浙 江 农 林 大 学 学 报, 2024, **41**(2): 406-418 Journal of Zhejiang A&F University doi: 10.11833/j.issn.2095-0756.20230331

## 土壤细菌群落对纳帕海高原湿地退化的响应

赵定蓉<sup>1</sup>, 陆 梅<sup>1</sup>, 赵旭燕<sup>2</sup>, 闪昇阳<sup>1</sup>, 孙官发<sup>1</sup>, 孙煜佳<sup>1</sup>, 刘国庆<sup>1</sup>, 郭础鸟<sup>1</sup>, 陈志明<sup>2</sup> (1. 西南林业大学生态与环境学院, 云南昆明 650224; 2. 纳帕海省级自然保护区管护局, 云南香格里拉 674400)

摘要:【目的】採明高原退化湿地土壤细菌群落结构及多样性的时空动态特征,为理解土壤微生物群落对高原湿地退化 的响应过程及机制提供关键数据支撑。【方法】以纳帕海高原不同湿地退化阶段(沼泽湿地、沼泽化草甸、草甸)为研究 对象,采用 Illumina 高通量测序技术,探测土壤细菌群落组成及多样性的干湿季变化规律。【结果】①共检测到土壤细 菌 10 门 21 属,其中变形菌门 Proteobacteria 和未分类菌属为优势门和属,相对丰度分别达 35.92% 和 20.64%。②相较于 原生沼泽湿地,沼泽化草甸的变形菌门和酸杆菌门 Acidobacteria 相对丰度分别增加 14.06% 和 47.72%,绿膏菌门 Chloroflexi 相对丰度显著减少 38.54% (P<0.05);草甸的酸杆菌门、放线菌门 Actinobacteria、疣微菌门 Verrucomicrobia 和浮霉菌门 Planctomycetes 相对丰度分别增加了 210.15%、231.37%、229.55% 和 315.22%。上述菌门相对丰度均为干季 大于湿季。沼泽化草甸的厚壁菌门 Firmicutes 相对丰度在干季显著增加 72.38%,在湿季显著减少 73.17% (P<0.05);而 拟杆菌门 Bacteroidetes 相对丰度在干季显著减少 55.50%,在湿季显著增加 223.54% (P<0.05)。③沼泽化草甸和草甸的 Shannon 指数较原生沼泽湿地显著增加 (P<0.05),且沼泽湿地和沼泽化草甸表现为湿季大于干季,草甸则表现为干季大 于湿季。④Mantel 分析结果表明: 干季细菌群落结构组成由土壤 pH 和氮、磷、钾质量分数调控,湿季则由含水量、有 机质、氯磷及 pH 调控; Pearson 相关性分析结果表明:含水量、有机质、氮和 pH 是影响干季土壤细菌多样性的主控因 子;湿季则为磷、钾和碳氮比。【结论】高原湿地退化导致土壤含水量和 pH 减小,进而影响土壤碳、氮、磷和钾养分 状况,最终调控土壤细菌群落组成和多样性的干湿季变化。图 4 表 4 参 47

关键词:纳帕海;湿地退化;土壤细菌;群落多样性;干湿季节

中图分类号: S154.36 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2024)02-0406-13

# Response of soil bacterial community to wetland degradation in the Napahai Plateau

ZHAO Dingrong<sup>1</sup>, LU Mei<sup>1</sup>, ZHAO Xuyan<sup>2</sup>, SHAN Shengyang<sup>1</sup>, SUN Guanfa<sup>1</sup>, SUN Yujia<sup>1</sup>, LIU Guoqing<sup>1</sup>, GUO Chuniao<sup>1</sup>, CHEN Zhiming<sup>2</sup>

(1. College of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China; 2. Napahai Provincial Nature Reserve Management Bureau, Shangri-La 674400, Yunnan, China)

Abstract: [Objective] This study aims to explore the spatiotemporal dynamic characteristics of soil bacterial structure and diversity in plateau degraded wetlands, so as to provide key data support for understanding the response process and mechanism of soil microbial communities to plateau wetland degradation. [Method]

作者简介: 赵定蓉 (ORCID: 0000-0002-4336-1987),从事土壤生态研究。E-mail: zdrabuzz@163.com。通信作者: 陆 梅 (ORCID: 0000-0002-2341-5212),教授,博士,博士生导师,从事土壤微生物生态与湿地生态研究。 E-mail: lumeizx@126.com

收稿日期: 2023-05-25; 修回日期: 2023-09-01

基金项目: 国家自然科学基金地区科学基金资助项目 (42067011); 云南省应用基础研究面上项目 (202001AT070113); 云南省中青年学术技术带头人后备人才项目 (202205AC160047); 云南省应用基础 研究面上项目 (2013FB053); 西南林业大学博士启动基金 (111901); 云南省高校优势特色重点学科资助 项目 (05000511311)

Illumina high-throughput sequencing technology was used to detect the dry and wet seasonal changes of soil bacterial community composition and diversity during different wetland degradation stages (swamp wetlands, swamp meadows, and meadows) in the Napahai Plateau. [Result] (1) A total of 10 phyla and 21 genus of soil bacteria were detected, dominated by Proteobacteria and unclassified genera, with relative abundance of 35.92% and 20.64%, respectively. (2) Compared with native swamp wetlands, the relative abundance of Proteobacteria and Acidobacteria in swamp meadows increased by 14.06% and 47.72%, respectively, while that of Chloroflexi significantly decreased by 38.54% (P $\le 0.05$ ). The relative abundance of Acidobacteria, Actinobacteria, Verrucomicrobia and Planctomycetes in meadows increased by 210.15%, 231.37%, 229.55% and 315.22%, respectively. The relative abundance of above phyla was greater in the dry season than in the wet season. The relative abundance of Firmicutes in swamp meadows significantly increased by 72.38% in the dry season and decreased by 73.17% in the wet season ( $P \le 0.05$ ). The relative abundance of Bacteroidetes in meadows significantly decreased by 55.50% in the dry season and increased by 223.54% in the wet season ( $P \le 0.05$ ). (3) The Shannon index of swamp meadows and meadows significantly increased compared with native swamp wetlands ( $P \le 0.05$ ). The Shannon indices in swamp wetlands and marsh meadows were higher in the wet season than in the dry season, while those in meadows showed an opposite pattern. (4) Mantel test indicated that the composition of bacterial community structure in the dry season was regulated by soil pH and the concentrations of nitrogen, phosphorus and potassium, while in wet season it was mainly regulated by soil water content, organic matter, nitrogen, phosphorus and pH. The Pearson correlation analysis showed that the controlling factors affecting bacterial diversity in the dry season were soil water content, organic matter, nitrogen and pH, while those in the wet season were soil phosphorus and potassium and carbon nitrogen ratio. [Conclusion] The degradation of plateau wetlands leads to a decrease in soil moisture and pH, which in turn affects the nutrient status of soil carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium, ultimately regulating the dry and wet season changes in soil bacterial community composition and diversity. [Ch, 4 fig. 4 tab. 47 ref.] Key words: Napahai; wetland degradation; soil bacteria; community diversity; dry and wet seasons

湿地是地球上物种最丰富、生产力最高、生态系统服务功能最强的生态系统,被誉为"地球之 肾",在维持物种多样性、净化水质、调节生态系统平衡等方面发挥重要作用<sup>[1-2]</sup>。近年来,全球变化 及人为干扰导致湿地大面积退化<sup>[3]</sup>,引起湿地结构、功能及生态过程的一系列变化,并影响土壤质地、 结构、养分状况、酸碱性及溶氧量,最终对土壤微生物群落组成、结构及多样性产生一系列的调控作用<sup>[4]</sup>。

