

色季拉山不同海拔土壤微生物及真菌群落组成特征

曹丽花^{1,2}, 刘合满¹, 杨红², 连玉珍³

(1.信阳农林学院林学院, 河南 信阳 464000; 2.西藏农牧学院资源与环境学院,
西藏 林芝 860000; 3.周口市农业农村局土壤肥料工作站, 河南 周口 466099)

摘要: 为探究不同海拔高度土壤微生物的分布特征, 以西藏东南部色季拉山为研究区, 以不同海拔高度 (4 606, 4 110, 4 000, 3 900, 3 440 m) 土壤为研究对象, 分析 0—5、5—10 cm 2 个层次土壤可培养微生物数量分布特征, 并采用高通量测序技术分析了真菌群落组成的丰富度和多样性, 探讨了真菌群落组成的主要影响因素。结果表明, 供试区土壤可培养微生物数量表现为细菌>放线菌>真菌, 真菌数量与海拔高度显著相关, 而细菌和放线菌数量随海拔高度无明显变化规律; 5 个海拔高度下共检测到真菌 4 个门、18 个纲、47 个目、74 个科、93 个属; 在门水平上优势真菌为担子菌门 (Basidiomycota) 和子囊菌门 (Ascomycota), 纲分类水平上担子菌门下的伞菌纲 (Agaricomycetes) 相对丰度最高。Alpha 多样性分析表明, 低海拔区川滇高山栎林和高海拔区高寒草地土壤真菌丰度和多样性均较高, 海拔 3 900~4 110 m 的中部海拔区的雪山杜鹃和急尖冷杉冷杉林土壤则较低; 冗余分析发现, 在门和纲分类水平上, 土壤有机碳和全氮含量是真菌群落差异的主要影响因素, 海拔高度的影响相对较小。研究结果表明, 微生物在不同海拔高度上的分布可能主要取决于土壤性质和植被类型。

关键词: 色季拉山; 海拔高度; 不同类型植被; 土壤微生物; 真菌

中图分类号: S154.37 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-2242(2022)06-0371-08

DOI: 10.13870/j.cnki.stbxb.2022.06.045

Soil Microbial Distribution and Fungal Community Composition at Different Altitudes on Sejila Mountain, Southeastern Tibet

CAO Lihua^{1,2}, LIU Heman¹, YANG Hong², LIAN Yuzhen³

(1. Department of Forestry, Xinyang Agriculture and Forestry University, Xinyang, Henan 464000;

2. Department of Resources and Environment, Tibet Agriculture and Animal Husbandry University, Linzhi, Tibet 860000;

3. Station of Soil and Fertilizer, Zhoukou City Agriculture and Rural Bureau, Zhoukou, Henan 466099)

Abstract: In order to elucidate the distribution characteristics of soil microorganisms at different altitudes, we selected Sejila mountain as a model area, a typical forest ecological area in southeastern Tibet. In this study we investigated the cultivable microorganisms and the richness of fungal community composition and relative abundances along an altitude gradient (approximately 3 400~4 600 m) in Sejila mountain. The amount of soil cultivable microorganisms in the 0—5 and 5—10 cm layer showed the following rank order: bacteria>actinomycetes>fungi, and the number of fungi was significantly correlated with altitude, while the number of bacteria and actinomycetes had no obvious change with altitude. The high-throughput sequencing results showed that there were 4 phyla, 18 classes, 47 orders, 74 families, and 93 genera of fungi detected. Basidiomycota and Ascomycota were predominant fungal at the phylum level, and Agaricomycetes had the highest relative abundance at the classes level. Alpha diversity analysis showed that the soil fungal abundance and diversity of the *quercus aquifolioides* forest in lower altitude and the alpine grassland in the higher altitude area were higher, while the *Rhododendron aganiphum* and *Abies georgei* var. *smithii* forest in the middle altitude (3 900~4 110 m) was lower. The redundancy analysis found that, at the phylum and class classification level, the fungal community was mainly caused by soil organic carbon and total nitrogen

收稿日期: 2022-05-05

资助项目: 国家自然科学基金项目 (41561052, 41461055); 河南省科技攻关项目 (202102310030, 212102310981)

第一作者: 曹丽花 (1980—), 女, 硕士, 副教授, 主要从事土壤微生物与碳循环研究。E-mail: clh-m@163.com

通信作者: 刘合满 (1979—), 男, 博士, 教授, 主要从事土壤有机碳循环研究。E-mail: hmlu@cau.edu.cn

contents, while the influence of altitude was relatively small. The results suggest that the distribution of microorganisms at different elevations may mainly depend on soil properties and vegetation type.

Keywords: Sejila mountain; altitude; vegetation types; soil microorganism; fungi

微生物是土壤生态系统物质转化的关键驱动者,推动着从局部到全球尺度的生物地球化学过程,在土壤有机质周转^[1]、氮、磷等养分转化^[2]、土壤结构体形成等方面发挥着重要作用。但由于微生物对气候、土壤、植被^[3]、土地利用方式^[4]等条件比较敏感,从而使其具有高度的空间异质性。科学阐明土壤微生物的分布特征有利于揭示土壤生态物质过程和关键机制,故广大学者对微生物的研究涉及全球尺度^[5]、流域和区域生态系统尺度^[6-7],旨在分析土壤微生物分布及关键影响因素。真菌是土壤微生物的重要组成部分,虽然在生态系统中其丰度低于细菌,但其对枯落物中顽固态木质素和纤维素的降解能力更强^[8],对植物残体的分解可能具有更为重要的意义^[9],并可能是向细菌提供底物的关键^[10],从而直接影响细菌群落的构成和数量。因此,开展土壤真菌类群构成空间分布及主要影响因素研究对于揭示土壤细菌/真菌比及土壤顽固态物质的分解转化具有重要科学意义。

