P. tabuliformis*; PsL: Needle sample of *P. sylvestris* var. *mongolica*; PtT: Trunk sample of *P. tabuliformis*; PsT: Trunk sample of *P. sylvestris* var. *mongolica*; PtR: Root sample of *P. tabuliformis*; PsR: Root sample of *P. sylvestris* var. *mongolica*; PtRhiS: Rhizosphere soil sample of *P. tabuliformis*; PsRhiS: Rhizosphere soil sample of *P. sylvestris* var. *mongolica*; PtBS: Bulk soil sample of *P. tabuliformis*; PsBS: Bulk soil sample of *P. sylvestris* var. *mongolica*. * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$. The same below.

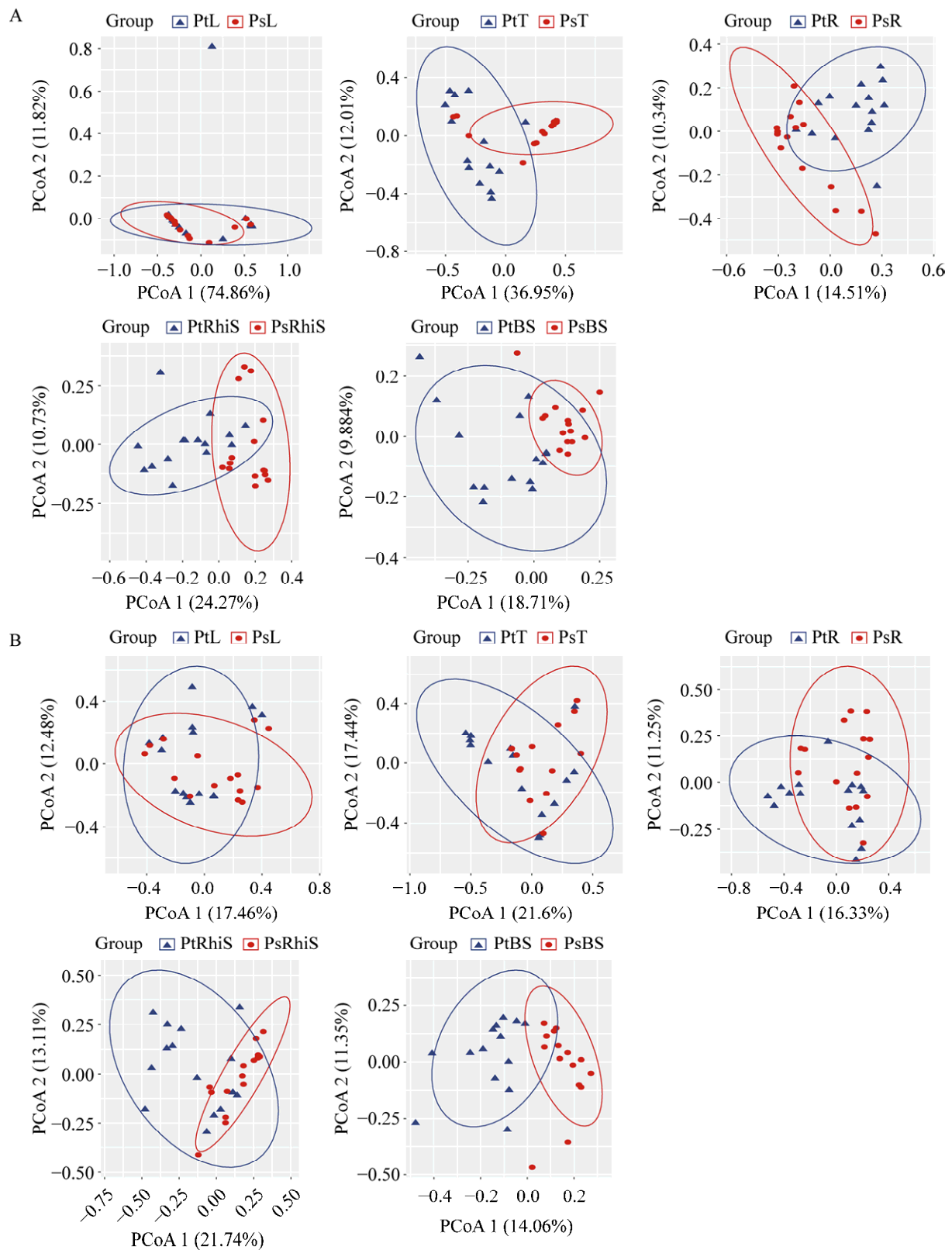
图2 油松和樟子松各个部位微生物群落 β 多样性分析 A: 细菌. B: 真菌

Fig. 2 Beta diversity of microbial communities in different parts of *Pinus tabulaeformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica*. A: Bacteria. B: Fungi.

表 1 基于布雷-柯蒂斯距离矩阵的置换多元方差分析结果分别对叶、干、根、根际土和土壤的细菌和真菌群落的方差来源进行划分

Table 1 Permutational multivariate ANOVA analysis based on Bray-Curtis distance matrices implemented to partition sources of variation for bacterial and fungal communities in leaves, trunks, roots, rhizosphere soil and bulk soil

群落	部位	方差来源	F	R ²	P
Community	Compartment	Variance source			
细菌 Bacteria	针叶 Needle	树种 Species	2.46	0.08	0.112
		残差 Residual		0.92	
		总和 Total		1.00	
	树干 Trunk	树种 Species	4.92	0.15	0.002
		残差 Residual		0.85	
		总和 Total		1.00	
	细根 Root	树种 Species	3.13	0.10	0.001
		残差 Residual		0.90	
		总和 Total		1.00	
	根际土 Rhizosphere soil	树种 Species	5.30	0.16	0.001
		残差 Residual		0.84	
		总和 Total		1.00	
	土壤 Bulk soil	树种 Species	3.75	0.12	0.001
		残差 Residual		0.88	
		总和 Total		1.00	
真菌 Fungi	针叶 Needle	树种 Species	1.76	0.06	0.020
		残差 Residual		0.94	
		总和 Total		1.00	
	树干 Trunk	树种 Species	2.40	0.08	0.008
		残差 Residual		0.92	
		总和 Total		1.00	
	细根 Root	树种 Species	2.09	0.07	0.005
		残差 Residual		0.93	
		总和 Total		1.00	
	根际土 Rhizosphere soil	树种 Species	3.48	0.11	0.001
		残差 Residual		0.89	
		总和 Total		1.00	
	土壤 Bulk soil	树种 Species	3.44	0.11	0.001
		残差 Residual		0.89	
		总和 Total		1.00	

根据 999 种排列的平方和计算统计显著性
Statistical significance was computed based on sequential sums of squares from 999 permutations.

松：11.7%)、Actinobacteria (油松：19.6%，樟子松：19.3%)、Thermoleophilia (油松：25.1%，樟子松：19.4%)和 Bacilli (油松：6.3%，樟子松：6.5%)。
将相对多度大于 1%的属定义为优势属，油

松和樟子松在属水平上同样具有一些相同的优势细菌组成，根际土和土壤具有最为相似的优势细菌组成，相同优势细菌属数量超过了 70%。樟子松和油松针叶中共同的优势细菌属为 Agrobacterium (油松：2.3%，樟子松：1.4%)、

