

DOI:10.11686/cyxb2025036

http://cyxb.magtech.com.cn

陶惠贇, 杨闰艳, 李延灿, 等. 黄河源区矮嵩草根际土壤微生物多样性及对环境因子的响应. 草业学报, 2025, 34(12): 16-32.

TAO Hui-yun, YANG Run-yan, LI Yan-can, et al. Diversity of microorganisms in the rhizosphere soil of *Kobresia humilis* and their responses to environmental factors in the source region of the Yellow River. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(12): 16-32.

黄河源区矮嵩草根际土壤微生物多样性 及对环境因子的响应

陶惠贇^{1,2}, 杨闰艳², 李延灿², 刘亚鹏², 祁鹤兴^{2*}

(1. 青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 青海大学, 青海 西宁 810000; 2. 青海大学农牧学院, 青海 西宁 810016)

摘要:为探究不同海拔下矮嵩草根际土壤微生物群落组成特征及其环境因子影响因素,本研究以黄河源区海拔3000~5000 m矮嵩草根际土壤为对象,对其真菌和细菌进行 Illumina MiSeq 测序以及生物信息学分析,研究根际土壤微生物多样性差异、群落结构以及与环境因子之间的关系。结果表明黄河源区5个海拔下的微生物多样性、群落结构与环境因子之间的关系存在较大的差异。不同海拔的根际土壤中,在4027.0 m处的真菌多样性最高,而在4932.1 m处的细菌多样性最高,显示出真菌和细菌对海拔变化的不同响应模式。土壤微生物群落结构随着海拔上升具有不同的变化规律:随着海拔上升真菌群落中油壶菌门的相对丰度逐渐增大,蛙粪霉门只分布在海拔高于4500 m的采样点;细菌群落中随着海拔上升相对丰度逐渐增大的门分别是硝化螺旋菌门、蛭弧菌门、迷踪菌门、RCP2-54和 SAR324_cladeMarine_group_B,随海拔上升相对丰度逐渐下降的是梭杆菌门。除了pH随着海拔的升高而降低,其他土壤理化因子随海拔上升都呈复杂的变化趋势。其中,在海拔4932.1 m处pH、全磷、速效氮、有机质与其余海拔具有显著差异($P < 0.05$);在海拔4027.0 m处全钾、速效磷、速效钾与其余海拔具有显著差异($P < 0.05$)。冗余分析表明,速效钾和海拔是影响真菌群落组成及其多样性的主要因子,而细菌群落受pH、全氮、全磷、速效氮、有机碳和海拔的影响更大,其中pH对细菌群落结构的影响最为显著。本研究通过 Illumina MiSeq 测序技术深入分析不同海拔下的矮嵩草根际土壤微生物多样性、群落结构及其环境影响因素,为黄河源区生态保护提供了土壤微生物层面的理论依据。

关键词:矮嵩草;根际土壤微生物;微生物多样性;环境因子;海拔

Diversity of microorganisms in the rhizosphere soil of *Kobresia humilis* and their responses to environmental factors in the source region of the Yellow River

TAO Hui-yun^{1,2}, YANG Run-yan², LI Yan-can², LIU Ya-peng², QI He-xing^{2*}

1. Qinghai Provincial Key Laboratory for Adaptive Management of Alpine Grasslands Qinghai University, Xining 810000, China; 2. College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining 810016, China

Abstract: In this study, we explored the relationships between environmental factors and microbial diversity/community structure in the rhizosphere soil of *Kobresia humilis*. Rhizosphere soil samples were collected from *K. humilis* growing at sites in the source area of the Yellow River within an altitude range of 3000–5000 m. Environmental factors were recorded at each site, and soil samples were analyzed to determine the composition of the rhizosphere soil microbial community. Illumina MiSeq sequencing and bioinformatics analysis were conducted to

收稿日期:2025-02-13;改回日期:2025-04-15

基金项目:青海省高寒草地适应性管理重点实验室自主课题(2023-GHSYS-ZZ-02)资助。

作者简介:陶惠贇(2002—),女,青海海东人,在读硕士。E-mail: 1919659290@qq.com

*通信作者 Corresponding author. E-mail: qhx390495559@126.com

identify and classify the fungi and bacteria in the rhizosphere soil samples. The results show that the relationships between microbial diversity/community structure and environmental factors differed among five different altitudes in the source region of the Yellow River. Among the rhizosphere soils collected at different altitudes, the soil collected at 4027.0 m had the highest fungal diversity and the soil collected at 4932.1 m had the highest bacterial diversity, indicating that fungi and bacteria showed different responses to altitude. Soil microbial community structure differed with elevation: the abundance of Olpidiomyota in the fungal community increased with elevation, and Basidiobolomycota was only found at sampling sites higher than 4500 m. The taxa Nitrospirota, Bdellovibrionota, Elusimicrobiota, RCP2-54, and SAR324_cladeMarine_group_B showed increased abundance with increasing altitude, whereas the abundance of Fusobacteriota gradually declined with increasing altitude. The soil pH decreased with increasing altitude, but other soil physicochemical factors showed more complex changes with altitude. The pH, total phosphorus, available nitrogen, and organic carbon contents in soil collected at 4932.1 m were significantly different from those in soils collected at other altitudes ($P < 0.05$). The total potassium, available phosphorus, and available potassium contents in soil collected at 4027.0 m were significantly different from those in soils collected at other altitudes ($P < 0.05$). A redundancy analysis showed that available potassium and altitude were important factors affecting the composition and diversity of fungi, while the bacterial community was more strongly affected by pH, total nitrogen, total phosphorus, available nitrogen, organic carbon, and altitude. Among those factors, soil pH had the most significant effect on bacterial community structure. In this study, Illumina MiSeq sequencing technology was used to analyze soil microbial diversity and community structure in the rhizosphere of *K. humilis* at different altitudes, and the effects of environmental factors on the rhizosphere microbial community were determined. The results provide a theoretical basis for ecological protection at the soil microbe level in the source region of the Yellow River.