在区域空间尺度上,山地生态系统由于在小的纬度和地理距离空间上的海拔高度差异,引起强烈的气候和生物条件变化,被认为是研究土壤微生物对环境变化响应的天然实验室^[11],得到广大学者的重视和研究。但在不同山体系统,受山体海拔跨度、植被和土壤类型差异的影响,使土壤微生物的空间分布具有较强的复杂性,如土壤微生物生物量呈现出随海拔高度的升高而加大^[12],或先增加后减少的变化趋势^[13]。山地是西藏高原最重要的陆地生态系统,尤其在藏东南高山峡谷区,山体垂直海拔跨度大,成为研究气候变化、植被分布、土壤特性变异的典型区。然而,目前关于西藏高原山地土壤微生物的研究主要集中在高寒草地生态系统^[14-15],而针对高原山地森林生态系统土壤微生物的研究基础还非常薄弱,不利于理解森林土壤枯落物分解及碳氮等物质循环的微生物机制。为阐明西藏高原森林生态系统不同海拔高度和植被类型下土壤微生物的分布特征,以西藏东南部色季拉山为研究区,分析了不同海拔高度土壤可培养微生物数量及不同分类水平下真菌群落组成,以期对色季拉山土壤生态系统土壤物质循环的微生物学机制提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

色季拉山(29°25'—29°57'N, 94°25'—94°45'E)位于西藏东南部林芝市境内,属念青唐古拉山向南延

伸的余脉,属于典型的高山峡谷地貌,是西藏主要的林区之一,具有林密、生物量高、人为扰动少等特点。垂直海拔跨度大(2 200~5 200 m),植被、土壤、气候垂直分异规律,海拔从高到低主要分布高寒草地、亚高山—高山冷湿灌丛草甸、亚高山寒温带冷暗针叶林、山地温带凉润暗针叶林、山地暖温带湿润针阔混交林带等。土壤以山地棕壤和山地酸性棕壤为主,呈中性到强酸性,以酸性和强酸性为主^[16]。

1.2 土壤样品采集与制备

选择色季拉山山口至鲁朗段,按照海拔高度和主要植被类型(表 1),分别选择海拔 4 606 m 的高寒草地、海拔 4 110 m 的雪山杜鹃(*Rhododendron agan-niphum*)林、海拔 4 000 m 和 3 900 m 的急尖长苞冷杉林(*Abies georgei* var. *smithii*)及海拔 3 440 m 区的川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)林为研究对象。在每个样区内,分别选择地势、土壤、植被等基本条件相对一致的样区 3 个,作为该海拔高度下的 3 个重复。在每个样区内,随机选择 3 个采样点,每个样点分别采集 0—5、5—10 cm 土层的土壤样品,并按照对应层次混为 1 个土样,每个海拔高度共采集 3 个 0—5、5—10 cm 的土壤样品,5 个海拔高度共采集 30 个土壤样品。将采集的土壤样品立即放入冷藏箱内带回实验室,室内经过简单去杂处理后,一部分放置于-80℃冰箱用于土壤微生物 DNA 提取,测定真菌多样性;另一部分新鲜土用来测定可培养微生物,其余一部分风干用于测定土壤的理化性质。在进行土壤真菌高通量分析时,一个样品失败,故共有 29 个样品,分别用 X₁、X₂、…、X₂₉ 等编号表示。

表 1 样点位置

样点 编号	经度	纬度	海拔/m	主要植被
M	94°39'12.73"	29°36'45.51"	4606	高寒草地
N	94°42'40.53"	29°39'12.63"	4110	雪山杜鹃
P	94°42'44.62"	29°39'08.78"	4000	急尖长苞冷杉
Y	94°42'50.78"	29°39'05.26"	3900	急尖长苞冷杉
Z	94°42'52.85"	29°43'04.72"	3440	川滇高山栎

1.3 土壤理化性质的测定

土壤全氮、有机碳和含水量测定参照鲍士旦^[17]的方法进行。土壤全氮采用半微量凯氏法进行测定,即称取 0.5 g 过 0.25 mm 筛的土壤样品,加入催化剂和 12 mL 浓硫酸,在 420℃下消煮 1 h,然后采用定氮仪(UDK149 型,意大利 VELP 公司)进行碱解蒸馏 3 min,蒸馏硼酸吸收液采用 0.01 mol/L HCl 滴

定,根据与空白消耗盐酸的量计算土壤样品的氮含量;土壤有机碳采用重铬酸钾—浓 H_2SO_4 外加热法测定,含水量采用烘干法进行。

1.4 土壤可培养微生物测定

土壤可培养微生物采用平板培养计数法进行测定^[18]。土壤细菌采用牛肉膏蛋白胨培养基培养;真菌采用马丁氏培养基,临用时每 100 mL 培养基加 1% 链霉素液 0.3 mL 培养;用改良高氏 1 号培养基,临用时在已融化的每 300 mL 培养基中加 3% 重铬酸钾 1 mL 培养放线菌,在 23 °C 恒温培养、计数、镜检鉴定类别。

1.5 土壤真菌多样性及群落组成测定

土壤真菌由上海美吉生物医药科技有限公司进行 DNA 提取和测序分析,测序类型为真菌 18 S, Illumina Miseq Pe250 测序平台。参照 Schloss 等^[19]的方法对获得的原始序列进行质量控制和过滤,得到优化序列。在 97% 序列相似性基础上将优化序列划分为可操作分类单元(OTU)。在 OTU 水平上计算丰富度指数(Chao1 和 Ace)和多样性指数(Shannon 和 Simpson)。对比 UNITE(Release 7.0 <http://unite.ut.ee/index.php>)数据库,使用 BLAST 对 97% 相似水平的 OTU 代表序列进行注释,并在门和纲分类水平上统计群落组成。