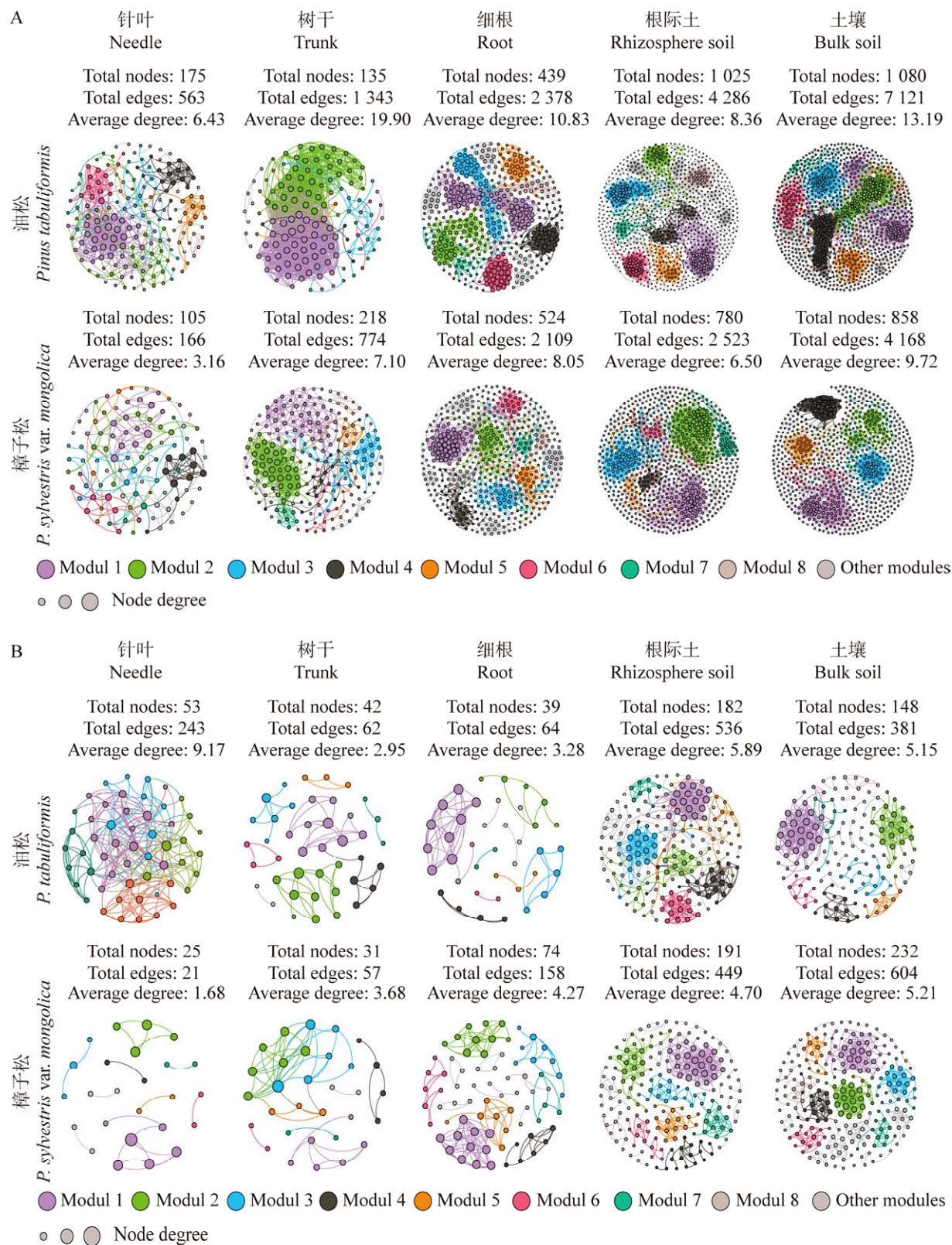


图 3 油松和樟子松土壤-林木连续体各个部位微生物群落生态网络 A: 细菌. B: 真菌

Fig. 3 Ecological network of microbial communities in different parts of soil-plant continuum of *Pinus tabuliformis* and *P. sylvestris var. mongolica*. A: Bacteria. B: Fungi.

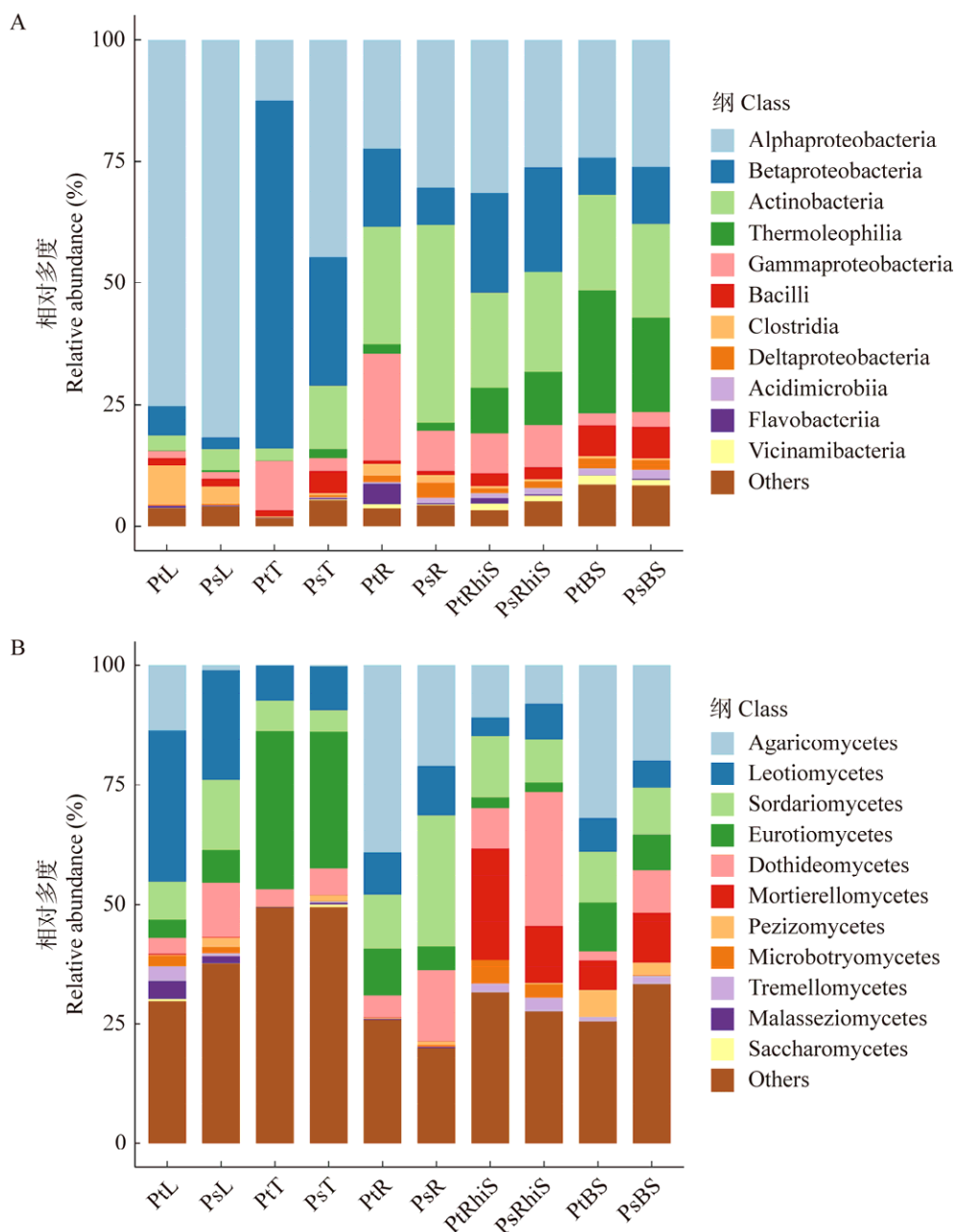


图 4 油松和樟子松多个部位在纲水平的微生物分类组成 展示了所有样品中总多度前 11 的分类群。
A: 细菌. B: 真菌

Fig. 4 The microbial taxonomic composition of different part of *Pinus tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* at class level. The top 11 taxonomic groups of total abundance in all samples are showed. A: Bacteria. B: Fungi.

Bradyrhizobium (油松: 2.8%, 樟子松: 1.3%), 油松针叶中其他优势属为 *Thermodesulfobium* (5.8%)、*Pseudorhodoplanes* (2.3%)和 *Aquabacterium* (2.1%), 樟子松针叶中其他优势属为 *Rubrobacter* (1.3%); 树干中共同优势细菌属为 *Robbsia* (油松: 27.5%, 樟子松: 9.7%)、*Paraburkholderia* (油松: 17.3%, 樟子松: 6.8%)和 *Caballeronia* (油松: 20.2%, 樟子松: 3.9%), 油松树干中其他优势属为 *Rhodanobacter* (5.4%)、*Pseudomonas* (3.4%)、*Massilia* (2.4%)及 *Pandora* (1.5%), 樟