Key words: *Kobresia humilis*; rhizosphere soil microorganisms; microbial diversity; environmental factors; altitude

青藏高原是世界上面积最大的高原,平均海拔 4000 m,面积约为 250 万 km^2 ,素有“世界屋脊”之称^[1]。作为中国乃至亚洲的生态安全屏障,青藏高原具有极其重要的生态地位。其高寒草地面积约占中国草地面积的 1/3,是我国天然草地的重要组成部分^[2]。高寒草甸和高寒草原是青藏高原两种主要的草地类型,占青藏高原总面积的 60% 以上^[3]。高寒草甸作为青藏高原上最主要的植被形态,构成了我国最广阔、分布最广泛的典型高寒生态系统。它在全球生态安全、水源保持、水土流失防治等方面扮演着重要的角色,是青藏高原生态功能的核心区域。嵩草属(*Kobresia*)是莎草目莎草科植物,为多年生草本,根状茎短、密集丛生、稀匍匐状。世界上约 80% 的嵩草属植物分布在中国,集中分布在青海、四川、云南、西藏,这些植物属于地面芽短根茎植物,可进行营养繁殖,耐放牧践踏,因此在过度放牧的条件下能更好地生长发育,进而成为建群种或优势种^[4]。嵩草属植物种类丰富,其中矮嵩草(*Kobresia humilis*)主要分布于青海东南部、甘南和川西等地^[5-6]。矮嵩草生活能力强,具有耐寒、耐旱、耐辐射及耐贫瘠等优良特性^[7]。矮嵩草草质鲜嫩,品质优良^[8-9],其一年四季均为各类牲畜所喜食,是高寒草甸地区生态和经济价值兼优的牧草^[10]。矮嵩草在长期对寒冷的适应进化和对人为放牧干扰的对抗过程中,形成了低矮化、细绒化等稳定性维持机制,具有较高的系统稳定性和自我调控能力^[11]。

根际是植物、土壤和微生物三者共同作用的特殊生态环境位点,也是物质交换和能量交换的重要场所,其复杂性和独特性对于理解整个生态系统的功能和稳定性具有重要意义^[12]。众多研究表明,植物根部的营养摄取与其周围的微生物活性密切相关。根际土壤微生物能够将无法被植物直接吸收利用的物质转化成能够被植物直接利用的物质,从而大大提高植物根系对于有益元素的吸收和利用^[13-14]。根际土壤微生物的代谢活动对植物生长发育和土壤性质的改变具有多方面的重要作用。一方面,根际土壤微生物的代谢活动能够有效改变土壤的理化性质,提高植物对非生物胁迫的耐受程度^[15];另一方面,根际土壤微生物对植物的生长发育起着关键作用,它们可

分泌生长激素、维生素等多种活性成分促使植物生长发育,并通过促进氮的固定、难溶性磷的溶解来促进植物生长和调节植物免疫力^[16]。植物根系、土壤与微生物之间构成稳定的生态系统。植物根系较为庞大的植物,其土壤微生物生物量也较高^[17]。在土壤微生物类群中,细菌的数量最多,能够有效促进土壤中的有机碳和氮的转化;土壤真菌则能够参与土壤有机质的分解过程,因为真菌的细胞内具有旺盛的酶系统,所以真菌分解有机物的能力较强^[18]。此外,根际土壤微生物对环境变化具有高敏感度,这一特性使其可以作为土壤生态系统的敏感预测指标。因此,探究微生物群落结构变化,对于进一步分析研究整个土壤生态系统的功能和稳定性具有重要意义。

土壤微生物群落结构受到多种环境因子的综合影响,而海拔梯度作为研究生物多样性的重要尺度,为揭示生物多样性分布机制提供了独特视角^[19]。近年来,微生物群落沿海拔梯度的研究是土壤微生物领域的热点话题^[20]。不同研究发现,土壤微生物群落沿海拔梯度的分布格局存在显著差异。徐茂宏^[21]在历山894~2200 m的海拔梯度研究中发现,土壤细菌和真菌群落 α 多样性均呈单调上升格局;王莹等^[12]在元宝山1750~2050 m海拔梯度研究中发现冷杉(*Abies fabri*)根际土壤细菌多样性呈先上升后下降的趋势,而真菌则呈不断下降的趋势。Wang等^[22]在中国云南老君山的研究中发现,土壤细菌群落丰度随海拔增高而上升。这些研究结果表明,土壤微生物沿海拔分布的格局尚未得到统一的定论^[23]。海拔因子极为复杂,其梯度变化会引起生物因素和非生物因素的变化。海拔作为综合性因子驱动着光、温度、水和土壤因子的变化,通过调节微气候、植被类型、土壤理化性质等间接影响土壤微生物变化,最终影响微生物多样性和群落结构^[24]。例如,黄顺满等^[25]在四川巴朗山的研究中发现,土壤pH和土壤有机碳(soil organic carbon)是影响不同海拔土壤细菌群落结构的关键因素,而海拔变化则是影响代谢功能的关键因子;马进鹏等^[26]在贺兰山不同海拔下研究发现海拔是影响土壤微生物分布的重要因素,海拔的变化主要影响了真菌,且与真菌呈正相关关系。这些研究表明,海拔对土壤微生物群落的影响并非单一因素作用的结果,而是多种因素综合作用的体现。

为了更深入地研究海拔等环境因子对土壤微生物群落的影响,Illumina MiSeq测序技术被广泛应用。该技术是研究自然界微生物群落的代表工具之一,具有方便快捷、准确率高、信息覆盖量大等优点,已广泛应用于微生物学研究领域^[27]。利用Illumina MiSeq测序技术能获得较为丰富的土壤真菌、细菌多样性信息^[28],并被用于不同生态环境土壤微生物群落结构及其多样性研究^[29-30]。