细菌作为湿地生态系统中的重要组成部分,主要参与土壤形成、凋落物分解、养分供应及生态系统 养分循环<sup>[5]</sup>,能够作为土壤生态系统变化的预警指标<sup>[6]</sup>,对湿地生态系统结构及功能的维持与稳定起着 不容忽视的作用。前人研究表明:高寒湿地和鄱阳湖湿地退化,导致土壤蓄水保肥能力降低、养分流 失、碳氮转化速率减慢,显著抑制土壤细菌群落多样性<sup>[7-8]</sup>。但也有一些研究表明:人为干扰引起湿地 排干、水分流失、土壤酸化及土壤养分供给改变,能够导致湿地土壤细菌多样性增加<sup>[9-10]</sup>。另外,三江 平原湿地退化引起的土壤酸碱度及含水量变化仅影响土壤细菌群落组成,而对细菌多样性无显著影响<sup>[11]</sup>。 可见,土壤细菌群落对湿地土壤理化性质变化的响应,存在不确定性。这种不确定性可能与全球变化、 区域气候、湿地类型及人为活动干扰密切相关。因此,探明"不同退化阶段—土壤理化环境—细菌群落 结构和多样性"之间的耦合关系,对于理解全球气候变化和人为干扰引起的湿地退化对土壤细菌群落的 影响机制,具有十分重要的科学意义。

纳帕海高原湿地地处青藏高原香格里拉县内,其特殊的闭合—半闭合地形孕育着丰富的生物多样性,是全球生物多样性保护的重点区域<sup>[12]</sup>。近20多年来,在喀斯特作用和人为干扰的叠加影响下,该区湖水外泄,湖面面积大幅度减小,沼泽湿地逐渐旱化为沼泽化草甸和草甸,导致湿地水文和理化环境发生改变,进而影响土壤细菌群落结构及多样性<sup>[13]</sup>。本研究选取纳帕海不同退化阶段高原湿地类型(沼

泽湿地、沼泽化草甸和草甸)为研究对象,运用 Illumina 高通量测序技术,揭示不同退化阶段湿地的土 壤细菌群落结构及多样性干湿季变化特征,并分析细菌群落结构及多样性与土壤理化性质变化之间的关 系,从而阐明土壤细菌群落对纳帕海高原湿地退化过程的响应规律,以期为理解人为干扰及全球气候变 化加剧背景下高原退化湿地的土壤微生物多样性保育提供关键数据支撑。

1 材料与方法

#### 1.1 样地设置

纳帕海湿地 (27°49′~27°55′N, 99°37′~99°43′E) 地处滇西北横断山区香格里拉县,面积为 3100 hm<sup>2</sup>,海拔为 3260 m<sup>[12]</sup>,是中国典型的高原季节性湿地,属于冷凉湿润的高原气候<sup>[14]</sup>。该区域年平均气 温为 5.4 ℃,最热月平均气温为 13.2 ℃,最冷月平均气温为-3.8 ℃;干湿季节分明,雨季 (5—10月)降雨量高达 495.9 mm;干季 (11 月至翌年 4 月)降雨量仅占全年的 20%<sup>[13]</sup>。在人为和自然因素的共同作用下,沼泽湿地 (常年淹水)逐步向沼泽化草甸 (季节性淹水)和草甸 (无积水)退化。

#### 1.2 样品采集

于 2015 年 1 月 (干季) 和 8 月 (湿季),在每种退化湿地样带中分别随机布设 3 个 10 m×10 m 样地 (表 1),每个样地内按对角线法布设 5 个采样点 (4 个顶角和 1 个中心),分别采集各点样品并混合为 1 个 土样,共采集 18 份土壤样品。去除各样点地表 2 cm 厚的覆盖物,然后用土钻钻取 0~20 cm 土层土样, 去除石砾、残根后混合,并用四分法取适量土壤装入无菌自封袋,贴好标签装入便携式冰箱尽快带回实 验室 (沼泽湿地常年淹水,用特质采样器采样<sup>[15]</sup>)。将带回的土样约 100 g 用于测定土壤自然含水率,约 1 kg 经自然风干、磨细过 100 目和 10 目筛后用于测定土壤基本性质,约 200 g 于-70 ℃ 下冷冻保存,用 于土壤 DNA 提取和细菌高通量测序。

Table 1 Basic information of the sampling sites									
湿地类型	经度(N)	纬度(E)	积水深度/cm	优势植物					
沼泽湿地(SW)	27°50′43.46″	99°39′07.86″	8.5~23.0	杉叶藻Hippuris vulgaris、狐尾藻Myripophyllum spicatum、篦齿眼子菜					
				Potamogeton pectinatus					
沼泽化 首句(SM)	27°50′43.46″	99°38′34.60″	-19.3~5.5	矮地榆Sanguisorba filiformis、发草Deschampsia caespitosa、无翅薹草					
101十四十四(5141)				Carex pleistoguna、斑唇马先蒿Pedicularis longiflora var. tubiformis					
草甸(M)	27°49′56.13″	99°38′55.26″	-154.0~-123.0	大狼毒Euphorbia jolkinii、剪股颖Agrostis matsumurae					

表1 样地基本信息

6.4

#### 1.3 土壤理化性质测定

土壤理化性质测定参照鲍士旦<sup>[16]</sup>方法,其中:土壤自然含水率采用烘干法;pH采用电位法(水土比为1.0:2.5);有机质采用重铬酸钾氧化-外加热法;全氮采用硫酸-高氯酸消化开氏定氮法;全磷采用硫酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色法;全钾采用氢氧化钠熔融-火焰光度法;速效氮采用碱解扩散吸收法;速效磷采用 0.030 mol·L<sup>-1</sup>氟化铵-0.025 mol·L<sup>-1</sup> 盐酸浸提钼蓝比色法;速效钾采用 1.000 mol·L<sup>-1</sup> 中性醋酸铵浸提火焰光度法。

#### 1.4 土壤细菌高通量测序

用 Soil DNA KIT 试剂盒提取土壤总 DNA,操作步骤参照试剂盒说明书。每份混合土样各提取 3 个 DNA,充分混合后送往上海生工生物有限公司完成细菌高通量测序。利用引物 341F[CCCTACA2CGAC GCTCTTCCGATTG(barcode)CCTACGGGGGGAG] 和 805R[GACTGGAGTTCCTTGGCACCCGAGAATTCC AGACTATATC] 对细菌 V3~V4 区进行扩增,扩增过程分 2 轮。第 1 轮 : 10×PCR 缓冲液 5.0 µL, 10 mmol·L<sup>-1</sup>dNTPs 0.5 µL, DNA 模板 10 ng,上游、下游引物各 0.5 µL, Plantium *Taq* (5×16.67 mkat·L<sup>-1</sup>) 0.5 µL; 扩增条件为 : 94 °C 预变性 3 min, 5 个循环 (94 °C 变性 30 s、45 °C 退火 20 s、65 °C 延伸 30 s), 20 个循环 (94 °C 变性 20 s、55 °C 退火 20 s、72 °C 延伸 30 s), 72 °C 延伸 5 min。第 2 轮 : DNA 模板为 20 ng,其他反应体系与第 1 轮一致;扩增条件为 : 95 °C 预变性 30 s, 5 个循环 (95 °C 变性 15 s、55 °C 退火 15 s、72 °C 延伸 30 s), 72 °C 延伸 5 min。PCR 扩增结束后,将纯化质检合格的扩增产物按 1:1等

量混合,利用 Miseq 台式测序仪 2×300 bp 双端测序 (paired-end)<sup>[13]</sup>。

#### 1.5 数据分析

实验数据用 Excel 2007 整理。数据分析前用 SPSS 26 进行正态分析和方差齐性检验 (P<0.05)。采用 单因素方差分析 (one-way ANOVA) 比较各样地变量之间的差异显著性,成对样本 t 检验比较干湿季之间 的差异显著性。利用 Mothur 软件将相似性大于 97% 的序列归为同一种可操作分类单元 (OTU),并计算 Alpha 多样性指数:丰富度指数 (Richness)、香农指数 (Shannon)、艾斯指数 (ACE)、赵氏指数 (Chao1)、辛普森指数 (Simpson)<sup>[13]</sup>。以理化因子为环境变量,细菌群落相对丰度为物种数据,采用 Mantel 分析理 化因子对细菌群落结构的影响。