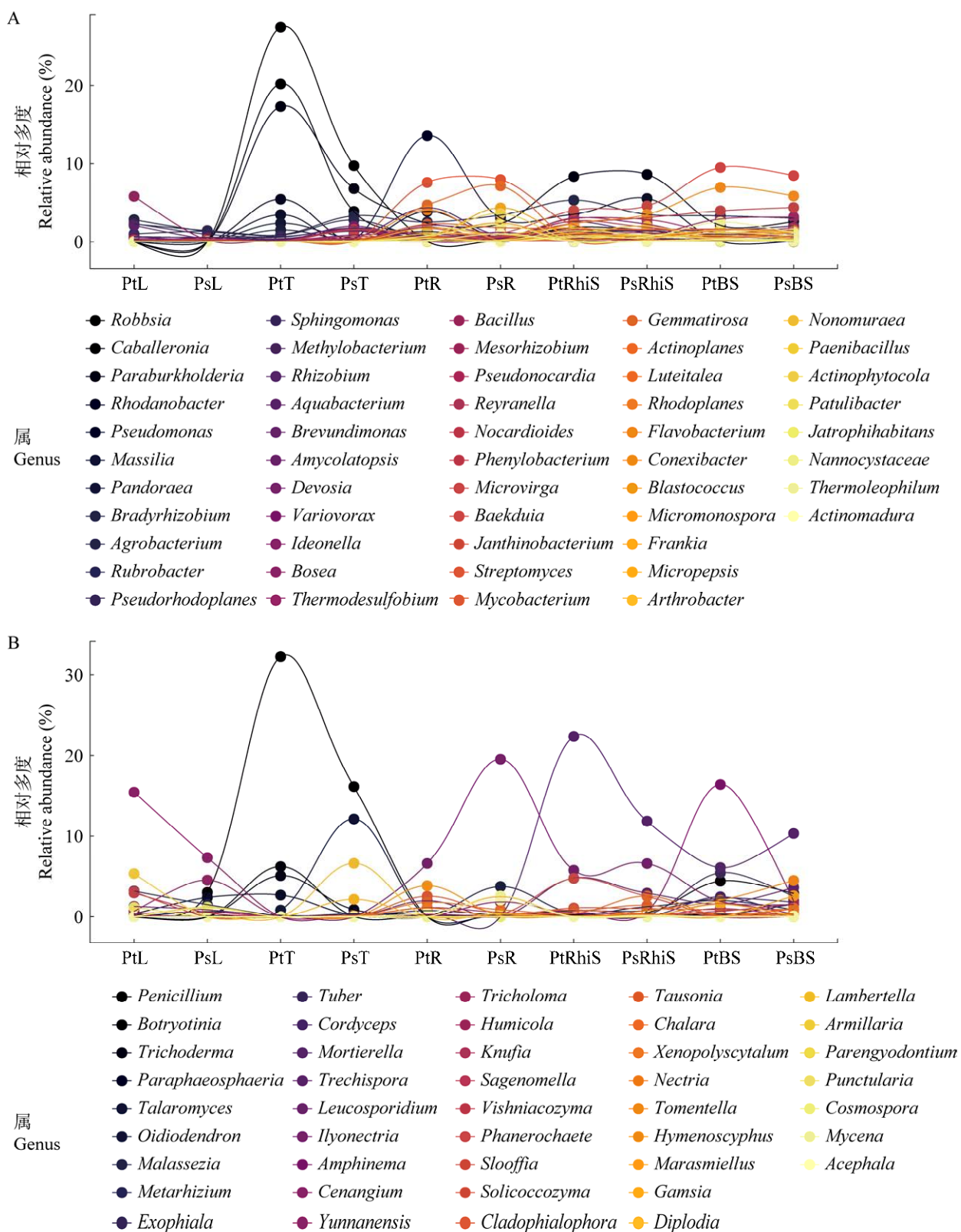


图5 油松和樟子松优势微生物属 A: 细菌. B: 真菌

Fig. 5 Dominant microorganisms of *Pinus tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* at genus level. A: Bacteria. B: Fungi.

子松树干中其他优势细菌属为 *Bradyrhizobium* (3.3%)、*Agrobacterium* (2.8%)、*Amycolatopsis* (2.0%)、*Sphingomonas* (1.8%)、*Pseudorhodoplanes* (1.7%)、*Bosea* (1.7%)、*Rubrobacter* (1.6%)、*Baekduia* (1.5%)、*Pseudonocardia* (1.5%)、*Brevundimonas* (1.4%)、*Methylobacterium* (1.4%)及 *Aquabacterium* (1.3%); 根中共同优势属为 *Streptomyces* (油松: 7.6%, 樟子松: 8.0%)、*Actinoplanes* (油松: 4.7%, 樟子松: 7.2%)、*Bradyrhizobium* (油松: 2.5%, 樟子松: 3.4%)、*Pseudomonas* (油松: 13.6%, 樟子松: 3.0%)、*Paraburkholderia* (油松: 2.4%, 樟子松: 2.3%)、*Mycobacterium* (油松: 2.2%, 樟子松: 1.8%)和 *Baekduia* (油松: 1.1%, 樟子松: 1.1%), 油松根中其他优势细菌属为 *Rhizobium* (4.3%)、*Flavobacterium* (4.1%)、*Rhodanobacter* (3.9%)、*Ideonella* (2.1%)、*Variovorax* (1.9%)、*Micropepsis* (1.7%)、*Janthinobacterium* (1.7%)、*Massilia* (1.3%)、*Nonomuraea* (1.0%)和 *Devosia* (1.0%), 樟子松根中其他优势属为 *Frankia* (4.3%)、*Actinophytocola* (3.6%)、*Micromonospora* (2.4%)、*Nannocystaceae* (2.2%)、*Amycolatopsis* (1.2%)及 *Actinomadura* (1.0%); 根际土中共同优势细菌属为 *Paraburkholderia* (油松: 8.3%, 樟子松: 8.6%)、*Pseudomonas* (油松: 3.5%, 樟子松: 5.5%)、*Baekduia* (油松: 4.0%, 樟子松: 4.6%)、*Bradyrhizobium* (油松: 5.3%, 樟子松: 3.5%)、*Conexibacter* (油松: 2.3%, 樟子松: 3.5%)、*Microvirga* (油松: 2.3%, 樟子松: 3.1%)、*Mesorhizobium* (油松: 3.0%, 樟子松: 2.8%)、*Variovorax* (油松: 3.0%, 樟子松: 2.2%)、*Arthrobacter* (油松: 1.1%, 樟子松: 2.0%)、*Nocardioides* (油松: 2.7%, 樟子松: 1.8%)、*Reyranella* (油松: 1.5%, 樟子松: 1.6%)、*Streptomyces* (油松: 2.2%, 樟子松: 1.5%)、*Mycobacterium* (油松: 1.6%, 樟子松:

1.5%)、*Pseudorhodoplanes* (油松: 1.3%, 樟子松: 1.5%)、*Caballeronia* (油松: 1.8%, 樟子松: 1.5%)、*Sphingomonas* (油松: 1.1%, 樟子松: 1.4%)、*Pseudonocardia* (油松: 1.0%, 樟子松: 1.1%)及 *Rhizobium* (油松: 2.6%, 樟子松: 1.1%), 油松根际土其他优势属为 *Micropepsis* (1.8%)、*Rhodanobacter* (1.6%)、*Jatrophihabitans* (1.4%)、*Phenylobacterium* (1.2%)、*Ideonella* (1.1%)、*Flavobacterium* (1.1%)和 *Luteitalea* (1.0%); 土壤中共同优势细菌属为 *Baekduia* (油松: 9.5%, 樟子松: 8.5%)、*Conexibacter* (油松: 7.0%, 樟子松: 5.9%)、*Microvirga* (油松: 3.9%, 樟子松: 4.4%)、*Bacillus* (油松: 2.9%, 樟子松: 3.2%)、*Bradyrhizobium* (油松: 3.3%, 樟子松: 3.0%)、*Paraburkholderia* (油松: 2.1%, 樟子松: 2.6%)、*Pseudorhodoplanes* (油松: 1.4%, 樟子松: 2.0%)、*Mesorhizobium* (油松: 1.2%, 樟子松: 1.8%)、*Reyranella* (油松: 1.6%, 樟子松: 1.5%)、*Gemmatirosa* (油松: 1.4%, 樟子松: 1.5%)、*Mycobacterium* (油松: 1.6%, 樟子松: 1.4%)、*Streptomyces* (油松: 1.6%, 樟子松: 1.3%)、*Paenibacillus* (油松: 1.5%, 樟子松: 1.3%)、*Rhodoplanes* (油松: 1.2%, 樟子松: 1.2%)、*Thermoleophilum* (油松: 2.5%, 樟子松: 1.2%)及 *Frankia* (油松: 1.5%, 樟子松: 1.1%), 油松土壤其他优势细菌属为 *Patulibacter* (1.2%)、*Luteitalea* (1.1%), 樟子松土壤其他优势细菌属为 *Blastococcus* (1.2%)、*Nocardioides* (1.2%)和 *Sphingomonas* (1.1%)。