1.6 数据处理

数据采用 Excel 2013 处理,作图采用 Origin 9.0 软件进行,主要环境因子与真菌相对丰度之间的冗余分析采用 Canoco5 软件进行。

2 结果与分析

2.1 不同海拔高度土壤可培养微生物分布特征

土壤可培养主要微生物构成和数量见图 1。色季拉山不同海拔高度主要微生物种群数量分布表现为细菌>放线菌>真菌,0—5 cm 土层平均值分别为 15.86×10^6 , 191.65×10^3 , 538.51 cfu/g , 5—10 cm 土层上分别为 17.22×10^6 , 59.62×10^3 , 278.71 cfu/g 。在海拔高度样点,土壤放线菌和真菌数量均表现为 0—5 cm>5—10 cm,即表层土壤含有更为丰富的放线菌和真菌,细菌数量除海拔 4 000 m 和 3 440 m 样区外,其他 3 个海拔高度样区上均表现为 0—5 cm>5—10 cm。在供试海拔高度上,土壤可培养真菌数量随海拔高度的增加而降低,尤其表现在 0—5 cm 层次上,二者之间呈显著幂函数关系($R=0.9268$, $p=0.0235$),5—10 cm 层次上二者之间亦呈幂函数关系,但这种趋势未达到显著水平($R=0.8334$, $p=0.0795$),可培养细菌和放线菌数量则并未随海拔高度呈现规律性变化。细菌、真菌和放线菌数量均在低海拔处的川滇高山栎林含量最高,即具有丰富的微

生物含量,这可能与该区域植被为阔叶林具有丰富的枯落物和有机物质含量及较高的年均气温有关。将供试植被分为高寒草地、阔叶林和针叶林 3 种类型进行比较,0—5, 5—10 cm 层次土壤细菌和放线菌数量均表现为阔叶林>高寒草地>针叶林,这表明表层土壤可培养细菌和放线菌数量可能主要受植被类型和土壤条件的影响。

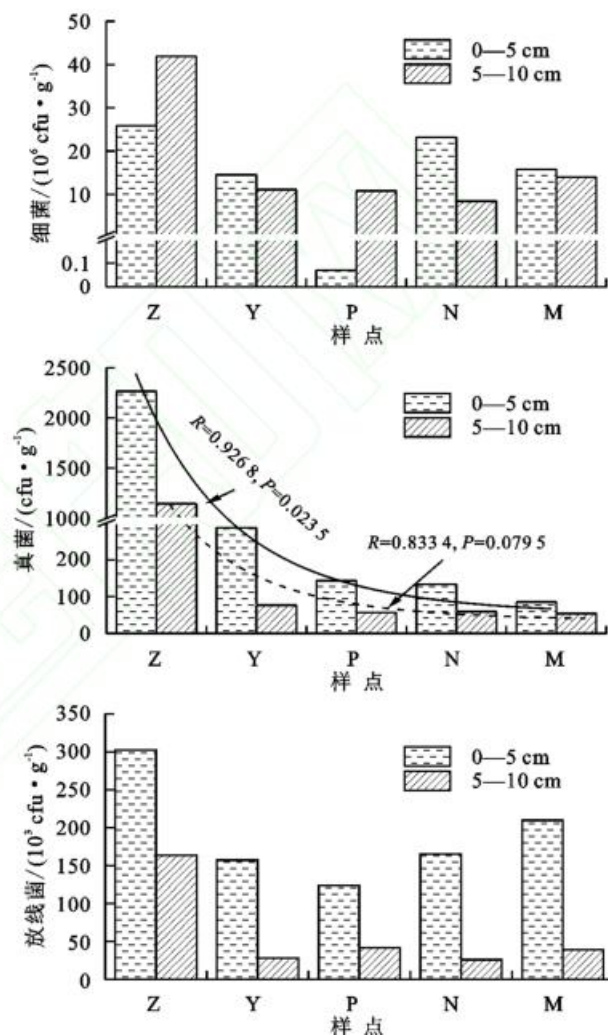


图1 不同海拔高度土壤微生物数量分布特征

2.2 不同海拔高度土壤真菌分布特征

2.2.1 土壤真菌高通量测序结果 稀疏曲线(rarefaction curve)可以评判每个样本的当前测序深度是否足以反映该群落样本所包含的微生物多样性,是从每个样本中随机抽取一定数量的序列,预测样本在一系列给定的测序深度下,所可能包含的物种总数及其中每个物种的相对丰度。由图 2 可知,在刚开始测定时,随测序数量增加测得的物种数量也在增加,也就是说 OTU 的数量在增加,但是随着测序序列数增加而物种数量表现出逐渐平缓,稀疏曲线逐渐变平缓,表明本次取样充分合理,测序深度接近饱和状态,测序结果覆盖度较高,试验结果可以较好地反映土壤样品的真菌群落结构和多样性。

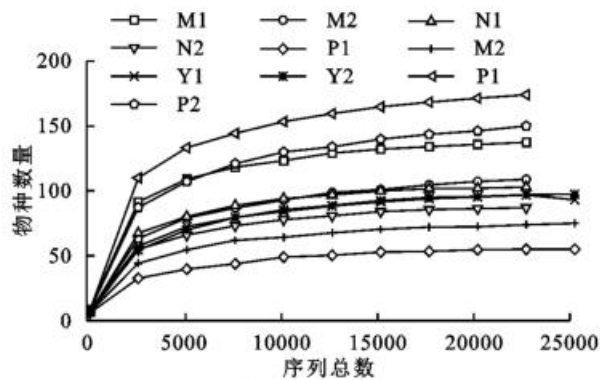


图2 土壤样品真菌稀疏曲线

2.2.2 土壤真菌 Alpha 多样性 5个海拔土壤共获得 346 963 条基因序列数(表2)。在 0—5、5—10 cm 层次上各获得 165 917、181 046 条,其中除 Z 样区外,其他各样点在 2 个供试层次上均表现为 0—5 cm < 5—10 cm。在不同海拔高度上所获得基因序列数在 0—5 cm 层次表现为 Z>M>Y>N>P, 5—10 cm 层次表现为 Z>M>P>Y>N。从植被类型上看,0—5 cm 层次土壤所获基因序列数表现为川滇高山栎林最多,其次为高海拔区的高寒草地,而在中海拔区的针叶林土壤最少,在 5—10 cm 层次上,以川滇高山栎林最多,而以雪山杜鹃林最少。