## 2 结果与分析

#### 2.1 不同退化阶段高原湿地土壤细菌门属水平群落组成的干湿季变化

2.1.1 土壤细菌门水平群落组成 高通量测序结果显示:在干季和湿季共检测到相对丰度>1%的细菌 门主要有变形菌门 Proteobacteria、酸杆菌门 Acidobacteria、厚壁菌门 Firmicutes、绿弯菌门 Chloroflexi、 放线菌门 Actinobacteria、拟杆菌门 Bacteroidetes、疣微菌门 Verrucomicrobia、浮霉菌门 Planctomycetes 和 未分类细菌门。其中,变形菌门是纳帕海高原湿地优势菌门,相对丰度高达 35.92%,芽单胞菌门 Gemmatimonadetes 为干季特有菌门 (图 1)。



不同大写字母表示同一退化阶段不同季节差异显著(P<0.05);不同小写字母表示同一季节不同退化阶段差异显著(P<0.05)。 Pro.变形菌门;Aci.酸杆菌门;Fir.厚壁菌门;Chl.绿弯菌门;Act.放线菌门;Bac.拟杆菌门;Ver.疣微菌门;Pla.浮霉菌门;Gem.芽单胞菌门;Uncla.未分类菌门。



不同退化阶段土壤细菌门相对丰度差异显著 (P<0.05)。与沼泽湿地相比较,在干季,沼泽化草甸的 变形菌门、酸杆菌门和厚壁菌门相对丰度显著增加 (P<0.05),分别增加 11.04%、49.10% 和 72.31%,绿 弯菌门和拟杆菌门相对丰度分别减少 40.89% 和 55.50%;草甸的酸杆菌门、放线菌门、疣微菌门、浮霉 菌门和芽单胞菌门相对丰度分别增加 205.38%、260.76%、188.17%、135.31% 和 182.18%,变形菌门、厚壁菌门和拟杆菌门相对丰度分别减少 30.34%、46.55% 和 67.16%。在湿季,沼泽化草甸的变形菌门、酸杆菌门和拟杆菌门相对丰度分别增加 17.98%、45.84% 和 223.54%,厚壁菌门和绿弯菌门相对丰度分别增加 17.98%、45.84% 和 223.54%,厚壁菌门和绿弯菌门相对丰度分别增加 1216.33%、194.30%、294.56% 和 624.73%,厚壁菌门和拟杆菌门相对丰度分别减少 88.63% 和 52.65%。

不同退化阶段土壤细菌门相对丰度干湿季节存在显著差异 (P<0.05)。沼泽湿地的变形菌门、酸杆菌 门和绿弯菌门相对丰度为干季大于湿季,湿季分别减少了 23.15%、23.89% 和 24.53%;厚壁菌门为湿季 大于干季,是干季的 3.70 倍。沼泽化草甸的变形菌门、酸杆菌门、厚壁菌门和放线菌门相对丰度在湿季 分别减少了 18.35%、25.56%、42.39% 和 54.50%;拟杆菌门相对丰度在湿季显著增加 (P<0.05),是干季 的 7.46 倍。草甸的酸杆菌门相对丰度在湿季减少了 21.17%;浮霉菌门相对丰度在湿季增加了 1.79 倍。 2.1.2 土壤细菌属水平群落组成 在属水平上,共检测到相对丰度>0.01% 的细菌属有酸杆菌属 (Gp4、 Gp6、Gp7)、假单胞菌属 Pseudomonas、芽单胞菌属 Gemmatimonas、鞘氨醇单胞菌属 Sphingomonas、 Povalibacter、Subdivision、Spartobacteria 和未分类菌属。除此之外,酸杆菌属 (Gp1、Gp16)、 Paenisporosarcina、芽孢杆菌属 Bacillus 和放线菌属 Gaiella 为干季特有菌属; 梭菌属 Clostridium、尼龙 菌属 Flavobacterium、溶杆菌属 Lysobacter、地杆菌属 Pedobacter、马塞菌属 Massilia 和出芽菌属 Gemmata 为湿季特有菌属。未分类菌属为纳帕海高原湿地优势菌属,相对丰度高达 20.64% (图 2)。



图 2 不同退化阶段土壤细菌属干、湿季群落组成 Figure 2 Composition of dry and wet season bacteria phylum in soil at different degradation stages

湿地退化显著影响土壤细菌属相对丰度 (P<0.05)。与沼泽湿地相比较,在干季,沼泽化草甸的假单 胞菌属、Paenisporosarcina 属相对丰度显著增加 (P<0.05),分别增加 9.34、455.50 倍,Povalibacter 属相 对丰度显著减少 77.29% (P<0.05);草甸的酸杆菌属 (GP16)、假单胞菌属、Spartobacteria 属相对丰度分 别增加 409.35、9.54 和 30.86 倍,Povalibacter 属和未分类菌属相对丰度分别减少 80.06% 和 41.25%。在 湿季,沼泽化草甸的尼龙菌属、溶杆菌属、地杆菌属相对丰度分别增加 5.87、228.50 和 197.98 倍,梭菌 属相对丰度显著减少 76.28% (P<0.05);草甸的出芽菌属相对丰度显著增加 116.75 倍 (P<0.05),未分类 菌属和梭菌属相对丰度分别减少 33.49% 和 99.34%。

不同退化阶段的共有菌属因干湿季节变化而存在差异。沼泽湿地和沼泽化草甸的未分类菌属相对丰度均为干季大于湿季,在湿季分别减少21.59%和26.61%。沼泽化草甸中的假单胞菌属相对丰度在湿季减少79.75%;鞘氨醇单胞菌属相对丰度在湿季增加了95.78%。

#### 2.2 不同退化阶段高原湿地土壤细菌群落多样性的干湿季动态

由表 2 可见:湿地退化显著影响土壤细菌群落多样性 (P<0.05)。在干季,沼泽化草甸和草甸的丰富 度指数、香农指数、艾斯指数和 Chao1 指数较沼泽湿地显著增加 (P<0.05),沼泽化草甸与草甸间差异不

显著 (P>0.05); 在湿季, 沼泽化草甸和草甸的丰富 度指数、香农指数、艾斯指数和 Chaol 指数较沼泽 湿地也显著增加, 且沼泽化草甸显著高于草甸 (P<0.05)。不同退化阶段土壤细菌群落多样性指数 在季节变化上存在差异。沼泽湿地和沼泽化草甸的 丰富度指数、艾斯指数和 Chaol 指数均为湿季大于 干季; 草甸的丰富度指数、香农指数、艾斯指数均为 干季大于湿季, 辛普森指数相反, 且差异显著 (P<0.05)。 2.3 不同退化阶段高原湿地土壤理化性质的干湿季 变化

由表 3 可知:湿地退化显著改变土壤理化性质 (P<0.05)。湿地退化使土壤含水量以及有机质、全 氮和速效氮质量分数显著减少 (P<0.05)。干季的沼 泽 化 草 甸 分 别 减 少 77.77%、41.16%、46.53% 和