油松和樟子松土壤-林木连续体真菌群落共由 13 个门 36 个纲 97 个目 211 个科 404 个属组成。Leotiomycetes、Sordariomycetes 和 Dothideomycetes 在绝大多数样品中均为优势真菌纲, Eurotiomycetes 在除根际土之外的大部分样品中为优势纲, Agaricomycetes 在根、根际土和土壤中为优势纲, Mortierellomycetes 在根

际土和土壤中为优势纲。针叶中的优势纲包括 Leotiomycetes (油松: 31.8%, 樟子松: 22.9%)、Sordariomycetes (油松: 7.8%, 樟子松: 14.7%), 油松针叶中优势纲还有 Agaricomycetes (13.5%), 樟子松针叶中优势纲还有 Dothideomycetes (11.3%)和 Eurotiomycetes (6.9%); 树干中优势纲为 Leotiomycetes (油松: 7.3%, 樟子松: 9.1%)、Eurotiomycetes (油松: 33.2%, 樟子松: 28.7%), 油松树干优势纲还有 Sordariomycetes (6.3%), 樟子松树干优势纲还有 Dothideomycetes (5.6%); 根中的优势纲为 Leotiomycetes (油松: 8.8%, 樟子松: 10.3%)、Sordariomycetes (油松: 11.3%, 樟子松: 27.5%)、Eurotiomycetes (油松: 9.8%, 樟子松: 5.0%)、Agaricomycetes (油松: 39.1%, 樟子松: 21.0%), Dothideomycetes 在樟子松根中的相对多度也达到了 14.8%; 根际土中优势纲为 Sordariomycetes (油松: 12.9%, 樟子松: 9.1%)、Dothideomycetes (油松: 8.5%, 樟子松: 28.0%)、Agaricomycetes (油松: 10.9%, 樟子松: 8.0%)、Mortierellomycetes (油松: 23.3%, 樟子松: 11.9%), 樟子松根际土中优势纲还包括 Leotiomycetes (7.3%); 土壤中优势纲为 Leotiomycetes (油松: 7.1%, 樟子松: 5.7%)、Sordariomycetes (油松: 10.6%, 樟子松: 9.7%)、Eurotiomycetes (油松: 10.2%, 樟子松: 7.5%)、Agaricomycetes (油松: 31.9%, 樟子松: 19.9%)和 Mortierellomycetes (油松: 6.1%, 樟子松: 10.5%), 油松优势纲还有 Pezizomycetes (5.6%), 樟子松优势纲还有 Dothideomycetes (8.9%)。

在属水平, 油松与樟子松根际土壤和土壤中具有相似的优势真菌属组成, 相同的优势真菌属占总优势属的近 50%, 而两树种其他部位的共同优势属较少(图 5)。2 种松树针叶中共出现 12 个优势属, 其中 *Cenangium* (油松: 15.4%, 樟子松: 7.3%)和 *Malassezia* (油松: 3.2%, 樟子

松: 1.5%)为共有优势属, 油松针叶中优势属还包括 *Armillaria* (5.3%)、*Phanerochaete* (3.1%)、*Vishniacozyma* (3.0%)、*Leucosporidium* (1.3%)和 *Punctularia* (1.2%), 樟子松针叶中优势属还包括 *Yunnanensis* (4.5%)、*Penicillium* (3.0%)、*Paraphaeosphaeria* (2.4%)、*Parengyodontium* (1.2%)、*Cosmospora* (1.1%); 有 7 个属组成了 2 种松树树干中的优势真菌属, *Penicillium* (油松: 32.2%, 樟子松: 16.1%)为共有的优势属, 油松树干中优势属还包括 *Botryotinia* (6.2%)、*Trichoderma* (5.1%)及 *Paraphaeosphaeria* (2.7%), 樟子松树干中优势属还包括 *Talaromyces* (12.1%)、*Lambertella* (6.6%)和 *Diplodia* (2.2%)。油松根中具有 7 个相对多度大于 1%的优势属, 樟子松具有 6 个, *Ilyonectria* (油松: 6.6%, 樟子松: 19.5%)为唯一共有优势属, 油松根中其他优势属为 *Hymenoscyphus* (3.8%)、*Cladophialophora* (2.5%)、*Trechispora* (2.0%)、*Chalara* (1.8%)、*Knufia* (1.1%)和 *Nectria* (1.1%), 樟子松根中其他优势属为 *Oidiodendron* (3.7%)、*Mycena* (2.6%)、*Tomentella* (2.5%)、*Acephala* (2.1%)及 *Amphinema* (1.8%); 2 种松树根际土中相同的优势属为: *Mortierella* (油松: 22.4%, 樟子松: 11.9%)、*Ilyonectria* (油松: 5.8%, 樟子松: 6.6%)、*Trechispora* (油松: 4.8%, 樟子松: 2.9%)和 *Slooffia* (油松: 4.7%, 樟子松: 2.5%), 油松根际土中其他优势属为 *Solicoccozyma* (1.1%), 樟子松根际土中其他优势真菌属为 *Chalara* (2.6%)、*Tausonia* (1.4%)和 *Oidiodendron* (1.2%); 土壤中优势属为 *Mortierella* (油松: 6.1%, 樟子松: 10.3%)、*Tomentella* (油松: 2.0%, 樟子松: 4.5%)、*Trechispora* (油松: 1.6%, 樟子松: 3.6%)、*Penicillium* (油松: 4.4%, 樟子松: 2.9%)、*Tuber* (油松: 5.4%, 樟子松: 2.5%)、*Amphinema* (油松: 16.4%, 樟子松: 2.0%)、*Exophiala* (油松:

2.3%，樟子松：1.8%)和 *Ilyonectria* (油松：1.9%，樟子松：1.5%)，油松土壤优势真菌属还包括 *Cordyceps* (2.5%)、*Oidiodendron* (2.0%)、*Sagenomella* (1.6%)、*Gamsia* (1.5%)及 *Tricholoma* (1.0%)，樟子松土壤中优势真菌属还包括 *Marasmiellus* (2.6%)、*Humicola* (1.6%)、*Metarhizium* (1.6%)和 *Xenopolyscytalum* (1.1%)。

2.5 土壤理化性质和土壤微生物群落的相关性

为了研究土壤微生物在 2 种松树间变异的驱动因子，我们首先对 2 块林地的土壤理化性质进行了测定，经过统计检验，2 块林地的有效磷 AP、速效钾 AK 和 pH 具有显著差异(表 2)。油松林地具有更高含量的土壤有效磷 AP，樟子松林地具有更高含量的速效钾 AK 和更高的 pH。

回归分析结果表明有效磷 AP ($R^2=0.17$ ， $P<0.05$)、速效钾 AK($R^2=0.25$ ， $P<0.01$)和 pH ($R^2=0.36$ ， $P<0.001$)与土壤细菌群落物种丰富度具有显著线性关系(图 6A)；速效钾 AK ($R^2=0.12$ ， $P<0.05$)、pH ($R^2=0.24$ ， $P<0.01$)和总氮 TN ($R^2=0.12$ ， $P<0.05$)与土壤真菌群落物种丰富度具有显著正线性关系(图 6B)。

运用冗余分析探讨土壤理化性质分别对真菌与细菌群落的影响，结果表明，土壤理化性质可以解释细菌群落的方差为 28.5%，其中排序图第一轴和第二轴分别可解释 11.47%和 4.5%

的方差(图 7A)，对细菌群落有着显著影响的土壤理化因子为 pH、速效钾 AK、有效磷 AP 和碱解氮 AHN (表 3)。土壤理化性质对真菌群落方差的解释率为 31.2%，其中第一轴和第二轴分别可解释 11.16%和 5.86%的方差(图 7B)，显著影响土壤真菌群落的土壤理化因子为 pH、速效钾 AK 和有效磷 AP (表 3)。

3 讨论

植物的叶、茎、根和土壤等不同部位均为独特的生态位，具有不同的微生物组成特点(Beckers *et al.* 2017；Wei *et al.* 2021)，而同一部位在不同种植物间也存在差异(Darcy *et al.* 2020；Medeiros *et al.* 2021)。油松和樟子松均为松科松属油松组树种，具有很近的亲缘关系，本研究中微生物群落的 α 多样性(图 1)和 β 多样性(图 2)分析结果表明，在相同地点营造的两松树人工林中，两松树的叶、干、根、根际土和土壤等部位普遍具有显著差异的微生物群落组成，可见树种的差异可驱动松属树种在土壤-林木连续体多个部位构建不同的微生物群落，其中，树种在土壤和根际土壤微生物群落构建过程中表现出了较强大的驱动作用，对针叶内生微生物群落构建的驱动作用最弱。

优势微生物类群可能对林木具有重要的作用，这里，结合相关研究报道对部分优势微生

表 2 油松和樟子松林地土壤理化性质
Table 2 Soil physicochemical properties in plantations of *Pinus tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* in West Mountain of Beijing

土壤性质	油松	樟子松	P 值
Soil property	<i>P. tabuliformis</i>	<i>P. sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	P-value
有效磷 AP (mg/kg)	16.84±15.68	3.18±0.79	0.019*
速效钾 AK (g/kg)	0.11±0.02	0.13±0.02	0.037*
pH	5.71±0.34	6.21±0.24	0.000***
碱解氮 AHN (g/kg)	116.27±14.94	122.43±22.25	0.567
全氮 TN (%)	0.11±0.01	0.11±0.03	0.412
有机碳 OC (%)	1.28±0.21	1.25±0.38	0.412

* $P<0.05$, *** $P<0.001$.