Chao1 指数越大,表明群落的丰富度越高,由表 2 可知,除 P 样点外,其他各样点的 Chao1 指数均表现为 0—5 cm > 5—10 cm,即表层土壤的真菌群落丰富度更高。在供试海拔高度上,P1 样点 Chao1 指数最低,低海拔区的川滇高山栎林和高海拔区的高寒草地具有高的真菌群落丰富度。香浓指数(Shannon)和辛普森指数(Simpson)指数主要表征微生物群落的多样性,供试各样点 0—5、5—10 cm 层次上,土壤真菌群落的多样性均表现为 0—5 cm > 5—10 cm,即表层土壤具有更高的真菌群落多样性。不同海拔高度上,0—5 cm 层次土壤真菌群落多样性表现为 M>Z>Y>N>P,即同样表现为高海拔区高寒草地和低海拔区的川滇高山栎林具有更高的真菌多样性,而海拔 3 900 m 急尖长苞冷杉林样点和海拔 4 110 m 雪山杜鹃林样点处于较低水平,这可能是与该样点土壤及枯落物营养物质含量及比例有关。

2.2.3 不同海拔高度土壤真菌群落组成分析 不同海拔高度 0—5、5—10 cm 土层土壤共检测到 4 个真菌门,18 个真菌纲,47 个真菌目,74 个真菌科和 93 个真菌属。检测到的 4 个真菌门(图 3)分别为担子菌门(Basidiomycota)、子囊菌门(Ascomycota)、壶菌门(Chytridiomycota)和隐真菌门(Cryptomycota),其中以担子菌门和子囊菌门为优势菌门,0—5 cm 土层上,担子菌在真菌门中的相对丰度为 47.71%~91.05%,5—10 cm 土层为 0.67%~91.32%,且在 2

个供试层次上相对丰度表现为 0—5 cm(66.32%)>5—10 cm(43.95%)。子囊菌门相对丰度在 0—5 cm 土层上分布为 3.58%~39.16%,5—10 cm 土层上为 8.68%~99.33%,2 个层次上表现为 0—5 cm < 5—10 cm。壶菌门和隐真菌门在真菌门中占比较小,0—5、5—10 cm 土层上壶菌门占比分别为 13.34%和 1.66%,隐真菌门占比最小,0—5 cm 土层上仅高寒草地样区(4.38%)、杜鹃林样区(0.17%)和高山栎样区(0.43%)存在,5—10 cm 土层仅在高山栎样区检测出,为 4.79%。但相同层次不同样区土壤微生物的空间变异性大,0—5 cm 土层担子菌门、子囊菌门、壶菌门和隐真菌门变异系数分别为 91.52%,113.76%,262.87%和 320.32%,5—10 cm 土层上分别为 230.50%,233.78%,259.63%和 360.56%,即色季拉山研究区土壤真菌门具有高度的空间异质性,且空间变异性表现为 5—10 cm > 0—5 cm,可能是由于次表层土壤性质差异所引起的。

表2 真菌测序量及多样性指数

样品	有效 序列/条	多样性指数			
		OTU	Chao1 指数	香浓指数	辛普森指数
M1	33457	662	141	5.17	0.96
M2	37509	578	118	4.38	0.92
N1	30623	469	103	3.55	0.84
N2	32941	447	90	3.16	0.77
P1	30557	283	55	3.40	0.88
P2	36517	403	81	3.32	0.87
Y1	31533	519	102	4.06	0.91
Y2	35289	533	99	3.62	0.86
Z1	39747	859	183	4.84	0.92
Z2	38790	801	163	4.42	0.92

注:样品编号后的 1 和 2 分别表示 0—5、5—10 cm 土层。

从不同海拔高度上分布的主要植被类型来看,供试 5 个样点 0—5、5—10 cm 土层土壤担子菌门表现出相似的变化规律,即海拔 3 900、4 000 m 的针叶林担子菌门相对丰度低于阔叶的杜鹃林和高山栎林。在海拔高度上,子囊菌门相对丰度未表现出明显的变化规律,但从植被类型来看,供试各土层均表现为针叶林>阔叶林,0—5 cm 土层相对丰度分别为 21.37%和 12.18%,5—10 cm 土层上分别为 83.12%和 24.26%。壶菌门在 0—5 cm 土层上亦表现为针叶林>阔叶林,均值分别为 28.02%和 1.07%,5—10 cm 土层相对丰度均较低。由此可知,由海拔高度决定的植被类型可能是引起真菌分布差异的主要因素。

在纲分类水平上,共检测到真菌纲 18 个(图 3),其中子囊菌门(Ascomycota)下 10 个纲,担子菌门(Basidiomycota)下 6 个纲,壶菌门下仅检测到 1 个纲(壶菌纲 Chytridiomycetes),隐真菌纲下检测到 1

个未知真菌纲(Cryptomycota_unidentified)。在所有真菌纲中,以担子菌门下的伞菌纲(Agaricomycetes)相对丰度最高,在子囊菌门中,以未知菌纲(Ascomucota_unidentified)、粪壳菌纲(Sordariomycetes)和散囊菌纲(Eurotiomycetes)为主。在纲分类水平上,2个土层真菌相对丰度均超过1.0%的有6个,其中伞菌纲、壶菌纲表现为0—5 cm>5—10 cm,伞菌纲平均相对丰度分别为60.69%和41.74%,壶菌纲2个层次上分别为13.41%和1.56%。子囊菌未知菌纲、粪壳菌纲、散囊菌纲和酵母菌纲均表现为0—5 cm<5—10 cm。以不同海拔高度不同植被类型来看,相对丰度最高的伞菌纲在供试2个层次上均表现为阔叶林>草地>针叶林,0—5 cm层次上相对丰度分别为81.87%,49.64%和45.04%,5—10 cm层次上分别为71.41%,32.21%和16.84%。