#### 表 2 不同退化阶段土壤细菌群落多样性指数

Table 2	Diversity	index	of	soil	bacterial	community	at	different
	degradatio	n stage	s					

	augre	iduation stu	505			
湿地	禾士	丰富度	香农	艾斯	Chao1	辛普森
类型	(中平)	指数	指数	指数	指数	指数
沼泽	干季	4056 Bc	6.16 Ab	5668.94 Bb	5368.14 Bb	0.0135 Aa
湿地	湿季	4201 Ac	6.20 Ac	6095.66 Ac	5789.86 Ac	0.0118 Aa
沼泽化	干季	5352 Bb	6.68 Aa	7046.88 Ba	6631.88 Ba	0.0061 Ab
草甸	湿季	5697 Aa	7.14 Aa	8095.30 Aa	8121.55 Aa	0.0049 Ab
草甸	干季	5451 Aa	6.83 Aa	7059.57 Aa	6655.28 Aa	0.0041 Bc
	湿季	4915 Bb	6.27 Bb	6673.81 Bb	6398.10 Ab	0.0130 Aa

说明:表中数据为平均值。不同大写字母表示同一退化阶段不同 季节差异显著 (P<0.05);不同小写字母表示同一季节不 同退化阶段差异显著 (P<0.05)。 33.91%, 草甸分别减少 80.93%、64.81%、87.31% 和 50.79%; 湿季的沼泽化草甸分别减少 32.30%、25.01%、51.34% 和 7.32%, 草甸分别减少 78.31%、61.99%、70.62% 和 39.18%, 且土壤逐渐酸化。土壤 磷、钾养分及碳氮比的变化趋势有所差异。较沼泽湿地,在干季,沼泽化草甸土壤全磷、全钾、速效 磷、速效钾质量分数分别增加 46.88%、9.39%、15.34% 和 27.38%; 草甸土壤全磷质量分数及碳氮比分 别增加 14.06% 和 176.80%, 全钾、速效磷及速效钾质量分数分别减少 31.41%、42.92% 和 40.97%。在湿季,沼泽化草甸土壤全钾质量分数和碳氮比分别减少 14.35% 和 63.88%, 速效磷及速效钾质量分数分别 增加 66.15% 和 108.66%; 草甸土壤全磷、速效磷、速效钾质量分数及碳氮比分别减少 30.09%、33.57%、49.88% 和 37.97%, 全钾质量分数显著增加 51.48% (*P*<0.05)。

Table 3 Soil physical and chemical characteristics at different degradation stages									
湿地类型	干湿季	含水量/%	有机质/(g·kg <sup>-1</sup> )	全氮/(g·kg <sup>-1</sup> )	全磷/(g・kg <sup>-1</sup> )	全钾/(g·kg <sup>-1</sup> )			
辺逐泪地	干季	106.15±0.47 Ba	138.20±4.29 Aa	9.22±0.20 Ba	0.64±0.01 Ac	10.76±0.36 Ab			
们往业地	湿季	117.15±0.60 Aa	144.40±2.52 Aa	11.98±0.29 Aa	0.57±0.01 Aa	9.13±0.20 Ab			
辺逐ル黄甸	干季	23.60±1.52 Bb	81.31±1.45 Bb	4.93±0.31 Ab	0.94±0.02 Aa	11.77±0.29 Aa			
伯任化毕西	湿季	79.31±0.91 Ab	108.28±1.37 Ab	5.83±0.31 Ab	0.56±0.02 Ba	7.82±0.15 Bc			
古句	干季	20.24±1.04 Bb	48.63±6.60 Bc	1.17±0.04 Bc	0.73±0.01 Ab	7.38±0.18 Ac			
平间	湿季	25.41±0.50 Ac	54.89±2.13 Ac	3.52±0.05 Ac	0.37±0.02 Bb	13.83±0.13 Aa			
湿地类型	干湿季	碳氮比	рН	速效氮/(mg·kg <sup>-1</sup> )	速效磷/(mg·kg <sup>-1</sup> )	速效钾/(mg·kg <sup>-1</sup> )			
河汊油山	干季	8.75±0.37 Bb	7.92±0.01 Aa	627.75±2.29 Aa	6.78±0.16 Ab	176.76±0.93 Bb			
沿洋亚地	湿季	14.59±0.55 Aa	7.87±0.02 Aa	494.61±7.02 Ba	7.15±0.20 Ab	297.36±9.03 Ab			
辺逐ル古句	干季	9.81±0.47 Ab	6.97±0.04 Bb	414.85±1.37 Bb	7.82±0.14 Ba	225.16±1.29 Ba			
伯佳化早间	湿季	5.27±0.13 Bc	7.82±0.11 Aa	458.39±3.36 Ab	11.88±1.21 Aa	620.46±4.70 Aa			
草甸	干季	24.22±3.30 Aa	5.92±0.12 Ac	308.92±1.36 Ac	3.87±0.14 Bc	104.35±1.44 Ac			
	湿季	9.05±0.35 Bb	5.65±0.08 Ab	300.84±3.44 Ac	4.75±0.05 Ac	149.04±8.64 Ac			

表 3 不同退化阶段土壤理化性质

说明:表中数据为平均值±标准误。不同大写字母表示同一退化阶段不同季节差异显著 (P<0.05);不同小写字母表示同一季节不同退化阶段差异显著 (P<0.05)。

干湿季节变化显著影响土壤理化性质的变化规律 (P<0.05)。沼泽湿地土壤含水量以及全氮、碳氮 比、速效钾质量分数均为湿季大于干季,湿季分别增加 10.36%、29.93%、40.03% 和 68.23%;速效氮在 湿季显著减少 21.21%(P<0.05)。沼泽化草甸土壤含水量以及有机质、速效氮、速效磷和速效钾质量分数 在湿季比干季分别增加 236.06%、33.17%、10.50%、51.92% 和 175.56%;全磷、全钾质量分数和碳氮比 在湿季分别减少 40.43%、33.56% 和 46.28%;湿季 pH 升高,土壤偏碱性。草甸土壤含水量以及有机 质、全氮、速效磷质量分数在湿季比干季分别增加 25.54%、12.87%、200.85% 和 22.74%;全磷质量分 数和碳氮比分别减少 49.32% 和 62.63%。

## 2.4 土壤理化性质与细菌群落组成之间的关系

2.4.1 千季 干季土壤理化因子与土壤细菌群落组成的 Mantel 分析结果如图 3 所示。门水平上,土壤全 氮、全钾、速效钾质量分数及 pH 和土壤细菌门的曼特尔显著值最小 (*P*<0.01),说明土壤 pH 以及氮和 钾质量分数的高低是调控干季纳帕海不同退化阶段湿地土壤细菌群落结构的主要理化因子。其中,全氮 质量分数和 pH 与酸杆菌门、放线菌门、疣微菌门、浮霉菌门、芽单胞菌门呈显著负相关 (*r=-0.93~-0.70*, *P*<0.05),与变形菌门、绿弯菌门、拟杆菌门呈显著正相关 (*r=0.67~0.90*, *P*<0.05)。全 钾和速效钾质量分数与变形菌门、厚壁菌门呈极显著正相关 (*r=0.85~0.98*, *P*<0.01),与酸杆菌门、疣微 菌门、浮霉菌门呈显著负相关 (*r=-0.97~-0.79*, *P*<0.05)。

属水平上,土壤氮、磷、钾质量分数以及 pH 的高低是调控干季纳帕海不同退化阶段湿地土壤细菌 群落组成的主要理化因子。其中,全氮、速效氮质量分数以及 pH 与酸杆菌属 (Gp1、Gp4、Gp6、 Gp7)、假单胞菌属、芽单胞菌属、鞘氨醇单胞菌属、芽孢杆菌属、Spartobacteria、出芽菌属呈显著负相



\*表示显著相关(P<0.05); \*\*表示极显著相关(P<0.01); \*\*\*表示极显著相关(P<0.001)。

图 3 干季土壤理化因子与细菌群落结构关系的 Mantel 分析

Figure 3 Mantel test analysis of the relationship between soil physical and chemical factors and bacterial community structure in dry season