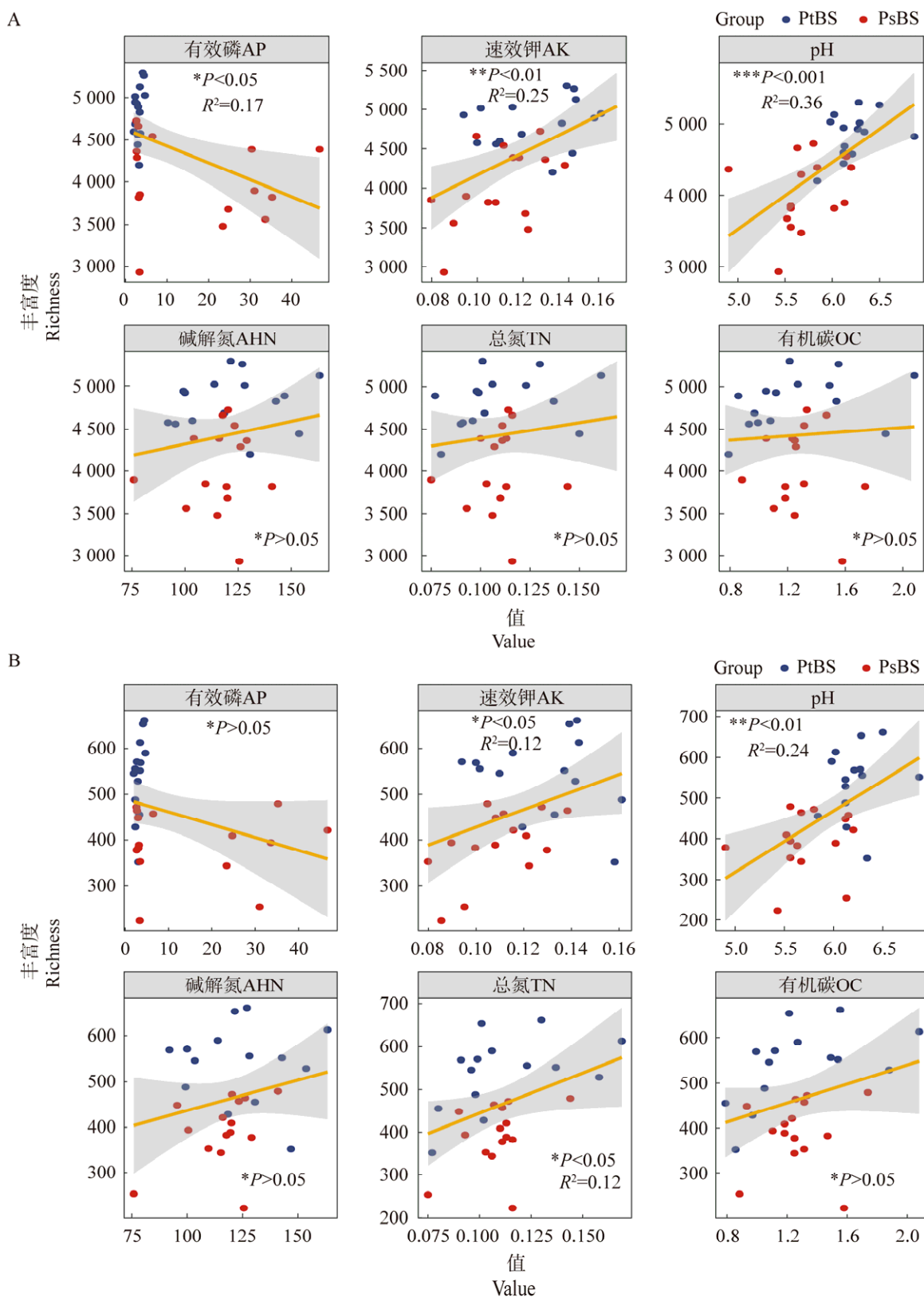


图6 土壤理化性质与微生物群落物种丰富度的线性回归分析 A: 细菌. B: 真菌

Fig. 6 Linear regression analysis of soil physicochemical properties and alpha diversity of microbial community. A: Bacteria. B: Fungi.

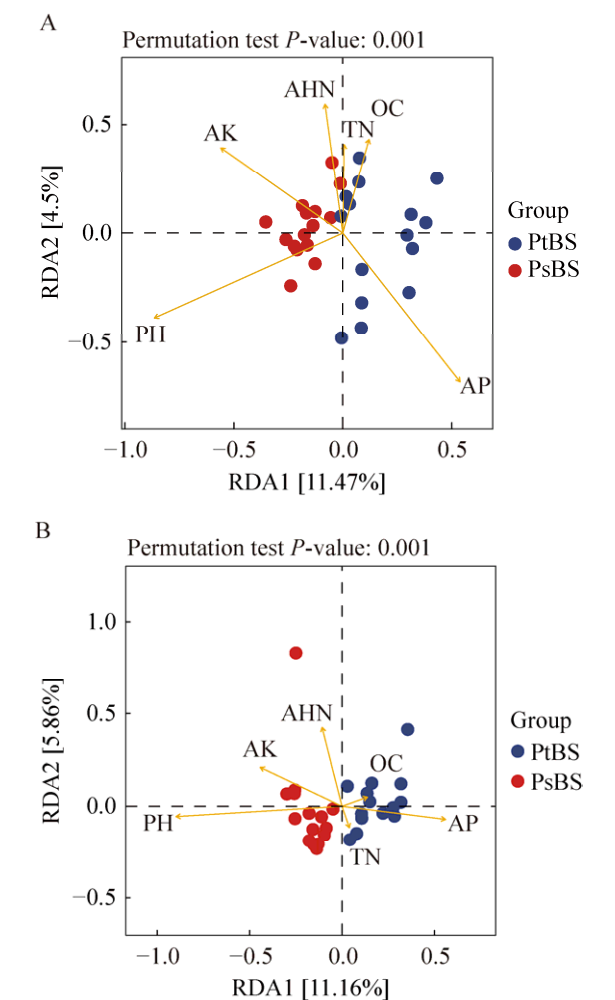


图 7 土壤理化性质与土壤微生物群落结构的 RDA 分析 A: 细菌. B: 真菌

Fig. 7 Redundancy analysis of microbial community structures and soil physicochemical properties. A: Bacteria. B: Fungi.