目前,针对青海省黄河源区矮嵩草根际土壤微生物的研究相对较少。因此本研究基于Illumina MiSeq测序技术,以青海省5个海拔梯度下的矮嵩草根际土壤为试验材料,从根际土壤环境因子、群落组成分析和多样性分析等角度,揭示不同海拔下微生物多样性的变化特征、群落组成以及与环境因子之间的相关性。本研究旨在明确导致矮嵩草根际土壤中微生物群落变化的主要环境因子,并从微生物组成确定微生物群落对海拔的响应规律。通过深入分析微生物组成与海拔之间的关系,本研究将为海拔等环境因子对矮嵩草根际土壤微生物的影响机制提供理论基础,同时为合理利用和深度挖掘微生物资源提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料采集

本试验样品于2024年7月在青海省东南部黄河源区进行采集,选取高寒草甸区海拔为3208.0、3519.9、4027.0、4511.7、4932.1 m共5个梯度,在相应的海拔选择矮嵩草植被均匀分布的地段,在约为50 m×50 m的样地上采用5点取样法采集矮嵩草根际土壤样品,采样深度0~10 cm,且每两个采样点相距约为20 m,各点样品混合均匀后为1份样品,每个采样点采集3个重复样本。将采集的土壤样品置于无菌袋,编号后保存于车载冰箱(4℃)并及时带回实验室,详细记录采样点信息(经纬度、海拔和植被类型等)(表1)。

1.2 样本理化性质的测定

土壤理化性质的测定方法参考鲍士旦^[31]的《土壤农化分析》。使用重铬酸钾氧化法测定土壤有机质含量(NY/T 1121.6-2006);用全自动凯氏定氮仪(SKD-1100,上海)测定全氮(total nitrogen, TN)含量(NY/T 1121.24-2012);使用NaOH碱熔-钼锑抗分光光度法估算全磷(total phosphorus, TP)含量(NY/T 88-1988);使用NaOH熔融法估算全钾(total potassium, TK)含量(NY/T 87-1988);使用碱解扩散法测定土壤速效氮

表 1 土壤样本信息

Table 1 Basic information of soil sampling sites

采样地点 Sampling site	样本 Sample	经纬度 Longitude and latitude	海拔 Altitude (m)	伴生植物 Companion plants
共和县青海湖国家自然保护区 Qinghai Lake National Nature Reserve in Gonghe County	S ₁	36°33'07.45"N 100°43'48.29"E	3208.0	矮嵩草、芨芨草、鹅绒委陵菜、早熟禾、马蔺、野葱、车前草、藁草、茵陈蒿、毛建草、扁穗冰草、麻花秦艽、达乌里黄芪 <i>K. humilis</i> , <i>Achnatherum splendens</i> , <i>Potentilla anserina</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Iris lactea</i> , <i>Allium chrysanthum</i> , <i>Plantago asiatica</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Artemisia capillaris</i> , <i>Dracocephalum rupestre</i> , <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Gentiana straminea</i> , <i>Astragalus dahuricus</i>
兴海县河卡镇 Heka Town, Xinghai County	S ₂	35°45'45.90"N 99°53'41.52"E	3519.9	矮嵩草、肉果草、垂穗披碱草、鹅绒委陵菜、蒲公英、火绒草、早熟禾、蕨麻、大戟、藁草 <i>K. humilis</i> , <i>Lancea tibetica</i> , <i>Elymus nutans</i> , <i>P. anserina</i> , <i>Taraxacum mongolicum</i> , <i>Leontopodium leontopodioides</i> , <i>P. annua</i> , <i>Argentina anserina</i> , <i>Euphorbia pekinensis</i> , <i>Carex</i> sp.
兴海县子科滩镇 Ziketang Town, Xinghai County	S ₃	35°36'17.56"N 99°32'50.16"E	4027.0	矮嵩草、麻花秦艽、藁草、马尿泡、火绒草、鹅绒委陵菜、忍冬、黄花棘豆、全缘兔耳草、高山大戟、节节草 <i>K. humilis</i> , <i>G. straminea</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Przewalskia tangutica</i> , <i>L. leontopodioides</i> , <i>P. anserina</i> , <i>Lonicera japonica</i> , <i>Oxytropis ochrocephala</i> , <i>Lagotis integra</i> , <i>Euphorbia stracheyi</i> , <i>Equisetum ramosissimum</i>
玛多县玛查理镇 Marcharlie Town, Mardo County	S ₄	34°19'38.89"N 97°55'30.23"E	4511.7	矮嵩草、高山嵩草、早熟禾、银叶火绒草、普式马先蒿、珠牙蓼、麦冬、小丛红景天、棘豆、紫菀、麻花秦艽、苣荬菜、毛茛、马蔺、金露梅 <i>K. humilis</i> , <i>K. pygmaea</i> , <i>P. annua</i> , <i>L. souliei</i> , <i>Pedicularis przewalskii</i> , <i>Polygonum viviparum</i> , <i>Ophiopogon japonicus</i> , <i>Rhodiola dumulosa</i> , <i>Oxytropis</i> sp., <i>Aster tataricus</i> , <i>G. straminea</i> , <i>Sonchus oleraceus</i> , <i>Ranunculus japonicus</i> , <i>I. lactea</i> , <i>Dasiphora fruticosa</i>
巴颜喀拉山 Bayan Har Mountain	S ₅	34°07'55.19"N 97°39'27.49"E	4932.1	矮嵩草、高山嵩草、皱叶娟毛苣、百里香、火绒草、多刺绿绒蒿、紫苑、麻花秦艽、委陵菜、毡毛雪莲、点地梅、香青、水母雪兔子、爪瓣虎耳草、高山龙胆 <i>K. humilis</i> , <i>K. pygmaea</i> , <i>Sorozeris hookeriana</i> , <i>Thymus mongolicus</i> , <i>L. leontopodioides</i> , <i>Meconopsis horridula</i> , <i>A. tataricus</i> , <i>G. straminea</i> , <i>Potentilla</i> sp., <i>Saussurea velutina</i> , <i>Androsace umbellata</i> , <i>Anaphalis sinica</i> , <i>Saussurea medusa</i> , <i>Saxifraga unguiculata</i> , <i>Gentiana algida</i>