在目分类水平上(图4),共检测到47个真菌目,其中担子菌门和子囊菌门下的目均为20个,壶菌门下的目为6个,隐真菌门仅有1个目(cryptomycota_unidentified)。相对丰度最高的前5个分别为伞菌目(Agaricales)、古根菌目(Archaeorhizomycetales)、红菇目(Russulales)、肉座菌目(Hypocreales)和蜡壳耳目(Sebacinales)。在供试2个土壤层次上,伞菌目含量表现为0—5 cm>5—10 cm,相对丰度分别为41.56%和31.73%,其中在雪山杜鹃样区相对丰度最高,2个供试层次上平均为89.91%和89.56%。不同植被类型伞菌目相对丰度表现为阔叶林>高寒草地>针叶林。古根菌目在2个供试层次上则表现相反的变化规律,即0—5 cm<5—10 cm,相对丰度分别为4.75%和14.31%。

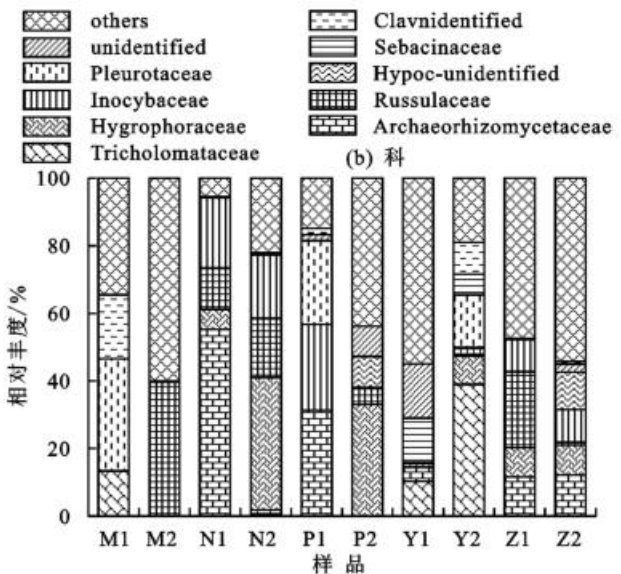
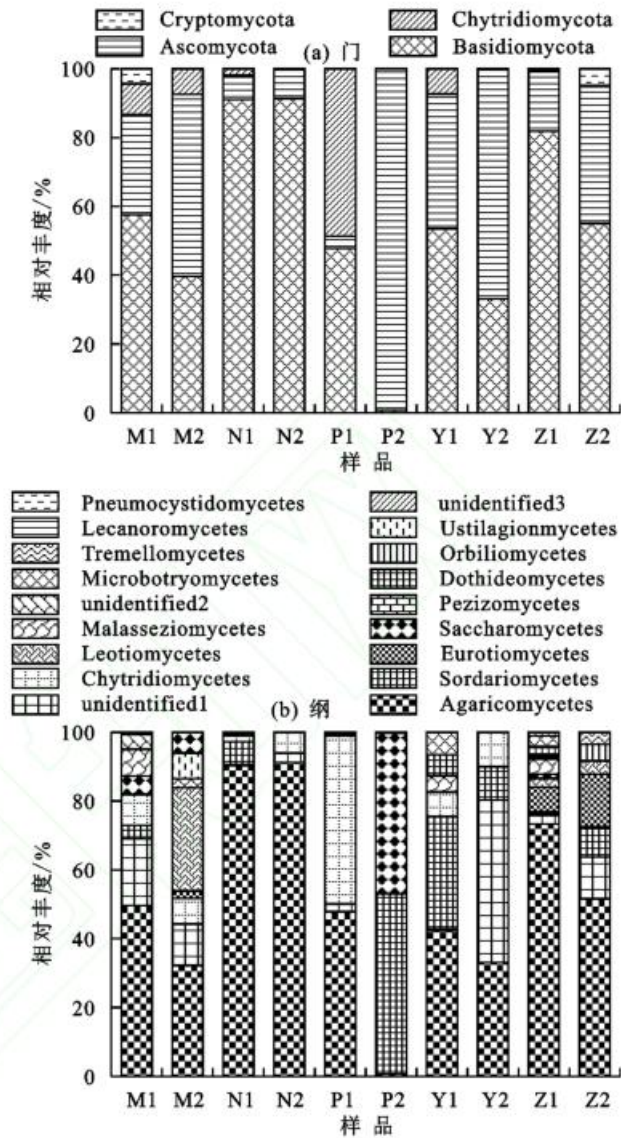
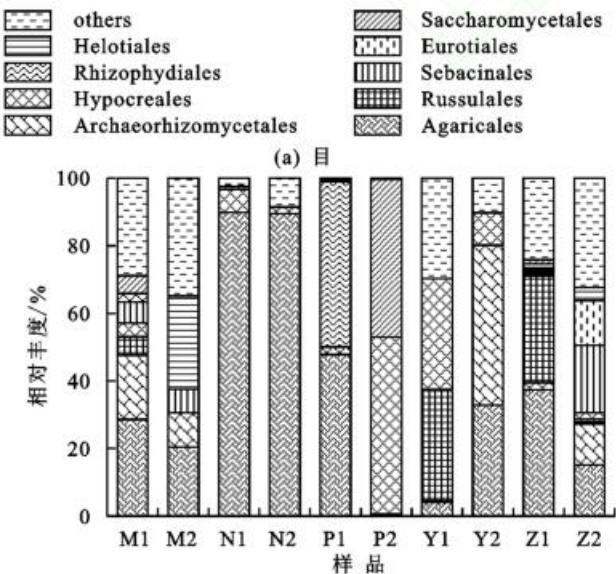