表 3 土壤理化性质与微生物群落结构相关性的 Envfit 检验

Table 3 Envfit test of correlation between soil physicochemical properties and microbial community structure

土壤性质 Soil properties	细菌 Bacteria		真菌 Fungi	
	R ²	P	R ²	P
有效磷 AP	0.634	0.001	0.283	0.019
速效钾 AK	0.387	0.002	0.221	0.050
pH	0.695	0.001	0.695	0.001
碱解氮 AHN	0.297	0.012	0.164	0.106
总氮 TN	0.137	0.147	0.013	0.833
有机碳 OC	0.161	0.107	0.018	0.749

物类群进行讨论。针叶中丰度最高的真菌为 *Cenangium* (图 5), *Cenangium* 为樟子松(Kowalski 1993)在内的多种松树健康针叶中内生的活体营养菌, 当针叶衰弱或者死亡后, 具有初级分解作用(Lee *et al.* 2014)。本研究与 Wang *et al.* (2019)的研究均发现 *Penicillium* 属和 *Trichoderma* 属的真菌在油松和樟子松树干中为优势属(图 5), Wang *et al.* (2019)的研究调查了多个松树种树干的真菌, *Penicillium* 和 *Trichoderma* 在所研究的 8 个松树树种中为最普遍的优势种。*Penicillium* 和 *Trichoderma* 属的真菌均以强大的生态适应性在各种气候环境中广泛存在(Torres-Cruz *et al.* 2018; Tandon *et al.* 2020), *Trichoderma* 属的真菌能够通过增进植物健康和免疫、激发植物抵抗能力、避免病原爆发和控制疾病(Harman *et al.* 2004; Druzhinina *et al.* 2011)从而促进植物生长(Yedidia *et al.* 2001)。油松和樟子松均能和外生菌根真菌共生形成菌根共生体, 本研究在土壤、根际土壤和根中获取的优势真菌中有数种外生菌根菌, 如 *Tomentella*、*Amphinema*、*Tuber*、*Tricholoma*、*Acephala* 等(图 5), 其中 *Acephala* 属的物种也可能为针叶树深色有隔内生菌 DSE 组成之一(Grünig *et al.* 2008), DSE 能够促进不溶性磷的矿化(Monica *et al.* 2015; Surono & Narisawa 2017), 帮助宿主植物吸收氮磷元素等养分(Newsham 2011)。

细菌方面, 农杆菌属 *Agrobacterium* 和慢生根瘤菌属 *Bradyrhizobium* 为油松和樟子松针叶中的共同优势细菌属(图 5), 农杆菌属的某些种被报道在多种农作物中引起冠瘿病并被作为植物对病害免疫机制研究的模型(Tiwari *et al.* 2022), 农杆菌属介导的遗传转化也被广泛应用于基因改良(Liu *et al.* 2022)。慢生根瘤菌属以具有与豆科植物共生形成具有固 N₂ 能力的根瘤组织而闻名(Parker 2015), 然而, 慢生根瘤菌属也会存在于非豆科植物中(Rouws *et al.* 2014)、

茎中、土壤中或者为非共生固氮的类群。本研究中慢生根瘤菌属同样为根、根际土和土壤中的优势属,非共生的慢生根瘤菌被认为在森林土壤中占主导地位(VanInsberghe *et al.* 2015)。*Paraburkholderia* 在油松和樟子松树干、根、根际土和土壤中均为优势细菌属(图 5),研究表明*Paraburkholderia* 属的微生物主要分布在土壤和植物中(Gao *et al.* 2018),特别是酸性土壤(Gao *et al.* 2018; Wilhelm *et al.* 2020),也是根际土中的常见细菌,*Paraburkholderia* 属细菌具有促进植物生长的特性和增加植物抵抗生物和非生物胁迫的能力(Vandamme *et al.* 2007; Esmacel *et al.* 2018),在苗木的人工培育中作为菌肥使用(吕俊等 2020)。*Caballeronia* 为油松和樟子松树干中另一个优势属,同时也是根际土中的优势属(图 5),该属细菌能够共生于针叶树害虫 *Leptoglossus occidentalis* 的肠道中(Ohbayashi *et al.* 2022),或许意味着该属细菌是针叶树微生物组中的不利成分。*Pseudomonas* 为根和根际土中的优势属(图 5),该属细菌曾被报道能够帮助土壤中的外生菌根真菌 *Laccaria* 生存和生长(Deveau *et al.* 2007)。

借助生态网络的手段可以帮助我们了解复杂微生物群落内部的相互关系结构,通过构建 2 种松树各个部位细菌和真菌群落的生态网络,我们获取了网络的多项属性(图 3)。在比较各个部位的微生物群落属性在油松和樟子松间的差异后,一个一致的对比情形引起了我们的关注,即 2 种松树相同部位的细菌生态网络均呈现出油松具有更大的平均度。平均度能够衡量一个生态网络结构的复杂性,生态学的一个核心理念认为复杂性带来稳定性(Yuan *et al.* 2021),也有研究指出网络复杂度能够决定微生物群落的功能强度(Jiao *et al.* 2021),互作网络越复杂,越有利于微生物功能的多样性。据此

理论可认为本研究中的油松相较于樟子松可能具有更加稳健的细菌群落,更加适合内生及土壤细菌群落发展各种功能。而真菌生态网络在 2 种松树间没有类似于细菌的清晰差异,这或许是因为细菌和真菌群落构建具有不同的驱动因素导致,细菌群落的构建受确定性的选择作用驱动较大(Wang *et al.* 2013),而随机过程对真菌群落的构建影响更强(Lekberg *et al.* 2012; Powell *et al.* 2015)。

土壤理化性质受植被和凋落物等因素影响(Michaela *et al.* 2015; Castaño *et al.* 2018; 袁星明等 2022),针叶林具有凋落物难以分解、凋落物层盐基不足和土壤偏酸性的特点(崔国发等 2000),本研究调查了 2 块相邻油松和樟子松人工林,2 块林地具有相同土壤类型和气候条件,但受造林树种及其他林分条件影响,土壤 pH、有效磷 AP 和速效钾 AK 含量均表现出了显著差异(表 2)。土壤理化性质影响着土壤微生物的多样性、群落组成和特定微生物类群的多度(赵雯等 2022)。本研究中,土壤有效磷 AP 含量与细菌物种丰富度表现为负线性关系,土壤 pH 与土壤细菌和真菌物种丰富度均表现为显著正线性关系,这与 Wang *et al.* (2022)对樟子松土壤微生物群落的相关研究结果契合。但在土壤总氮 TN 和土壤有机碳 OC 与土壤微生物的物种丰富度关系上,我们获得了相反的结果,类似的情况在其他研究中也有发生(陈秀波 2020)。群落物种丰富度指数是对群落物种数量的高度概括,但特定的地理区域具有一定的微生物区系组成结构(孙渤洋等 2023),这或许是不同研究中出现不同结果的原因。本研究发现,有效磷 AP、速效钾 AK 和 pH 对土壤细菌的丰富度和组成均具有显著的影响,速效钾 AK 和 pH 是同时影响土壤真菌丰富度和组成的理化指标,表明这些土壤理化因素对土壤微生物的影响是紧密且深刻的。

[REFERENCES]