关 (r=-0.93~-0.67, P<0.05), 与 Gp16 属、Povalibacter、未分类菌属呈显著正相关 (r=0.72~0.91, P<0.05)。速效磷、速效钾质量分数与酸杆菌属 (Gp1、Gp4)、鞘氨醇单胞菌属、Spartobacteria、出芽菌属呈极显著负相关 (r=-0.97~-0.80), 与未分类菌属呈极显著正相关 (r=0.81~0.96, P<0.01)。

2.4.2 湿季 湿季土壤理化因子与土壤细菌群落组成的 Mentel 分析结果如图 4 所示。门水平上,有机 质、氮和磷质量分数及含水量、pH 的高低是调控纳帕海不同退化阶段湿地土壤细菌群落结构的主要理 化因子。其中,含水量、pH 以及有机质、全氮、全磷、速效氮质量分数与酸杆菌门、放线菌门、疣微 菌门和浮霉菌门呈显著负相关 (*r=-0.98~-0.74*, *P*<0.05),有机质、全氮、速效氮质量分数以及含水量与 厚壁菌门、绿弯菌门呈显著正相关 (*r=0.75~0.96*, *P*<0.05)。

属水平上,有机质、氮、磷质量分数以及 pH、含水量、碳氮比是调控纳帕海不同退化阶段湿地土 壤细菌群落组成的主要理化因子。其中,有机质、全氮、全磷、速效氮质量分数以及含水量、pH 与假 单胞菌属、芽单胞菌属、Gp4 属、Gp7 属、*Spartobacteria*、出芽菌属呈显著负相关 (*r=-0.97~-0.71*, *P<0.05*),与梭菌属、*Povalibacter*、未分类菌属呈显著正相关 (*r=0.79~0.96*, *P<0.05*);碳氮比与尼龙菌 属、*Subdivision*、溶杆菌属、地杆菌属、马塞菌属呈显著负相关 (*r=-0.90~-0.68*, *P<0.05*),与梭菌属和 *Povalibacter* 呈显著正相关 (*r=0.76~0.78*, *P<0.05*)。

#### 2.5 土壤理化性质与细菌多样性之间的关系

对土壤理化因子与细菌多样性指数进行 Pearson 相关性分析,结果如表 4 所示。在干季,丰富度指数、香农指数、艾斯指数、Chao1 指数与有机质、全氮、速效氮质量分数以及 pH、含水量呈极显著负相关 (*r=-0.99~-0.83*, *P*<0.01)。可见:土壤有机质、全氮、速效氮质量分数以及 pH、含水量是影响干季土壤细菌多样性的主控因子,且对细菌多样性起抑制作用。

在湿季,香农指数、艾斯指数、Chaol 指数与土壤全钾、速效钾、速效磷质量分数呈显著正相关



\*表示显著相关(P<0.05); \*\*表示极显著相关(P<0.01); \*\*\*表示极显著相关(P<0.001)。

#### 图 4 湿季土壤理化因子与细菌群落结构关系的 Mantel 分析

Figure 4 Mantel test analysis of the relationship between soil physical and chemical factors and bacterial community structure in wet season

### 表 4 土壤主要理化因子与细菌群落多样性的相关性分析

Table 4 Correlation analysis between main soil physical and chemical factors and bacterial community diversity

而日	干季					湿季				
火口	丰富度指数	香农指数	艾斯指数	Chao1指数	辛普森指数	丰富度指数	香农指数	艾斯指数	Chao1指数	辛普森指数
含水量	-0.99**	-0.92**	-0.99**	-0.99**	0.98**	-	-	-	—	-
有机质	-0.87**	-0.89**	-0.85**	-0.85**	0.93**	-	-	-	-	-
全氮	-0.91**	-0.90**	-0.89**	-0.89**	0.96**	-0.67*	_	_	_	-
全磷	-	_	0.71*	0.70*	_	_	_	_	_	-
全钾	-	_	_	_	_	0.72*	0.88**	0.83**	0.85**	-0.84**
碳氮比	-	_	_	_	-0.70*	-0.96**	-0.79*	-0.91**	-0.90**	_
pН	-0.86**	-0.83**	-0.83**	-0.83**	0.91**	_	_	_	-	_
速效氮	-0.96**	-0.93**	-0.95**	-0.94**	0.99**	-	_	-	_	-
速效磷	-	_	_	_	_	_	0.88**	0.79*	0.81**	-0.90**
速效钾	-	_	_	_	_	0.68*	0.91**	0.82**	0.84**	-0.91**

说明:\*表示显著相关(P<0.05); \*\*表示极显著相关(P<0.01); -表示不相关(P>0.05)。

(r=0.79~0.91, P<0.05),与碳氮比呈显著负相关(r=-0.91~-0.79, P<0.05),是影响湿季土壤细菌多样性的主控因子。其中,全钾、速效钾、速效磷质量分数对细菌多样性起促进作用,而碳氮比起抑制作用。

## 3 讨论

#### 3.1 纳帕海高原湿地不同退化阶段土壤细菌群落结构的干湿季变化

土壤细菌作为微生物群落中数量最丰富、种类最多、生物量最大的功能类群,能够对高原湿地退化 引起的土壤微域环境变化产生敏感响应<sup>[17]</sup>。变形菌门是纳帕海湿地的主要优势类群,与李金业等<sup>[18]</sup>、李 玉倩等<sup>[19]</sup>研究结果一致。变形菌门的生态幅广、适宜能力强,能在不同退化湿地环境中形成较为稳定的 生态位,但其喜弱碱特性会影响其相对丰度的变化<sup>[20]</sup>。本研究中,在轻度退化的弱碱沼泽化草甸土壤中 变形菌门相对丰度显著增加。酸杆菌门、放线菌门、疣微菌门、浮霉菌门和芽单胞菌门相对丰度均随湿 地退化程度的加深而增加。酸杆菌属嗜酸菌、寡营养类群,其胞外多糖与补偿溶质的产生与积累使其更 适应于含水量低、酸性较强、养分较低的退化草甸土壤<sup>[21]</sup>;放线菌门、疣微菌门 *Spartobacteria* 属和浮 霉菌门等属好气性细菌,喜欢通气良好的环境,湿地退化导致土壤含水量减少,土壤孔隙度、通气状况 得到改善,促进其相对丰度的显著增加<sup>[22]</sup>;疣微菌门是高寒沙化草甸的特有菌群,主要通过磷来维持其 群落机制和养分平衡<sup>[23]</sup>,故在磷分较丰富的退化草甸土壤中相对丰度较高。本研究发现:湿地退化会抑 制绿弯菌门的生长繁殖,这是因为该菌门属兼性厌氧菌,在养分匮乏的条件下进行光能自养,但仍以无 光或有光且缺氧条件下的化学能或光能异养生长为主<sup>[24]</sup>,湿地退化导致土壤水分减少而抑制其相对丰度 增加。综上所述,湿地退化过程中土壤含水量减少,使得土壤通气透水性得到改善,促进好气性细菌类 群大量繁殖。

干湿季节交替通过调节水分、温度以及细菌对土壤养分的利用关系从而改变土壤细菌群落组成<sup>[25]</sup>。 本研究发现:厚壁菌门在沼泽湿地中为湿季大于干季,而在沼泽化草甸中为干季大于湿季。厚壁菌属厌 氧快速生长型菌群,具有固碳作用,大多存在于动物肠道中<sup>[26]</sup>。湿季雨水冲刷,厚壁菌门随动物粪便流 入沼泽湿地,相对丰度增加,同时动物粪便的输入可直接刺激其相对丰度的增加;而沼泽化草甸的有机 底物相对较低,干季丰富的凋落物为厚壁菌门提供充足碳源,相对丰度较湿季增加。梭菌属为湿季特有 菌属,在沼泽湿地中占优势,相对丰度高达22.60%。该菌属是来自厚壁菌门的专性厌氧铁还原菌,在严 格厌氧条件下才能生存,主要通过还原铁获取生长能量<sup>[27]</sup>,沼泽湿地常年淹水,湿季适宜的温度和充足 的有机底物可促进其快速生长;而在干季,养分较少、温度相对较低,有利于厌氧寡营养绿弯菌门聚 集<sup>[28]</sup>。拟杆菌门(尼龙菌属)在湿季沼泽化草甸显著增加,这主要与其需氧特性和水生环境的生物学特性 有关<sup>[29]</sup>。酸杆菌门具有降解植物残体多聚物的能力<sup>[21]</sup>,干季植物枯死,凋落物的分解为酸杆菌的繁殖及 降解提供更好的养分条件<sup>[30]</sup>,故相对丰度呈现干季大于湿季的变化趋势。芽单胞菌门在干季相对丰度较 低,在湿季则未检测到,进一步表明了芽单胞菌属好氧菌,适宜生存于较为干燥的环境中<sup>[31-32]</sup>。因此, 干湿季更替显著影响好养厌养、需氧厌氧细菌群落分布格局。