图 4 目和科水平下真菌群落相对丰度

图 3 门和纲水平下真菌群落相对丰度

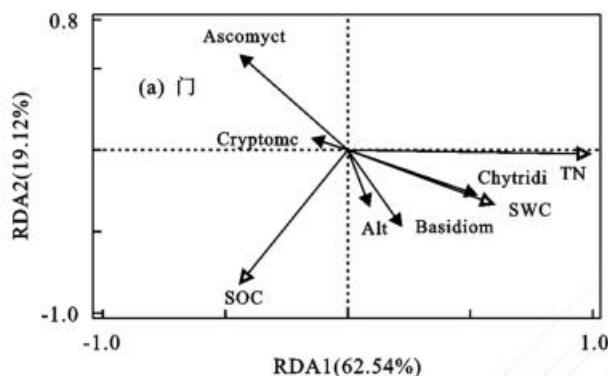
在科分类水平上共检测到74个真菌科(图4),其中担子菌门下30个,子囊菌门下34个,壶菌门下9个,隐真菌门下1个。相对丰度最高的5个优势科

分别为口蘑科(Tricholomataceae)、古根菌科(Archaeorhizomycetaceae)、蜡伞科(Hygrophoraceae)、红蘑科(Russulaceae)和丝盖伞科(Inocybaceae)。但

不同优势真菌科空间分布存在高度差异,口蘑科主要分布在雪山杜鹃样区,其次为川滇高山栎样区,其他样区含量很少或未发现。在属(Genus)分类水平下,共检测到真菌属 93 个,其中子囊菌门检测到 41 个属,担子菌门下 39 个属,壶菌门 11 个属,隐真菌门下 2 个属。相对丰度最高的前 5 个优势属分别为古根菌属(*Archaeorhizomyces*),口蘑科下的未知菌属(*Richolomataceae_unidentified*),蜡伞属(*Hygrophorus*),丝盖伞属(*Inocybe*)和侧耳属(*Pleurotus*)。

2.3 环境因子对土壤真菌群落的影响

将真菌群落在门和纲(图 5)水平主要种群相对丰度与土壤有机碳(SOC)、海拔高度(Alt)、土壤含水量



(SWC)、全氮(TN)等主要因子进行冗余分析(RDA),结果表明,海拔高度、有机碳、含水量以及土壤全氮均对真菌群落组成产生影响。在门水平上第 1 轴序(RDA-1)对所有环境因子的解释率为 62.54%,第 2 轴序(RDA-2)解释全部变量的 19.12%,共同解释土壤真菌门构成的 81.66%,在考察的 4 组变量中土壤有机碳和全氮射线最长,说明其对真菌群落组成产生的影响较大。在纲分类水平下,第 1 轴序和第 2 轴序分别解释全部变量的 59.90%和 17.83%,共解释土壤真菌纲构成差异的 77.73%,尚有 22.27%不能得到解释。土壤有机碳、全氮和含水量对真菌群落在纲水平上的组成差异产生较大的影响,而海拔高度的影响相对较小。

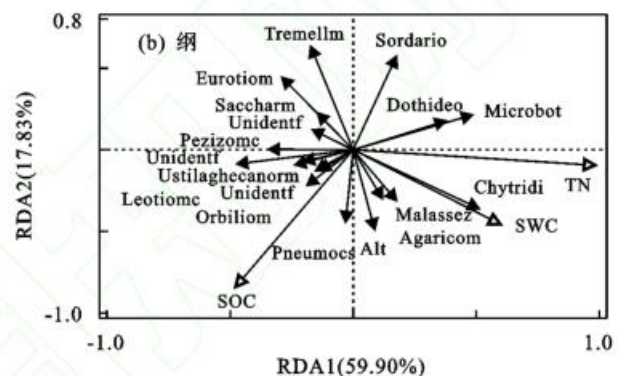


图 5 真菌群落组成与土壤环境因子冗余分析

3 讨论

3.1 不同海拔高度土壤可培养微生物分布特征

不同海拔高度 0—5, 5—10 cm 土层土壤可培养微生物表现为细菌>放线菌>真菌,即真菌占比最小,这与刘旻霞等^[20]在黄土高原人工林上的研究结果相一致。马进鹏等^[21]采用磷酸脂肪酸法对贺兰山东坡不同海拔土壤微生物的分析结果亦表明,细菌群体数量最大,其次是真菌和放线菌。但本研究中,土壤放线菌数量远高于真菌,这与韦玮等^[22]在贵州一二代马尾松林上的研究结果不一致,可能是与该区域土壤、植被条件等有关。有研究^[23]表明,在基质低 N:P 的 N 营养限制时,细菌具有更高的丰度,而在高 N:P 的磷营养限制时,真菌则更为重要,即分解者可利用养分 N:P 是决定微生物群落中真菌和细菌相对丰度的重要因素。本研究区土壤养分供应表现出明显的 N 营养限制型^[24-25],可能引起土壤细菌数量极显著高于真菌。

土壤微生物的分布除受海拔高度影响外,还受植被类型、土壤等异质性的影响而呈现不同的研究结果。在建种植被分布较为一致的不同海拔高度(1 020~1 770 m)上,土壤总微生物及各类群数量均未表现出明显的海拔变化特征,而主要受土壤含水