- Beckers B, Op de Beeck M, Weyens N, Boerjan W, Vangronsveld J, 2017. Structural variability and niche differentiation in the rhizosphere and endosphere bacterial microbiome of field-grown poplar trees. *Microbiome*, 5: 25
- Berg G, Zachow C, Lottmann J, Götz M, Costa R, Smalla K, 2005. Impact of plant species and site on rhizosphere-associated fungi antagonistic to *Verticillium dahliae* Kleb. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(8): 4203-4213
- Brzostek ER, Dragoni D, Brown ZA, Phillips RP, 2015. Mycorrhizal type determines the magnitude and direction of root-induced changes in decomposition in a temperate forest. *New Phytologist*, 206(4): 1274-1282
- Castaño C, Lindahl BD, Alday JG, Hagenbo A, Martínez de Aragón J, Parladé J, Pera J, Bonet JA, 2018. Soil microclimate changes affect soil fungal communities in a Mediterranean pine forest. *New Phytologist*, 220(4): 1211-1221
- Chen XB, 2020. Community composition and diversity of soil microorganisms in different forest types of *Pinus koreansis* forest and their relationship with physicochemical properties. PhD Dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. 1-102 (in Chinese)
- Cui GF, Cai TJ, Yang WH, 2000. Soil acidity of *Larix gmelini* plantation. *Journal of Beijing Forestry University*, 22(3): 33-36 (in Chinese)
- Darcy JL, Swift SOI, Cobian GM, Zahn G, Perry BA, Amend AS, 2020. Fungal communities living within leaves of native Hawaiian dicots are structured by landscape-scale variables as well as by host plants. *Molecular Ecology*, 29(16): 3102-3115
- Deveau A, Palin B, Delaruelle C, Peter M, Kohler A, Pierrat JC, Sarniguet A, Garbaye J, Martin F, Frey-Klett P, 2007. The mycorrhiza helper *Pseudomonas fluorescens* BBc6R8 has a specific priming effect on the growth, morphology and gene expression of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N. *New Phytologist*, 175(4): 743-755
- Druzhinina IS, Seidl-Seiboth V, Herrera-Estrella A, Horwitz BA, Kenerley CM, Monte E, Mukherjee PK, Zeilinger S, Grigoriev IV, Kubicek CP, 2011. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success. *Nature Reviews Microbiology*, 9(10): 749-759
- Esmacel Q, Miotto L, Rondeau M, Leclère V, Clément C, Jacquard C, Sanchez L, Barka EA, 2018. *Paraburkholderia phytofirmans* PsJN-plants interaction: from perception to the induced mechanisms. *Frontiers in Microbiology*, 9: 2093
- Fen K, Peng X, Zhang Z, Gu SS, He Q, Shen WL, Wang ZJ, Wang DR, Hu QL, Li Y, Wang S, Deng Y, 2022. iNAP: an integrated network analysis pipeline for microbiome studies. *iMeta*, 1(2): e13
- Fierer N, Jackson RB, 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(3): 626-631
- Gao M, Xiong C, Gao C, Tsui CKM, Wang MM, Zhou X, Zhang AM, Cai L, 2021. Disease-induced changes in plant microbiome assembly and functional adaptation. *Microbiome*, 9(1): 187
- Gao ZH, Zhong SF, Lu ZE, Xiao SY, Qiu LH, 2018. *Paraburkholderia caseinilytica* sp. nov., isolated from the pine and broad-leaf mixed forest soil. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 68(6): 1963-1968
- Grünig RC, Queloz V, Sieber NT, Holdenrieder O, 2008. Dark septate endophytes (DSE) of the *Phialocephala fortinii* s.l. -*Acephala applanata* species complex in tree roots: classification, population biology, and ecology. *Botany*, 86(12): 1355-1369
- Harman GE, Howell CR, Viterbo A, Chet I, Lorito M, 2004. *Trichoderma* species-opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology*, 2(1): 43-56
- Jiao S, Lu YH, Wei GH, 2021. Soil multitrophic network complexity enhances the link between biodiversity and multifunctionality in agricultural systems. *Global Change Biology*, 28(1): 140-153
- Kang HZ, Zhu JJ, Li ZH, Xu ML, 2004. Natural distribution of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* on sandy land and its cultivation as an exotic. *Chinese Journal of Ecology*, 23(5): 134-139 (in Chinese)
- Kowalski T, 1993. Fungi in living symptomless needles of *Pinus sylvestris* with respect to some observed disease processes. *Journal of Phytopathology*, 139(2): 129-145
- Lan ZP, 1989. Establishment of the site-index table for *Pinus tabulaeformis* plantation and the relations between the growth of *P. tabulaeformis* stands and their site factors in Jiulong mountain area, Beijing. *Forest Research*, 2(5): 505-511 (in Chinese)
- Lee SK, Lee SK, Bae H, Seo ST, Lee JK, 2014. Effects of water stress on the endophytic fungal communities of *Pinus koraiensis* needles infected by *Cenangium ferruginosum*. *Mycobiology*, 42(4): 331-338
- Lekberg Y, Schnoor T, Kjoller R, Gibbons SM, Hansen LH, Al-Soud WA, Sørensen SJ, Rosendahl S, 2012.

- 454-sequencing reveals stochastic local reassembly and high disturbance tolerance within arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, 100(1): 151-160
- Li JW, Zhao PS, Gao GL, Ren Y, Din GD, Zhang Y, Guo MS, Wei XS, 2020. Root-associated fungal community structure and functional group of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in the desertified lands of Yulin in Shaanxi Province, western China. *Mycosystema*, 39(10): 1854-1865 (in Chinese)
- Li M, Yan W, 2019. Effects of altitude on rhizosphere fungal community structure of *Pinus tabulaeformis* in Wula Mountain, China. *Mycosystema*, 38(11): 1992-2006 (in Chinese)
- Liu HW, Li JY, Carvalhais LC, Percy CD, Verma JP, Schenk PM, Singh BK, 2020. Evidence for the plant recruitment of beneficial microbes to suppress soil-borne pathogens. *New Phytologist*, 229(5): 2873-2885
- Liu SN, Shi YL, Liu F, Guo Y, Lu MH, 2022. LaCl₃ treatment improves *Agrobacterium*-mediated immature embryo genetic transformation frequency of maize. *Plant Cell Reports*, 41(6): 1439-1448
- Liu YX, Qin Y, Chen T, Lu MP, Qian XB, Guo XX, Bai Y, 2021. A practical guide to amplicon and metagenomic analysis of microbiome data. *Protein & Cell*, 12(5): 315-330
- Lü J, Pan HX, Yu C, 2020. Screening, identification and phosphate-solubilizing characteristics of phosphate-solubilizing *Paraburkholderia* sp. from *Pinus massoniana* rhizosphere soil. *Biotechnology Bulletin*, 36(9): 147-156 (in Chinese)
- Medeiros JS, Mann MA, Burns JH, Kyker S, Burke D, 2021. Host ancestry and morphology differentially influence bacterial and fungal community structure of *Rhododendron* leaves, roots, and soil. *Botany*, 100(5): 449-460
- Michaela U, Jaroslav Š, Petr B, 2015. Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology and Biochemistry*, 84: 53-64
- Monica IFD, Saparrat MCN, Godeas AM, Scervino JM, 2015. The co-existence between DSE and AMF symbionts affects plant P pools through P mineralization and solubilization processes. *Fungal Ecology*, 17: 10-17
- Morriën E, Hannula SE, Snoek LB, et al. (more than 20 authors), 2017. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications*, 8(1): 143-149
- Newsham KK, 2011. A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. *New Phytologist*, 190(3): 783-793
- Ohbayashi T, Cossard R, Lextrait G, Hosokawa T, Lesieur V, Takeshita K, Tago K, Mergaert P, Kikuchi Y, 2022. Intercontinental diversity of *Caballeronia* gut symbionts in the conifer pest bug *Leptoglossus occidentalis*. *Microbes and Environments*, 37(3): me22042
- Parker MA, 2015. The spread of *Bradyrhizobium* lineages across host legume clades: from *Abarema* to *Zygia*. *Microbial Ecology*, 69(3): 630-640
- Powell JR, Karunaratne S, Campbell CD, Yao HY, Robinson L, Singh BK, 2015. Deterministic processes vary during community assembly for ecologically dissimilar taxa. *Nature Communications*, 6(1): 8444
- Ritpitakphong U, Falquet L, Vimoltust A, Berger A, Métraux JP, L'Haridon F, 2016. The microbiome of the leaf surface of *Arabidopsis* protects against a fungal pathogen. *New Phytologist*, 210(3): 1033-1043
- Rouws LFM, Leite J, de Matos GF, Zilli JE, Coelho MRR, Xavier GR, Fischer D, Hartmann A, Reis VM, Baldani JL, 2014. Endophytic *Bradyrhizobium* spp. isolates from sugarcane obtained through different culture strategies. *Environment Microbiology Reports*, 6(4): 354-363
- Sauer S, Dlugosch L, Kammerer DR, Stintzing FC, Simon M, 2021. The microbiome of the medicinal plants *Achillea millefolium* L. and *Hamamelis virginiana* L. *Frontiers in Microbiology*, 12: 696398
- Sun BY, Wu YD, Yuan Y, 2023. Species diversity and floral characteristics of wood-inhabiting macrofungi growing on *Quercus mongolica* in Northeast China. *Mycosystema*, 42(1): 278-289 (in Chinese)
- Surono, Narisawa K, 2017. The dark septate endophytic fungus *Phialocephala fortinii* is a potential decomposer of soil organic compounds and a promoter of *Asparagus officinalis* growth. *Fungal Ecology*, 28: 1-10
- Tandon A, Fatima T, Anshu, Shukla D, Tripathi P, Srivastava S, Singh PC, 2020. Phosphate solubilization by *Trichoderma koningiopsis* (NBRI-PR5) under abiotic stress conditions. *Journal of King Saud University-Science*, 32(1): 791-798
- Tang XG, Yuan YD, Zhang JC, 2021. Simulation of potential spatial-temporal population dynamics of *Pinus tabulaeformis* under climate change. *Journal of Northeast Forestry University*, 49(9): 1-7 (in Chinese)
- Tiwari M, Mishra AK, Chakrabarty D, 2022. *Agrobacterium*-mediated gene transfer: recent advancements and layered immunity in plants. *Planta*, 256(2): 37
- Torres-Cruz TJ, Hesse C, Kuske CR, Porras-Alfaro A, 2018. Presence and distribution of heavy metal tolerant fungi in