(available nitrogen, AN)含量(LY/T 1228-2015);使用分光光度计(T6新世纪,北京)测定土壤速效磷(available phosphorus, AP)含量(NY/T 1121.7-2014);使用乙酸铵提取法测定土壤速效钾(available potassium, AK)含量(NY/T 889-2004)。使用pH计(PHS-3E,上海)以1:2.5(w:v)土水比测定土壤pH(HJ 962-2018土壤pH值的测定:电位法)。

1.3 DNA提取和PCR扩增

使用E. Z. N. A. 土壤DNA试剂盒提取15个样品的微生物群落基因组DNA。DNA提取液在1%琼脂糖凝胶上检测;采用NanoDrop 2000紫外-可见分光光度计(NanoDrop 2000/2000c)测定DNA浓度和纯度。利用引物对338F(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')和806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')扩增细菌16S rRNA基因的高变区V3-V4,而内部转录间隔区1(ITS1)用引物对ITS1F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和ITS2R(5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')扩增检测。16S rRNA基因和ITS1基因的PCR扩增过程为:95℃初始变性3 min,95℃变性30 s,55℃退火30 s,72℃延伸45 s,72℃单次延伸10 min,4℃结束27个循环。5×TransStart FastPfu缓冲液4 μL,2.5 mmol·L⁻¹ dNTPs 2 μL,正向引物(5 μmol·L⁻¹)0.8 μL,反向引物(5 μmol·L⁻¹)0.8 μL,TransStart FastPfu DNA聚合酶0.4 μL,模板DNA 10 ng,最后加无菌水至20 μL,所有PCR反应均为3次重复。PCR产物从2%琼脂糖凝胶中提取,使用AxyPrep DNA凝胶提取试剂盒进行纯化,并使用Quantus荧光仪(TBS-380,美国)进行定量。

1.4 Illumina MiSeq 测序

纯化的扩增子在 Illumina MiSeq PE 300 平台上按美吉生物医药科技有限公司(上海,中国)的标准方案进行等摩尔和配对端测序。所有的原始 reads 被存入 NCBI Sequence Read Archive(SRA)数据库。原始数据上传至 NCBI SRA 数据库,登录号为 PRJNA1212722。

1.5 测序数据的处理

将原始的 16S rRNA 和 ITS1 基因测序 reads 进行多路分解,使用 fastp^[32] 进行质量过滤,并使用 FLASH^[33] 版本 1.2.7 进行合并,标准如下:1)在 50 bp 滑动窗口内截断平均质量评分小于 20 的任何位点的 300 bp reads,并且丢弃短于 50 bp 的截断 reads,包含模糊字符的 reads 也被丢弃。2)只有长度大于 10 bp 的 reads 才按照重叠序列进行组装;重叠区最大错配比为 0.2;并且丢弃不能组装的 reads;3)根据条形码和引物区分样本调整序列方向;引物匹配时采用精确的条形码匹配沿着两个核苷酸错配。

使用 UPARSE^[34] 对具有 97% 相似性截止值的操作分类单位(operational taxonomic units, OTU)进行聚类,并鉴定和去除嵌合序列。通过 RDA Classifier^[35] 针对 16S rRNA 数据库 Silva v138 分析每个代表性 OTU 序列的分类,并通过 UNITE 针对 ITS 数据库对比,置信度阈值为 0.7。通过 Mothur^[36] 软件将所有样本稀释至相同的测序深度 24449(16S rRNA)和 21345(ITS1)测序后,在该 OTU 水平下计算丰富度和多样性指数,包括 Chao 指数、ACE 指数、香农指数和辛普森指数,占比小于 0.01% 的分类群归为其他。

1.6 统计分析

使用 Microsoft Excel 2016 对获得的试验数据进行初步处理。采用 IBM SPSS Statistics V24.0 通过单因素方差分析对多个样品的数据进行差异显著性检验,然后利用 Student-Newman-Keuls 检验来分析不同样品之间的定量方差。采用线性判别分析(linear discriminant analysis, LDA)结合效应测量(linear discriminant analysis effect size, LEfSe 分析)^[37] ($LDA > 2, P < 0.05$) 来寻找组件具有统计学差异的生物标志物。采用主成分分析(principal components analysis, PCA)来评估样本间微生物群落结构的相似性。采用冗余分析(redundancy analysis, RDA)^[38] 评估土壤理化指标对真菌与细菌属水平群落结构的影响。

2 结果与分析

2.1 不同海拔下矮嵩草根际土壤 OTU 分类

根据 97% 相似度对抽平后的序列进行属水平 OTU 聚类分析(图 1), S_1 、 S_2 、 S_3 、 S_4 、 S_5 五个分组共 15 个土壤样本,总共得到 620 个真菌 OTU 和 913 个细菌 OTU。5 组土壤样品含有的真菌 OTU 分别为 267、297、343、227、264;共有的真菌 OTU 为 62 个,占真菌 OTU 总数的 10%。其中 S_1 、 S_2 、 S_3 、 S_4 、 S_5 中特有的真菌 OTU 分别为 53、41、64、34、51,其中 S_3 中特有的真菌 OTU 数目最多, S_4 中特有的真菌 OTU 数目最少(图 1a)。5 组土壤样品中含有的细菌 OTU 分别为 534、515、549、640、565;共有的细菌 OTU 为 324 个,占细菌 OTU 总数的 35%。其中 S_1 、 S_2 、 S_3 、 S_4 、 S_5 中特有的细菌 OTU 分别为 32、29、27、114、52,其中 S_4 中特有的细菌 OTU 数目最多, S_3 中特有的细菌 OTU 数目最少(图 1b)。