#### 3.2 纳帕海高原湿地不同退化阶段土壤细菌群落多样性的干湿季变化

高原湿地退化通过影响水热条件、土壤结构、土壤养分,进而影响土壤细菌群落多样性<sup>[33]</sup>。本研究 中,沼泽化草甸和草甸土壤的丰富度指数、香农指数、艾斯指数和 Chaol 指数显著高于沼泽湿地,说明 湿地退化会促进细菌多样性的增加。这可能是沼泽湿地有机底物常年积累,但由于其土壤处于厌氧状 况,不利于微生物对养分的矿化,难为大多数细菌提供直接能量来源<sup>[34]</sup>,因此,细菌多样性较沼泽化草 甸和草甸细菌低。另一方面,湿地在退化过程中,土壤孔隙度、通气状况得到改善,碱性减弱、凋落物 分解加快,农药化肥的残留以及牛粪的输入为细菌生命活动提供物质源泉<sup>[35]</sup>,有利于好氧喜酸细菌大量 繁殖,从而导致细菌多样性较沼泽湿地高。另外,湿地退化导致植被类型呈现挺水植物—湿中生植 物—旱生植物的演替格局<sup>[12]</sup>,地上凋落物、根系分泌物的增加直接为土壤细菌提供可利用的碳氮及其他 养分,细菌多样性增加<sup>[13]</sup>。

干湿季节更替引起的降雨量和温湿度变化,可能影响土壤理化性质及酶活性变化,进而调控土壤细菌群落多样性的干湿季变化<sup>[36]</sup>。本研究中,沼泽湿地和沼泽化草甸土壤细菌的丰富度指数、艾斯指数湿季显著高于干季,而草甸则为干季显著高于湿季。原因可能是沼泽湿地和沼泽化草甸淹水较多导致通气透水性差,抑制了需氧细菌对有机质的降解<sup>[24]</sup>。但在湿季,由于温度升高,细菌酶活性增强,溶解氧降低<sup>[37]</sup>,刺激细菌大量繁殖,导致湿季细菌多样性高于干季。相较于沼泽湿地和沼泽化草甸,草甸土壤含

水量低,通气透水性好,为需氧细菌提供良好的微氧环境<sup>[34]</sup>。特别是湿季放牧和旅游增加,土壤细菌多样性会因牲畜和游客践踏引起的土壤板结和理化性质变化,而导致细菌多样性湿季低于干季<sup>[38]</sup>。因此, 干湿季节更替使得纳帕海不同退化阶段土壤细菌群落多样性存在差异。

#### 3.3 土壤理化环境变化对细菌群落及多样性的影响

湿地退化过程中土壤水分状况变化,直接或间接导致土壤环境厌氧-需氧界面通气性、酸碱性和养 分状况的改变,进而显著影响土壤细菌群落结构及多样性<sup>[39-40]</sup>。纳帕海高原湿地不同退化阶段土壤含水 量是影响干季土壤细菌群落结构和多样性变化的主要因子,由于沼泽湿地—沼泽化草甸—草甸演替过程 中,土壤含水量减少,土壤质地疏松和溶解氧增加,有利于土壤养分分解,从而促进需氧菌的繁殖,细 菌多样性增加。牛佳等<sup>[41]</sup>指出:水分是影响土壤细菌群落结构的主要因子,通过调节土壤酸碱度及养分 分布格局,进而影响细菌群落结构组成。本研究中,土壤含水量与全氮、有机质、速效氮质量分数以及 pH呈显著正相关,并随湿地退化而显著减少。pH高低决定整个湿地生态系统元素循环反应体系的酸碱 度<sup>[42]</sup>,显著影响细菌群落组成。湿地退化过程中,土壤酸化使得土壤碳氮磷养分有效性发生改变<sup>[43]</sup>,从 而影响土壤细菌群落分布格局。Mantel分析结果显示:pH同土壤有机质、全氮、速效氮质量分数以及 含水量显著促进酸杆菌门、放线菌门、浮霉菌门和疣微菌门相对丰度增加,而抑制变形菌门、绿弯菌门 和拟杆菌门相对丰度增加。原因是变形菌门、绿弯菌门和扒杆菌门属于固碳微生物,具有好氧喜弱碱特 性<sup>[44]</sup>,湿地退化,碳氮质量分数降低不利于细菌生长繁殖。这与林春英等<sup>[7]</sup>在高寒沼泽湿地退化研究中 得出的结论相似。

不同退化阶段土壤碳氮比增加对湿季细菌多样性增加起抑制作用。李杰<sup>[45]</sup>研究得出:碳氮比通过调 节微生物分解进程进而调节土壤养分有效性,高碳氮比抑制土壤微生物活性从而缓解有机质分解,而低 碳氮比加快微生物对有机质的分解、转化。本研究中,高原湿地退化过程中,土壤碳氮比降低,细菌可 利用养分转化速率加快<sup>[46]</sup>,细菌多样性增加;但湿地退化引起的土壤有机质减少也会导致土壤细菌可利 用碳源减少,使得绝大部分共养厌氧细菌相对丰度下降(厚壁菌门、变形菌门)。Mantel分析结果显示: 土壤含水量及碳、氮质量分数减少,显著抑制厚壁菌门、绿弯菌门和梭菌属相对丰度的增加;磷促进变 形菌门、拟杆菌门(尼龙菌属)和地杆菌属相对丰度的增加。原因是湿地退化,土壤碳氮质量分数及含水 量减少,厌氧需养菌受到抑制<sup>[47]</sup>;同时,湿地退化引起的土壤酸化可刺激铁铝氧化物释放磷元素,进而 促进喜磷细菌(变形菌门、拟杆菌门以及尼龙菌属和地杆菌属)大量繁殖。综上所述,湿地退化引起土壤 养分状况、含水量及酸碱度改变,通过影响土壤细菌的养分需求和代谢过程,进而调控纳帕海高原湿地 土壤细菌多样性。

## 4 结论

纳帕海高原湿地退化显著影响土壤理化环境的时空异质性,进而调控土壤细菌群落结构及多样性。 湿地退化引起土壤有机质、氮质量分数以及水分、pH减小,导致酸杆菌门、放线菌门、浮霉菌门、疣 微菌门相对丰度显著增加,绿弯菌门相对丰度显著减少及变形菌门、厚壁菌门(梭菌属)和拟杆菌门(尼 龙菌属)干湿季差异,进而导致退化湿地土壤细菌多样性较沼泽湿地显著增加。因此,湿地退化导致土 壤水分、酸碱度及土壤养分供给状况发生改变,从而显著影响土壤细菌群落结构及多样性。

5 参考文献

- LIU Junjie, ZHENG Chunyu, SONG Changchun, *et al.* Conversion from natural wetlands to paddy field alters the composition of soil bacterial communities in Sanjiang Plain, Northeast China [J]. *Annals of Microbiology*, 2014, 64(3): 1395 1403.
- [2] TAUFIK M, SETIAWAN B I, van LANEN H A J. Modification of a fire drought index for tropical wetland ecosystems by including water table depth [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 203: 1 – 10.
- [3] JIANG Tingting, PAN Jinfen, PU Xinming, et al. Current status of coastal wetlands in China: degradation, restoration, and future management [J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 164: 265 – 275.
- [4] 王兴菊, 许士国, 张奇. 湿地水文研究进展综述[J]. 水文, 2006(4): 1-5, 9.