- surface soils of a temperate pine forest. *Applied Soil Ecology*, 131: 66-74
- Vandamme P, Opelt K, Knochel N, Berg C, Schönmann S, de Brandt E, Eberl L, Falsen E, Berg G, 2007. *Burkholderia bryophila* sp. nov. and *Burkholderia megapolitana* sp. nov., moss-associated species with antifungal and plant-growth-promoting properties. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 57(10): 2228-2235
- VanInsberghe D, Maas KR, Cardenas E, Strachan CR, Hallam SJ, Mohn WW, 2015. Non-symbiotic *Bradyrhizobium* ecotypes dominate north American forest soils. *The ISME Journal*, 9(11): 2435-2441
- Wang DD, Zhao W, Mumin R, Huang KC, Liu S, Cui BK, 2022. Diversity of microbial communities of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* at spatial scale. *Microorganisms*, 10(2): 371
- Wang JJ, Shen J, Wu YC, Tu C, Soininen J, Stegen JC, He JZ, Liu XQ, Zhang L, Zhang EL, 2013. Phylogenetic beta diversity in bacterial assemblages across ecosystems: deterministic versus stochastic processes. *The ISME Journal*, 7(7): 1310-1321
- Wang LH, Huang RF, 1996. Afforestation of *Pinus sylvestris* var. *Mongolica* in China. *Sand Dune Research*, 43(2): 36-40
- Wang LX, Ren LL, Li CC, Gao CL, Liu XB, Wang M, Luo YQ, 2019. Effects of endophytic fungi diversity in different coniferous species on the colonization of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae). *Scientific Reports*, 9(1): 5077
- Wang MQ, Tu QC, 2022. Effective data filtering is prerequisite for robust microbial association network construction. *Frontiers in Microbiology*, 13: 1016947
- Wei GF, Ning K, Zhang GZ, Yu HB, Yang SM, Dai F, Dong LL, Chen SL, 2021. Compartment niche shapes the assembly and network of *Cannabis sativa*-associated microbiome. *Frontiers in Microbiology*, 12: 714993
- Wei YL, Dai YC, 2004. The ecological function of wood-inhabiting fungi in forest ecosystem. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15: 1935-1938 (in Chinese)
- Wilhelm RC, Murphy SJL, Feriánek NM, Karasz DC, DeRito CM, Newman JD, Buckley DH, 2020. *Paraburkholderia madseniana* sp. nov., a phenolic acid-degrading bacterium isolated from acidic forest soil. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 70(3): 2137-2146
- Xie XY, Weng BS, Cai BP, Dong YR, Yan CL, 2014. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue, Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. *Applied Soil Ecology*, 75: 162-171
- Yang H, Yang ZJ, Wang QC, Wang YL, Hu HW, He JZ, Zheng Y, Yang YS, 2022. Compartment and plant identity shape tree mycobiome in a subtropical forest. *Microbiology Spectrum*, 10(4): e01347-22
- Yedidia I, Srivastva AK, Kapulnik Y, Chet I, 2001. Effect of *Trichoderma harzianum* on microelement concentrations and increased growth of cucumber plants. *Plant Soil*, 235(2): 235-242
- Yin Y, Li QL, Du HT, 2021. Near-natural transformation of *Pinus tabulaeformis* better improve soil nutrients and soil microbial community. *PeerJ*, 9: e12098
- Yu H, Liu XY, Yang C, Peng YS, Yu XL, Gu H, Zheng XF, Wang C, Xiao FS, Shu LF, He ZL, Wu B, Yan QY, 2021. Co-symbiosis of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and diazotrophs promote biological nitrogen fixation in mangrove ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 161: 108382
- Yuan MM, Guo X, Wu LW, Zhang Y, Xiao NJ, Ning DL, Shi Z, Zhou XS, Wu LY, Yang YF, Tiedje JM, Zhou JZ, 2021. Climate warming enhances microbial network complexity and stability. *Nature Climate Change*, 11(4): 343-348
- Yuan XM, Zhu NH, Guo Q, Zhou GY, Meng MY, Wu SY, Yang LS, 2022. Effects of different plantations on soil physical and chemical properties and soil quality evaluation in south subtropical zone. *Forest Research*, 35(3): 112-122 (in Chinese)
- Zhang LJ, Lai GH, Sun CZ, Xin XB, Kong QY, 2016. Comprehensive evaluation of soil quality fertility in Jiulong Mountain, Beijing. *Journal of Forest and Environment*, 36(1): 22-29 (in Chinese)
- Zhao SQ, Ren GY, Zou L, Lin YM, Li CH, Wang SJ, Xu CQ, 1999. Overview of *Pinus sylvestris* disease. *Forest Pest and Disease*, 18(1): 34-36 (in Chinese)
- Zhao W, Wang DD, Reyila MM, Huang KC, Liu S, Cui BK, 2022. Soil microbial community structure of *Larix gmelinii* forest in Aershan Area. *Biodiversity Science*, 30: 22258 (in Chinese)
- Zheng Y, Gong X, 2019. Niche differentiation rather than biogeography shapes the diversity and composition of microbiome of *Cycas panzhihuaensis*. *Microbiome*, 7(1): 152
- Zhu JJ, Fan ZP, Zeng DH, Jiang HQ, Matsuzaki T, 2003. Comparison of stand structure and growth between artificial and natural forests of *Pinus sylvestris* var.

- mongolica* on sandy land. Journal of Forestry Research, 14(2): 103-111
- Zhu YG, Shen RF, He JZ, Wang YF, Han XG, Jia ZJ, 2017. Soil microbiome in China: progress and prospects. Bulletin of Chinese Academic of Science, 32(6): 554-565, 542 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 陈秀波, 2020. 不同林型红松林土壤微生物群落组成和多样性及与理化性质关系. 东北林业大学博士论文, 哈尔滨. 1-102
- 崔国发, 蔡体久, 杨文化, 2000. 兴安落叶松人工林土壤酸度的研究. 北京林业大学学报, 22(3): 33-36
- 康宏樟, 朱教君, 李智辉, 许美玲, 2004. 沙地樟子松天然分布与引种栽培. 生态学杂志, 23(5): 134-139
- 兰再平, 1989. 北京九龙山油松人工林地位指数表的编制及油松林生长与立地因子的关系. 林业科学研究, 2(5): 505-511
- 李佳文, 赵珮杉, 高广磊, 任悦, 丁国栋, 张英, 郭米山, 魏晓帅, 2020. 陕西榆林沙区樟子松根内真菌群落结构和功能群特征. 菌物学报, 39(10): 1854-1865
- 李敏, 闫伟, 2019. 海拔对乌拉山油松根围真菌群落结构的影响. 菌物学报, 38(11): 1992-2006
- 吕俊, 潘洪祥, 于存, 2020. 马尾松根际溶磷细菌 *Paraburkholderia* sp. 的筛选、鉴定及溶磷特性研究. 生物技术通报, 36(9): 147-156
- 孙渤洋, 武英达, 员媛, 2023. 东北地区蒙古栎木生大型真菌物种多样性和区系特征. 菌物学报, 42(1): 278-289
- 唐兴港, 袁颖丹, 张金池, 2021. 气候变化对油松潜在地理分布时空格局的影响. 东北林业大学学报, 49(9): 1-7
- 魏玉莲, 戴玉成, 2004. 木材腐朽菌在森林生态系统中的功能. 应用生态学报, 15: 1935-1938
- 袁星明, 朱宁华, 郭耆, 周光益, 蒙敏燕, 吴尚勇, 杨乐苏, 2022. 南亚热带不同人工林对土壤理化性质的影响及土壤质量评价. 林业科学研究, 35(3): 112-122
- 张连金, 赖光辉, 孙长忠, 辛学兵, 孔庆云, 2016. 北京九龙山土壤质量综合评价. 森林与环境学报, 36(1): 22-29
- 赵树权, 任广英, 邹良, 林永木, 李长海, 王淑君, 许成启, 1999. 樟子松病害概述. 森林病虫害通讯, 18(1): 34-36
- 赵雯, 王丹丹, 热依拉·木民, 黄开钊, 刘顺, 崔宝凯, 2022. 阿尔山地区兴安落叶松林土壤微生物群落结构研究. 生物多样性, 30: 22258
- 朱永官, 沈仁芳, 贺纪正, 王艳芬, 韩兴国, 贾仲君, 2017. 中国土壤微生物组: 进展与展望. 中国科学院院刊, 32(6): 554-565, 542