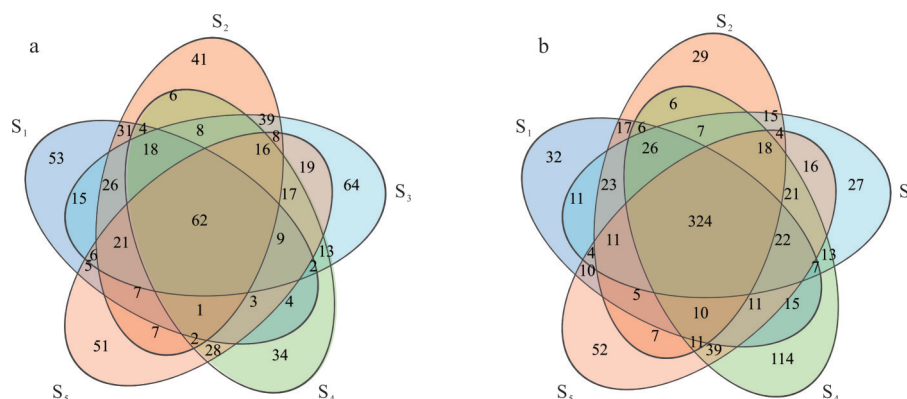


图 1 不同海拔下矮嵩草根际土壤真菌(a)和细菌(b)韦恩图

Fig. 1 The Venn diagram of rhizosphere soil fungi (a) and bacteria (b) of *K. humilis* at different altitudes

2.2 不同海拔下矮嵩草根际土壤微生物群落 α 多样性分析

土壤真菌与细菌 OTU 水平的稀释曲线均逐渐上升并达到平缓,说明本研究的测序量和测序深度达标,解释不同海拔下矮嵩草土壤根际微生物群落结构和多样性的效果良好(图 2)。

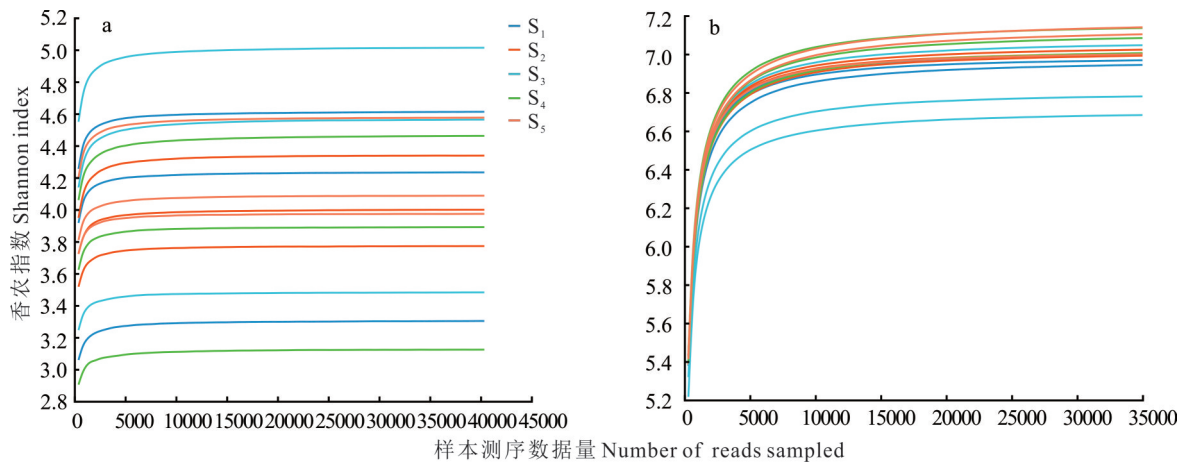


图 2 不同海拔下土壤微生物真菌(a)和细菌(b)稀释曲线

Fig. 2 Dilution curves of rhizosphere soil fungi (a) and bacteria (b) at different altitudes

对 5 组根际土壤样本进行 α 多样性分析(表 2),表中数据为 3 组重复样本的均值,显示真菌和细菌覆盖率都在 99% 以上,表明测序数据的合理性和真实性。在真菌群落中 Shannon 指数随海拔升高有显著变化($P < 0.05$),其余指数变化不显著;在海拔 4932.1 m (S_5)处,Shannon 指数显著高于海拔 3208.0 (S_1)、3519.9 (S_2)和 4027.0 (S_3) m 处。总体来看,海拔对真菌群落的多样性具有显著影响。在细菌群落中,ACE、Chao 指数在海拔 4932.1 m 处显著高于其余海拔(除 S_4 , $P < 0.05$);Shannon 指数在海拔 4511.7 和 4932.1 m 处显著高于 4027.0 m。这些现象表明,海拔对细菌群落的丰富度和多样性均有显著影响。

表 2 不同海拔下根际土壤微生物多样性指数

Table 2 Microbial diversity index of rhizosphere soil at different altitudes

样本 Sample	覆盖率 Coverage (%)		ACE 指数 ACE index		Chao 指数 Chao index	
	真菌 Fungi	细菌 Bacteria	真菌 Fungi	细菌 Bacteria	真菌 Fungi	细菌 Bacteria
S_1	99.9	99.8	394.75±68.78a	2039.85±177.98b	394.03±67.96a	2031.69±170.98b
S_2	99.9	99.8	394.84±97.25a	2054.87±87.36b	394.92±96.38a	2048.15±85.42b
S_3	99.8	99.8	593.65±257.14a	2045.45±154.06b	598.38±264.57a	2033.58±149.47b
S_4	99.9	99.6	442.21±257.34a	2425.17±149.60ab	443.86±260.80a	2408.45±143.85ab
S_5	99.9	99.3	380.50±86.68a	2617.63±541.12a	379.89±86.65a	2586.61±519.20a
样本 Sample	香农指数 Shannon index		辛普森指数 Simpson index			
	真菌 Fungi	细菌 Bacteria	真菌 Fungi	细菌 Bacteria		
S_1	4.05±0.67b	6.97±0.03ab	0.07±0.06a	0.002±0.0007a		
S_2	4.04±0.29b	7.01±0.02ab	0.06±0.03a	0.002±0.0005a		
S_3	4.35±0.79b	6.84±0.19b	0.05±0.04a	0.004±0.0029a		
S_4	3.83±0.67ab	7.07±0.07a	0.07±0.05a	0.002±0.0002a		
S_5	4.21±0.32a	7.08±0.07a	0.03±0.01a	0.002±0.0001a		

注:每个处理的 3 个重复以平均值±标准差来表示,同列数据不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Note: The three replicates of each treatment were expressed as the mean value±standard deviation. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$). 下同 The same below.