WANG Xingju, XU Shiguo, ZHANG Qi. Review of wetland hydrology research [J]. *Journal of China Hydrology*, 2006(4): 1-5, 9.

[5] 肖博文. 气候变化下高寒草地土壤微生物群落结构变化及季节动态[D]. 兰州: 兰州大学, 2022.

XIAO Bowen. Changes in Soil Microbial Community Structure and Its Seasonal Dynamics in an Alpine Grassland under Climate Change [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2022.

- [6] NANNIPIERI P, ASCHER J, CECCHERINI M T, et al. Microbial diversity and soil functions [J]. European Journal of Soil Science, 2003, 54(4): 655 – 670.
- [7] 林春英,李希来,张玉欣,等.黄河源区高寒沼泽湿地土壤微生物群落结构对不同退化的响应[J].环境科学,2021,
   42(8): 3971 3984.

LIN Chunying, LI Xilai, ZHANG Yuxin, *et al.* Responses of different degradation stages of alpine wetland on soil microbial community in the Yellow River Source Zone [J]. *Environmental Science*, 2021, **42**(8): 3971 – 3984.

[8] 张杰, 胡维, 刘以珍, 等. 鄱阳湖湿地不同土地利用方式下土壤微生物群落功能多样性[J]. 生态学报, 2015, 35(4): 965-971.

ZHANG Jie, HU Wei, LIU Yizhen, *et al.* Response of soil microbial functional diversity to different land-use types in wetland of Poyang Lake, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(4): 965 – 971.

- [9] 徐飞. 垦殖与恢复对三江平原沼泽湿地土壤微生物群落结构与功能多样性的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.
   XU Fei. *Effect of Reclamation and Restoration on Soil Microbial Community Structures and Functional Diversity in Marshland in the Sanjiang Plain* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2017.
- [10] 王娜, 高婕, 魏静, 等. 三江平原湿地开垦对土壤微生物群落结构的影响[J]. 环境科学, 2019, 40(5): 2375 2381.
   WANG Na, GAO Jie, WEI Jing, *et al.* Effects of wetland reclamation on soil microbial community structure in the Sanjiang Plain [J]. *Environmental Science*, 2019, 40(5): 2375 2381.
- [11] 许楠, 刑军会, 隋心, 等. 土地利用方式对高寒地区湿地土壤细菌群落结构和多样性的影响[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(24): 233 - 240.

XU Nan, XING Junhui, SUI Xin, *et al.* Effects of land use patterns on structure and diversity of soil bacterial community in wetland of alpine region [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, **49**(24): 233 – 240.

- [12] 肖德荣, 田昆, 张利权. 滇西北高原纳帕海湿地植物多样性与土壤肥力的关系[J]. 生态学报, 2008, 28(7): 3116 3123.
   XIAO Derong, TIAN Kun, ZHANG Liquan. Relationship between plant diversity and soil fertility in Napahai wetland of Northwestern Yunnan Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3116 3123.
- [13] 陆梅. 纳帕海湿地退化对土壤微生物群落结构及多样性的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2018.
   LU Mei. Effects of Wetlands Degradation on Structure and Biodiversity of Soil Microbial Community in Napahai Plateau Wetlands [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2018.
- [14] 唐明艳,杨永兴.不同人为干扰下纳帕海湖滨湿地植被及土壤退化特征[J]. 生态学报, 2013, 33(20): 6681 6693.
   TANG Mingyan, YANG Yongxing. Analysis of vegetation and soil degradation characteristics under different human disturbance in lakeside wetland, Napahai [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(20): 6681 6693.
- [15] 田昆, 莫剑锋, 陆梅, 等. 人为活动干扰对纳帕海湿地环境影响的研究[J]. 长江流域资源与环境, 2004, 13(3): 292 295. TIAN Kun, MO Jianfeng, LU Mei, *et al.* Human disturbances on the ecological environment degradation of Napahai wetland in the Upstream of Yangtze River [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2004, 13(3): 292 – 295.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2013: 22 113.
   BAO Shidan. Soil Agrochemical Analysis [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2013: 22 113.
- [17] 赵萌, 印春生, 厉成伟, 等. Miseq测序分析围垦后海三棱藨草湿地土壤微生物群落多样性的季节变化[J]. 上海海洋大 学学报, 2018, 27(5): 718 – 727.
   ZHAO Meng, YIN Chunsheng, LI Chengwei, *et al.* Using Miseq sequencing to analyze seasonal soil microbial community dynamics in reclaimed *Scirpus mariqueter* coastal wetlands [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2018, 27(5): 718 – 727
- [18] 李金业,陈庆锋,李青,等. 黄河三角洲滨海湿地微生物多样性及其驱动因子[J]. 生态学报, 2021, 41(15): 6103 6114.
   LI Jinye, CHEN Qingfeng, LI Qing, *et al.* Analysis of microbial diversity and driving factors in coastal wetlands of the Yellow River Delta [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(15): 6103 6114.
- [19] 李玉倩, 马俊伟, 高超, 等. 青藏高原高寒湿地春夏两季根际与非根际土壤反硝化速率及nirS型反硝化细菌群落特征分

34.

析[J]. 环境科学, 2021, 42(10): 4959-4967.

LI Yuqian, MA Junwei, GAO Chao, *et al.* Denitrification rates and nirS-type denitrifying bacteria community structure characteristics of bulk and rhizosphere soil in spring and summer in the alpine wetlands of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Environmental Science*, 2021, **42**(10): 4959 – 4967.

- [20] JIANG Shuai, XING Yajuan, LIU Guancheng, *et al.* Changes in soil bacterial and fungal community composition and functional groups during the succession of boreal forests [J/OL]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, **161**: 108393[2023-04-25]. doi: 10.1016/j.soilbio.2021.108393.
- [21] 郑文玲, 赵鸿彬, 韩冰, 等. 退化草原植物生长季土壤微生物群落结构与多样性变化[J]. 中国草地学报, 2021, **43**(10): 46-54.

ZHENG Wenling, ZHAO Hongbin, HAN Bing, *et al.* Changes of soil microbial community structure and diversity in plant growing season of degraded grassland [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2021, **43**(10): 46 – 54.