量、有机碳、全氮含量等的影响^[26]。本研究发现,在不同海拔高度上,仅真菌表现出明显的海拔高度分异,随着海拔高度的升高而降低,而细菌和放线菌可能主要受植被类型、土壤性质等因素的影响。3 种可培养微生物总数表现为低海拔区的川滇高山栎阔叶林最高,这可能是由于色季拉山植被枯落物 C:N 随海拔高度增加而下降^[27],在川滇高山栎样区枯落物 C:N(29.97)^[24]接近微生物所需要的 C:N(25:1)及良好的温度和含水量条件,为微生物提供更为适宜的营养物质,提高土壤微生物数量和丰富度。

3.2 土壤真菌分布特征与主要影响因素

真菌群落结构和丰度随碳源的变化而改变^[28],不同植被类型条件下枯落物和土壤中碳源及营养物质含量差异导致真菌群落构成的变化。周晨霓等^[29]研究了色季拉山海拔 3 613~4 367 m 区域不同植被条件下土壤总有机碳、活性有机碳占比等均随海拔高度的升高而升高,这将直接影响土壤微生物基质质量,使土壤微生物群落产生空间变异。本研究中,色季拉山研究区的海拔高度上,共检测到 4 个真菌门,以担子菌和子囊菌为优势菌门,这与其他研究者在大兴安岭典型森林^[30]、黄山不同海拔高度土壤^[29]及青藏高原草原^[15]等气候带和生态系统上的研究结果一致。在黄山海拔 926~1 800 m 不同高度土壤担

子菌和子囊菌门相对丰度分别为 7.30%~90.71% 和 4.69%~53.07%^[31], 青藏高原高寒草地担子菌占比达到 60%^[15]。本研究中, 在真菌纲分类水平下, 担子菌门下伞菌纲相对丰度最高, 这与 Siles 等^[11] 在意大利阿尔卑斯山脉 2 个不同高寒森林生态系统上的研究结果相一致。在大的空间尺度上, 土壤真菌多样性受年均气温的影响显著^[32], 在温暖的气候带, 土壤真菌多样性更高, 年均气温平均增加 1℃, 真菌增加 4.7~11.3 个类群^[33]。本研究中, 色季拉山样区仅检测到 4 个真菌门, 远低于满百膺等^[31] 在黄山的研究结果(13 个), 亦低于青海高原海拔 2 300~4 000 m 西北小柴土 8 个真菌门的结果^[34], 可能与该区域年均气温、降水量及微生物生活基质等有关。

在小空间尺度上, 土壤真菌构成可能更多地受土壤物质构成和植被类型等因素的综合影响。本研究中, 土壤有机碳、全氮是真菌分布差异的关键影响因素, 其次是土壤含水量, 而海拔高度的影响最小。在大兴安岭森林生态系统研究^[30] 结果表明, 真菌群落结构与土壤含水量、总氮、总磷显著正相关, 且与总氮的相关性最强。但在本研究中, 考察的土壤变量相对较少, 在一定程度上限制对土壤真菌空间分布机制的理解。如本研究中未考虑 pH 对土壤真菌构成的影响, 而在大量的研究结果中表明, 土壤 pH 是土壤微生物区系构成、代谢活性及功能多样性的首要影响因素^[35] 或主要影响因素^[31,36]。在青藏高原不同海拔高度草地上的研究^[37] 结果表明, 土壤 pH、温度、NH₄⁺-N 和植被多样性解释了微生物种群变化的 81.4%。年均降水量、土壤 pH 和有机质是土壤真菌群落组成的主要影响因素, 可分别解释真菌构成差异的 20.9%, 15.9% 和 10.4%^[38]。这些结果表明, 在色季拉山生态区土壤微生物分布研究中, 应加强土壤微环境及土壤 pH、碳、氮、磷等要素对微生物综合影响的研究, 以更好地揭示该区域土壤微生物空间分布的关键机制。

4 结论

(1) 西藏东南部色季拉山不同海拔高度土壤可培养微生物数量表现为细菌>放线菌>真菌, 细菌数量占绝对优势, 可能与该区域土壤处于 N 限制营养型有关, 真菌在不同海拔高度上具有规律性的变化, 但细菌和放线菌未表现出明显的变化规律。

(2) 不同海拔高度土壤优势真菌门为担子菌门和子囊菌门, 纲分类水平上担子菌门下的伞菌纲相对丰度最高。低海拔区的川滇高山栎林和高海拔区的高寒草地具有高的真菌群落丰度和多样性。

(3) 冗余分析结果显示, 土壤有机碳、全氮是影响真菌分布的主要因素, 海拔高度的影响相对较小。这表明由海拔高度决定的土壤性质可能是影响土壤真菌空间分布的关键因素, 未来在青藏高原不同海拔高度土壤真菌分布特征的研究应结合土壤和植被类型进行。

参考文献:

- [1] Bardgett R, Freeman C, Ostle N. Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks [J]. *The ISME Journal*, 2008, 2(8): 805-814.
- [2] Li Z L, Tian D S, Wang B X, et al. Microbes drive global soil nitrogen mineralization and availability [J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(3): 1078-1088.
- [3] 姚宝辉, 王缠, 张倩, 等. 甘南高寒草甸退化过程中土壤理化性质和微生物数量动态变化 [J]. *水土保持学报*, 2019, 33(3): 138-145.
- [4] 周际海, 郜茹茹, 魏倩, 等. 旱地红壤不同土地利用方式对土壤酶活性及微生物多样性的影响差异 [J]. *水土保持学报*, 2020, 34(1): 327-332.
- [5] Delgado-Baquerizo M. Obscure soil microbes and where to find them [J]. *The ISME Journal*, 2019, 13(8): 2120-2124.
- [6] Ren Z, Wang Z M, Wang Y, et al. Soil bacterial communities vary with grassland degradation in the Qinghai Lake watershed [J]. *Plant and Soil*, 2021, 460(1): 541-557.
- [7] 李敏, 郝伟. 大兴安岭 4 个树种根围土壤细菌群落结构 [J]. *生态学杂志*, 2021, 40(7): 2057-2066.
- [8] Hattewold J Z, Helgason B L, Yanni S F, et al. Litter composition has stronger influence on the structure of soil fungal than bacterial communities [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2020, 98: e103190.
- [9] Malik A A, Chowdhury S, Schlager V, et al. Soil fungal: Bacterial ratios are linked to altered carbon cycling [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: e1247.
- [10] Romani A M, Fischer H, Mille-Lindblom C, et al. Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: Differential extracellular enzyme activities [J]. *Ecology*, 2006, 87: 2559-2569.
- [11] Siles J A, Margesin R. Seasonal soil microbial responses are limited to changes in functionality at two alpine forest sites differing in altitude and vegetation [J/OL]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 2204. DOI: 10.1038/s41598-017-02363-2.
- [12] 周焱, 徐宪根, 王丰, 等. 武夷山不同海拔梯度土壤微生物生物量、微生物呼吸及其商值 (qMB, qCO₂) [J]. *生态学杂志*, 2009, 28(2): 265-269.
- [13] 李益, 冯秀秀, 赵发珠, 等. 秦岭太白山不同海拔锐齿栎林土壤微生物群落的变化特征 [J]. *林业科学*, 2021, 57(12): 22-31.