2.3 不同海拔下根际土壤样本真菌和细菌的 β 多样性分析

通过对不同海拔下根际土壤样本真菌和细菌属水平上的 β 多样性进行分析,由真菌 OTU 散点图可知(图 3a),第一主坐标和第二主坐标贡献率分别是 12.02% 和 11.36%, S_1 和 S_2 的 3 个样本相距较近,代表 S_1 和 S_2 的真菌 OTU 相似性较高,表明离散程度集中,多样性较低; S_3 、 S_4 、 S_5 组的 3 个样本与 S_1 、 S_2 相距较远,且无交接,离散程度低,多样性都较高,说明这 3 组的真菌 OTU 较前两组有显著差异。分析细菌 OTU 散点图可知(图 3b),第一主坐标和第二主坐标的贡献率分别是 20.24% 和 13.62%,其中 S_1 、 S_2 、 S_3 组的 3 个样本相距较近,表明离散程度集中,多样性较低,综合来说这 3 组的细菌 OTU 相似性较高;而 S_4 和 S_5 均相距较远,且无交接,离散程度低,说明 S_4 和 S_5 的多样性较高,且与其他 3 组有显著差异。综合对比,真菌水平上,海拔为 3208.0 和 3519.0 m 的矮嵩草根际土壤中的多样性较低,在海拔高于 3500 m 后,多样性升高;细菌水平上,海拔低于 4000 m 时,矮嵩草根际土壤中的多样性较低,在海拔高于 4000 m 后,多样性升高。所以,海拔是影响土壤微生物 β 多样性的一个重要因素。

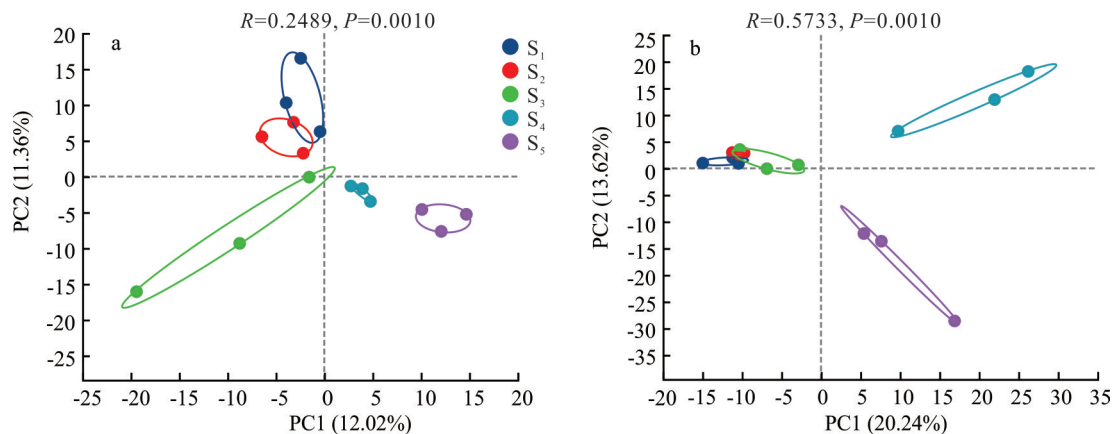


图 3 不同海拔下根际土壤真菌(a)和细菌(b) OTU 分布

Fig. 3 Scatter plot of rhizosphere soil fungi (a) and bacterial (b) OTU distribution at different altitudes

2.4 不同海拔下根际土壤样品微生物群落结构差异性

通过对 5 组不同海拔下根际土壤样品的真菌群落组成进行分析(图 4),发现在门分类水平上,真菌群落中共有 15 个门。其中有 3 个相对丰度占比高于 5% 的门,分别是子囊菌门、担子菌门、被孢菌门,在土壤真菌群落结构中占主导地位;油壶菌门、壶菌门、球囊菌门、罗兹菌门、捕虫霉门、蛙粪霉门、单毛壶菌门、滑壶菌门、梳霉门、毛霉菌门、根肿黑粉菌门为占比较低的门类;子囊菌门相对丰度随海拔上升呈先减少后增大的趋势,被孢菌门和担子菌门随海拔上升呈先增大后减小的趋势,被孢菌门在 S_2 最大,担子菌门在 S_4 最大,壶菌门也在 S_4 最大,且随海拔上升呈先减小后增大再减小的变化趋势,球囊菌门在 S_5 最大,随海拔上升呈有规律的波动变化。蛙粪霉门只分布在海拔高于 4500 m 的采样点。在目的分类水平上,共有 30 个目,优势目分别是格孢菌目、被孢霉目、柔膜菌目、肉座菌目、刺盾负目、寡囊盘目、毛孢菌目、粪壳菌目、毛筒壳目、伞菌目、革菌目。其中,随海拔上升相对丰度增加的目是多孢囊霉目、蛙粪霉目;随海拔上升相对丰度下降的目是小丛壳和黑粉菌目。在属的分类水平上,共有 30 个属,其中优势属分别是被孢霉属(*Mortierella*)、Fungi_phy_Incertae_sedis、卵圆假散囊菌属(*Pseudeurotium*)、烧瓶状霉属(*Lecythophora*)、寡囊盘菌属(*Thelebolus*)、锥毛壳属(*Coniochaeta*)、*Knufia*、*Fusicolla*、*Leptodophora*、*Titaea*、*Alpinaria*、丝盖伞属(*Inocybe*)、随海拔上升相对丰度增加的属有 *Leptodophora*、油壶菌目属分类未定(*Olpidiaceae_gen_Incertae_sedis*)、*Apodus*;随海拔上升相对丰度减少的属有 *Stanjemonium*、黄囊伞属、*Chaetosphaeronema*、*Limonomyces*、乳突赤壳属(*Thelonectria*)、丝状丝孢酵母属(*Filobasidium*)和黑粉菌属(*Ustilago*)。