- [22] MENTZER J L, GOODMAN R M, BALSER T C. Microbial response over time to hydrologic and fertilization treatments in a simulated wet prairie [J]. *Plant and Soil*, 2006, **284**(1/2): 85 100.
- [23] ZHAO Zhiyuan, MA Yanting, FENG Tianyu, et al. Assembly processes of abundant and rare microbial communities in orchard soil under a cover crop at different periods [J/OL]. Geoderma, 2022, 406: 115543[2023-04-25]. doi: 10.1016/j.geoderma.2021.115543.
- [24] 吴刚, 席宇, 赵以军. 溶藻细菌研究的最新进展[J]. 环境科学研究, 2002, 15(5): 43-46.
   WU Gang, XI Yu, ZHAO Yijun. The latest development of research on algae-lysing bacteria [J]. *Research of Environmental Sciences*, 2002, 15(5): 43-46.
- [25] 魏亚情, 吴志祥, 杨川, 等. 海南岛橡胶林土壤细菌群落多样性的季节变化及其影响因子[J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42(7): 28-34.
   WEI Yaqing, WU Zhixiang, YANG Chuan, *et al.* Seasonal changes and influencing factors of soil bacterial diversity in rubber plantations on Hainan Island [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2022, 42(7): 28-
- [26] COTTRELL M T, KIRCHMAN D L. Natural assemblages of marine proteobacteria and members of the Cytophaga-Flavobacter cluster consuming low- and high-molecular-weight dissolved organic matter [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(4): 1692 – 1697.
- [27] 刘国红, 刘波, 林乃铨, 等. 芽孢杆菌的系统进化及其属分类学特征[J]. 福建农业学报, 2008, 23(4): 436 449.
   LIU Guohong, LIU Bo, LIN Naiquan, *et al.* Phyletic evolution and taxonomic characteristics of *Bacillus* [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2008, 23(4): 436 449.
- [28] WANG Yu, SHENG Huafang, HE Yan, et al. Comparison of the levels of bacterial diversity in freshwater, intertidal wetland, and marine sediments by using millions of illumina tags [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(23): 8264 – 8271.
- [29] 李然, 孙小丁, 张苓花. 解磷微生物的分离筛选及其解磷能力[J]. 大连轻工业学院学报, 2004, 23(2): 85 87.
   LI Ran, SUN Xiaoding, ZHANG Linghua. Isolation and identification of aquatic phosphate-solubilizing microbe and their phosphate solubilizing capacity [J]. *Journal of Dalian Institute of Light Industry*, 2004, 23(2): 85 87.
- [30] PANKRATOV T A, IVANOVA A O, DEDYSH S N, *et al.* Bacterial populations and environmental factors controlling cellulose degradation in an acidic *Sphagnum* peat [J]. *Environmental Microbiology*, 2021, **13**(7): 1800 1814.
- [31] FAWAZ M N. Revealing the Ecological Role of Gemmatimonadetes through Cultivation and Molecular Analysis of Agricultural Soils [M]. The Knoxville: University of Tennessee, 2013.
- [32] 张丹丹, 张丽梅, 沈菊培, 等. 珠穆朗玛峰不同海拔梯度上土壤细菌和真菌群落变化特征[J]. 生态学报, 2018, 38(7): 2247-2261.

ZHANG Dandan, ZHANG Limei, SHEN Jupei, *et al.* Soil bacterial and fungal community succession along an altitude gradient on Mount Everest [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(7): 2247 – 2261.

- [33] SHEIK C S, MITCHELL T W, RIZVI F Z, et al. Exposure of soil microbial communities to chromium and arsenic alters their diversity and atructure [J/OL]. PLoS One, 2012, 7(6): 40059[2023-04-25]. doi: 10.1371/journal.pone.0040059.
- [34] 隋心,张荣涛,钟海秀,等.利用高通量测序对三江平原小叶章湿地土壤细菌多样性的研究[J].土壤,2015,47(5):919-925.

SUI Xin, ZHANG Rongtao, ZHONG Haixiu, *et al.* Study on bacterial diversity of *Deyeuxia angustifolia* wetland by application of high-throughput sequencing technology in Sanjiang Plain [J]. *Soils*, 2015, **47**(5): 919 – 925.

- [35] GILBERT B, FRENZEL P. Rice roots and CH<sub>4</sub> oxidation: the activity of bacteria, their distribution and the microenvironment [J]. Soil Biology and Biochemistry, 1998, 30(14): 1903 1916.
- [36] 任玉连, 范方喜, 彭淑娴, 等. 纳帕海沼泽化草甸不同季节土壤真菌群落结构与理化性质的关系[J]. 中国农学通报, 2018, 34(29): 69-75.
  REN Yulian, FAN Fangxi, PENG Shuxian, *et al.* Relationship between soil fungal community structure and physical and chemical properties of different seasons swamp meadow in Napahai wetland [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2018, 34(29): 69-75.
- [37] ŽIFČÁKOVÁ L, VĚTROVSKÝ T, LOMBARD V, et al. Feed in summer, rest in winter: microbial carbon utilization in forest topsoil [J/OL]. *Microbiome*, 2017, 5(1): 122[2023-04-25]. doi: 10.1186/s40168-017-0340-0.
- [38] SPEED J D M, AUSTRHEIM G, MYSTERUD A. The response of plant diversity to grazing varies along an elevational gradient [J]. *Journal of Ecology*, 2013, **101**(5): 1225 1236.
- [39] 张琼琼, 黄兴如, 郭逍宇. 基于T-RFLP技术的不同水位梯度植物根际细菌群落多样性特征分析[J]. 生态学报, 2016, 36(14): 4518 - 4530.
   ZHANG Qiongqiong, HUANG Xingru, GUO Xiaoyu. Analysis of the characteristics of rhizosphere bacterial diversity from
- plants with different water level gradients based on T-RFLP [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(14): 4518-4530. [40] 侯贻菊, 吴晓悦, 张喜, 等. 林木根际土壤研究进展[J]. 贵州林业科技, 2019, **47**(4): 39-45.
- HOU Yiju, WU Xiaoyue, ZHANG Xi, *et al.* The research progress of rhizosphere soil of forest trees [J]. *Guizhou Forestry Science and Technology*, 2019, **47**(4): 39 – 45.
- [41] 牛佳, 周小奇, 蒋娜, 等. 若尔盖高寒湿地干湿土壤条件下微生物群落结构特征[J]. 生态学报, 2011, **31**(2): 474 482. NIU Jia, ZHOU Xiaoqi, JIANG Na, *et al.* Characteristics of soilmicrobial communities under dry and wet condition in Zoige alpine wetland [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(2): 474 – 482.
- [42] 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[J]. 中国科学: 生命科学, 2020, 50(1): 70-80.

ZHAO Xingge, ZHANG Shiting, NIU Kechang. Association of soil bacterial diversity with plant community functional attributes in alpine meadows [J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2020, 50(1): 70 – 80.

[43] 巩涛, 孙召华, 张志龙, 等. 季节变化与植被类型对河南沿黄湿地微生物群落的影响[J]. 河南科学, 2022, 40(3): 504 – 509.

GONG Tao, SUN Zhaohua, ZHANG Zhilong, *et al.* Effects of seasonal variations and vegetation types on microbial communities of wetland along the Yellow River in Henan [J]. *Henan Science*, 2022, **40**(3): 504 – 509.

[44] 禹飞,梁俊峰,史静龙,等.林冠受损对小坑林场土壤固碳微生物群落结构的影响[J]. 微生物学通报, 2017, 44(10): 2297-2306.

YU Fei, LIANG Junfeng, SHI Jinglong, *et al.* Effects of canopy damage on soil CO<sub>2</sub> fixation bacterial community structure in Xiaokeng Forest Farm [J]. *Microbiology China*, 2017, **44**(10): 2297 – 2306.

- [45] 李杰. 碳氮比调控对虾蟹混养系统细菌群落结构及其功能多样性影响的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2015.
   LI Jie. Studies on the Effects of Carbon Regulation on the Structure and Functions of Bacterial Community in the Polyculture System of Portunus trituberculatus and Litopenaeus vannamei [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2015.
- [46] 李振灵, 丁彦礼, 白少元, 等. 潜流人工湿地基质结构与微生物群落特征的相关性[J]. 环境科学, 2017, 38(9): 3713 3720.

LI Zhenling, DING Yanli, BAI Shaoyuan, *et al.* Correlations between substrate structure and microbial community in subsurface flow constructed wetlands [J]. *Environmental Science*, 2017, **38**(9): 3713 – 3720.

[47] 唐杰,徐青锐,王立明,等. 若尔盖高原湿地不同退化阶段的土壤细菌群落多样性[J]. 微生物学通报, 2011, 38(5): 677-686.

TANG Jie, XU Qingrui, WANG Liming, *et al.* Soil bacterial community diversity under different stages of degradation in Zoige Wetland [J]. *Microbiology China*, 2011, **38**(5): 677 – 686.