- [14] Yang F, Niu K C, Collins C G, et al. Grazing practices affect the soil microbial community composition in a Tibetan alpine meadow[J]. *Land Degradation and Development*, 2019, 30(1): 49-59.
- [15] Dong L, Li J J, Sun J, et al. Soil degradation influences soil bacterial and fungal community diversity in overgrazed alpine meadows of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): e11538.
- [16] 东主, 李瑛萍, 石玉龙, 等. 色季拉山不同海拔土壤可溶性有机碳与养分分布特征及影响因素研究[J]. *高原农业*, 2019, 3(6): 587-596, 605.
- [17] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [18] 吴金水. 土壤微生物生物量测定方法及其应用[M]. 北京: 气象出版社, 2006.
- [19] Schloss P D, Westcott S L, Ryabin T, et al. Introducing mothur: Open source, platform independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(23): 7537-7541.
- [20] 刘旻霞, 蒋晓轩, 李全弟, 等. 兰州北山不同植被土壤可培养微生物丰度变化特征及影响因素[J]. *中国环境科学*, 2020, 40(6): 2683-2691.
- [21] 马进鹏, 庞丹波, 陈林, 等. 贺兰山东坡不同海拔典型植被带土壤微生物磷脂脂肪酸分析[J]. *生态学报*, 2022, 42(12): 5045-5058.
- [22] 韦玮, 丁贵杰, 陈伟, 等. 一、二代马尾松林土壤微生物数量及酶活性垂直分布特征[J]. *重庆师范大学学报(自然科学版)*, 2017, 34(3): 114-120.
- [23] Güsewell S, Gessner M O. N:P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms[J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 211-219.
- [24] 曹丽花, 尹为玲, 刘合满, 等. 西藏东南部色季拉山主要类型森林叶片和枯落物养分含量特征[J]. *生态学报*, 2019, 39(11): 4029-4038.
- [25] 杨红, 柳文杰, 刘合满, 等. 高寒森林植物叶片—枯落物—土壤养分含量及化学计量特征[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2021, 47(5): 607-618.
- [26] 张地, 张育新, 曲来叶, 等. 海拔对辽东栎林地土壤微生物群落的影响[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(8): 2041-2048.
- [27] Xu M, Li X L, Cai X B, et al. Soil microbial community structure and activity along a montane elevational gradient on the Tibetan Plateau[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2014, 64: 6-14.
- [28] Hanson C A, Allison S D, Bradford M A, et al. Fungal taxa target different carbon sources in forest soil[J]. *Ecosystems*, 2008, 11(7): 1157-1167.
- [29] 周晨霓, 马和平. 西藏色季拉山典型植被类型土壤活性有机碳分布特征[J]. *土壤学报*, 2013, 50(6): 1246-1251.
- [30] 姜雪薇, 马大龙, 臧淑英, 等. 高通量测序分析大兴安岭典型森林土壤细菌和真菌群落特征[J]. *微生物学报*, 2021, 48(4): 1093-1105.
- [31] 满百膺, 向兴, 罗洋, 等. 黄山典型植被类型土壤真菌群落特征及其影响因素[J]. *菌物学报*, 2021, 40(10): 2735-2751.
- [32] Shi L L, Mortimer P E, Slik J W F, et al. Variation in forest soil fungal diversity along a latitudinal gradient[J]. *Fungal Diversity*, 2014, 64(1): 305-315.
- [33] Newsham K K, Hopkins D W, Carvalhais L C C, et al. Relationship between soil fungal diversity and temperature in the maritime Antarctic[J]. *Nature Climate Change*, 2016, 6(2): 182-186.
- [34] 向前胜, 张登山, 孙奎, 等. 高寒地区不同海拔梯度西北小檗生境土壤微生物群落结构及多样性分析[J]. *西北植物学报*, 2021, 41(6): 1036-1050.
- [35] Liu J, Liu M, Wu M, et al. Soil pH rather than nutrients drive changes in microbial community following long-term fertilization in acidic Ultisols of southern China[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2018, 18: 1853-1864.
- [36] Zhalnina K, Dias R, de Quadros P D, et al. Soil pH determines microbial diversity and composition in the park grass experiment[J]. *Microbial Ecology*, 2015, 69(2): 395-406.
- [37] Yang Y F, Gao Y, Wang S P, et al. The microbial gene diversity along an elevation gradient of the Tibetan grassland[J]. *The ISME Journal*, 2014, 8(2): 430-440.
- [38] Zeng Q C, Liu Y, Xiao L, et al. Climate and soil properties regulate soil fungal communities on the loess plateau[J]. *Pedobiologia*, 2020, 81/82: e150668.