通过对 5 组不同海拔下根际土壤样品的细菌群落组成进行分析(图 5),发现在门的分类水平上,细菌中共有 30 个门,其中有 5 个相对丰度占比高于 5% 的优势门,分别是放线菌门、变形菌门、酸杆菌门、绿弯菌门和拟杆菌

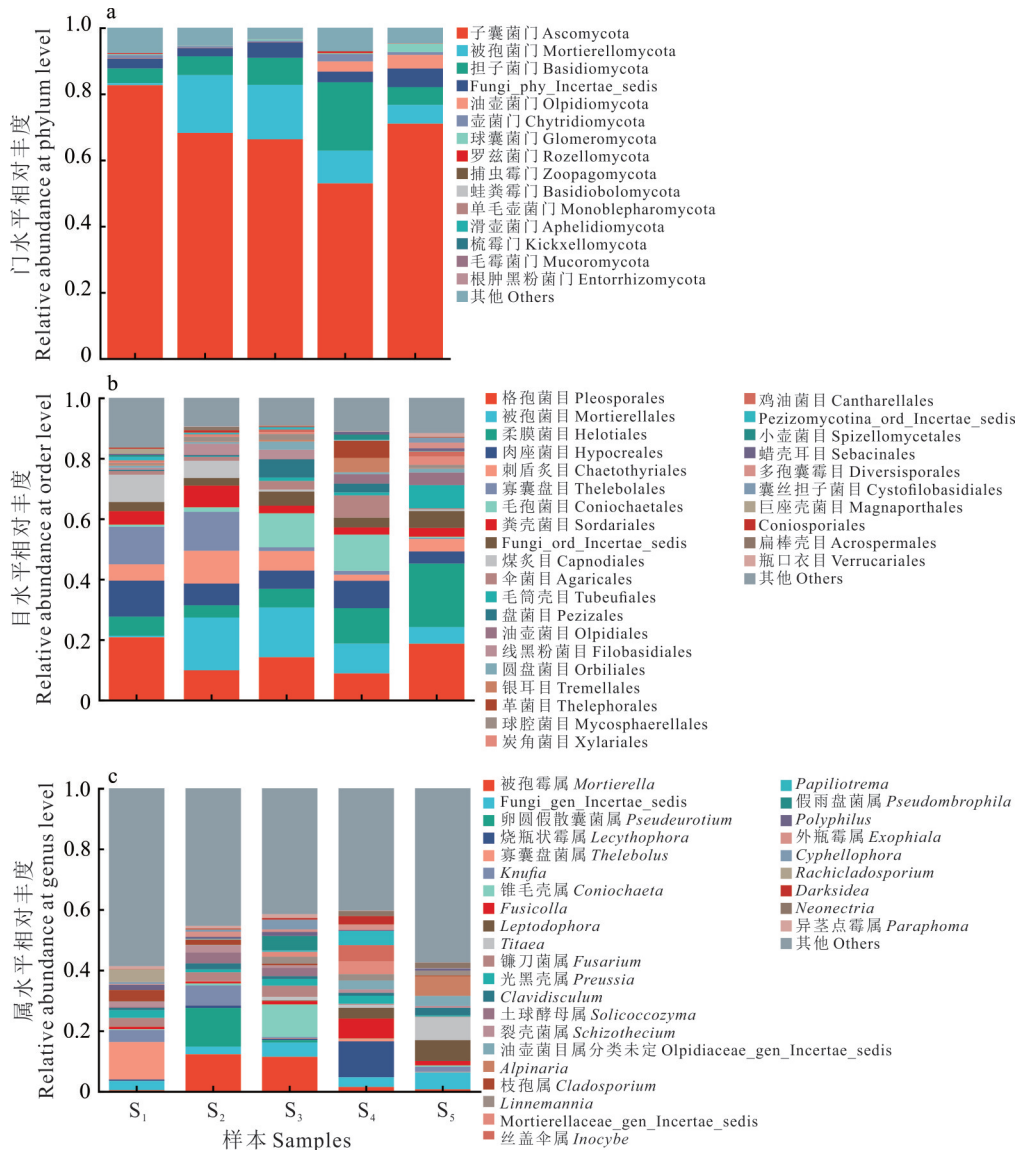


图 4 不同海拔下门、目、属水平上的根际土壤真菌群落相对丰度分布

Fig. 4 Abundance distribution of rhizosphere soil fungal community at phylum, order and genus levels under different altitudes

门,随海拔上升相对丰度逐渐增大的门分别是硝化螺旋菌门、蛭弧菌门、迷踪菌门、RCP2-54 和 SAR324_cladeMarine_group_B,随海拔上升逐渐下降的门是绿弯菌门。在目的分类水平上共有 30 个目,其中 5 个优势目分别是根瘤菌目、Vicinamibacterales、伯克氏菌目、土壤红杆菌目和热微菌目,随海拔上升相对丰度逐渐增大的目有 IMCC26256、硝化螺旋菌目、O_norank_P_RCPC_54、土壤红杆菌目、RBG-13549、0319-6G20、多角菌纲目未分类(O_unclassified_C_polyangia)和 Subgroup_2;随海拔上升相对丰度逐渐下降的目有鞘脂单胞菌目、芽孢杆菌目、链霉菌目(Streptomycetales)、0319-7L14、绿弯菌目未分类。在属的分类水平上,共有 30 个属,5 个优势属分别是 norank_o_Vicinamibacterales、norank_f_JG30-KF-CM45、RB41、norank_f_Vicinamibacteraceae 和红色杆菌属(*Rubrobacter*),随海拔上升相对丰度逐渐增大的属有嗜盐囊菌属和硝化螺旋菌属;随海拔上升相对丰度逐渐下降的属是链霉菌属、芽孢杆菌属、*Terrimonas* 和 *Vicinamibacter*。

2.5 不同海拔下根际土壤样品真菌和细菌 LEfSe 物种差异性分析

真菌群落的 LDA 分析(图 6)表明,在目分类学水平上煤炱目、线黑粉菌目、盘菌目分别对 S₁、S₂、S₃ 的差异影响最大,毛筒壳目对 S₅ 的差异影响最大;在属分类学水平上,芽孢杆菌属对 S₁ 的影响较大,*Knufia* 对 S₂ 的影响最大,锥毛壳属对 S₃ 的影响最大,*Tिताea* 属对 S₅ 的影响最大。细菌群落的 LDA 分析显示,在目分类学水平上,芽孢

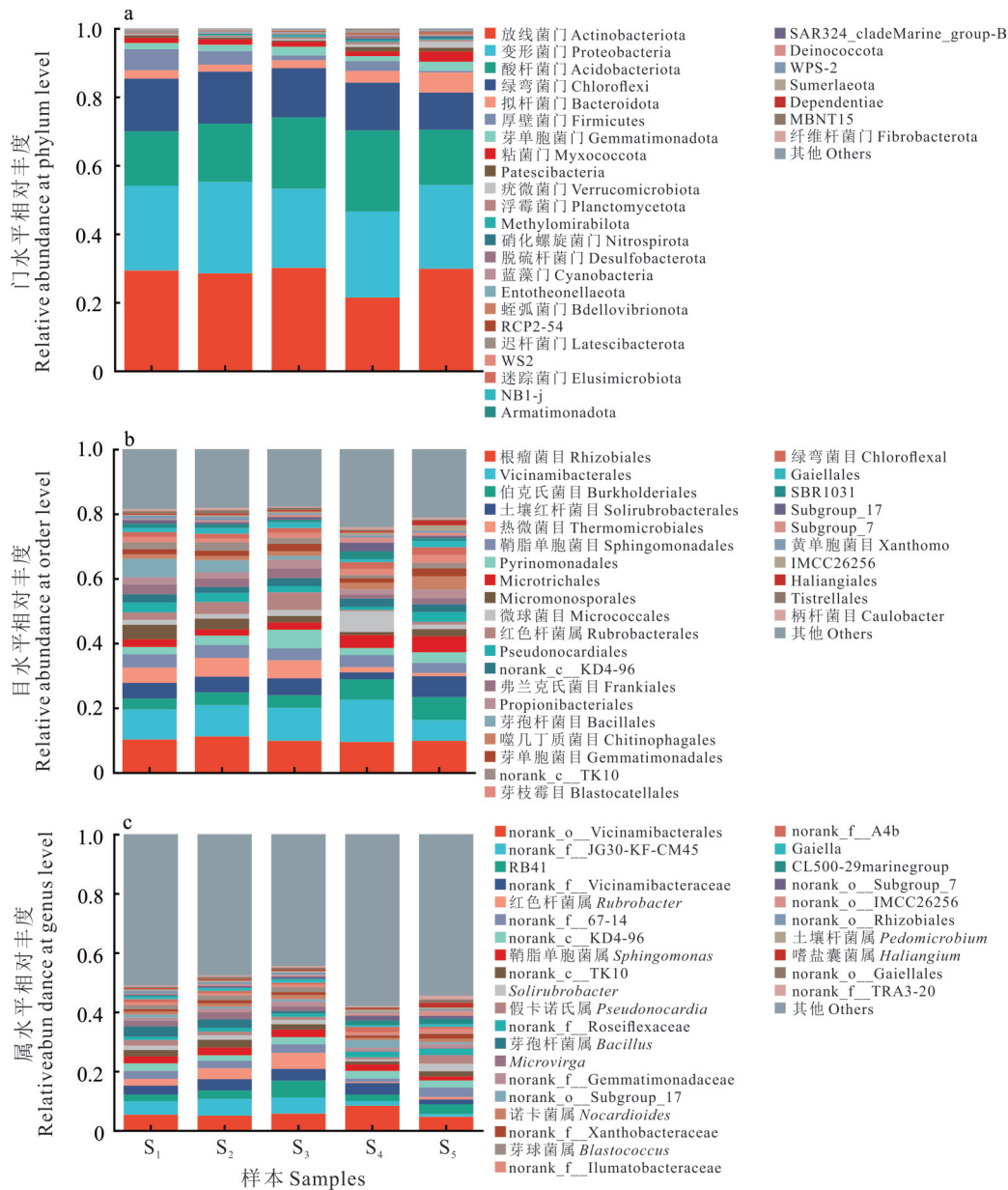


图5 不同海拔下门、目、属水平上的根际土壤细菌群落相对丰度分布

Fig. 5 Abundance distribution of rhizosphere soil bacterial community at phylum, order and genus levels under different altitudes

杆菌目、热微菌目、红杆菌目、Vicinamibacterales 和伯克氏菌目分别对 S₁、S₂、S₃、S₄ 和 S₅ 的差异影响最大；在属分类学水平上，芽孢杆菌属对 S₁ 的影响最大，g_norank_f_JG30-KF-CM45 对 S₂ 的影响最大，丝杆菌属对 S₃ 的影响最大，g_norank_o_Subgroup_17 对 S₄ 的影响较大（图 6），假诺卡氏菌属和土壤红色杆菌属对 S₅ 的影响较大，这些结果揭示了不同海拔下根际土壤样品中真菌和细菌群落的关键分类群，它们对样品间差异的贡献较大。

2.6 不同海拔下根际土壤样本环境因子与微生物群落相关性分析

2.6.1 不同海拔下根际土壤样本环境因子的变化

对不同海拔下 5 组根际土壤样本理化因子进行测定（表 3）。经分析发现，随着海拔的升高，pH 的变化范围较大，为 6.71~8.01，其中 S₁~S₄ 的根际土壤呈碱性，S₅ 的土壤呈中性，且与其余海拔下 pH 具有显著差异 ($P < 0.05$)。5 个不同海拔下矮嵩草根际土壤全氮、全磷、速效氮和有机质含量在海拔为 4932.1 m 时显著高于其余 4 个海拔 ($P < 0.05$)，随海拔上升均呈规律的波动变化；全钾、速效磷和速效钾含量在海拔为 4027.0 m 时显著高于其他 4 个海拔 ($P < 0.05$)，随海拔上升呈波动变化趋势。全磷含

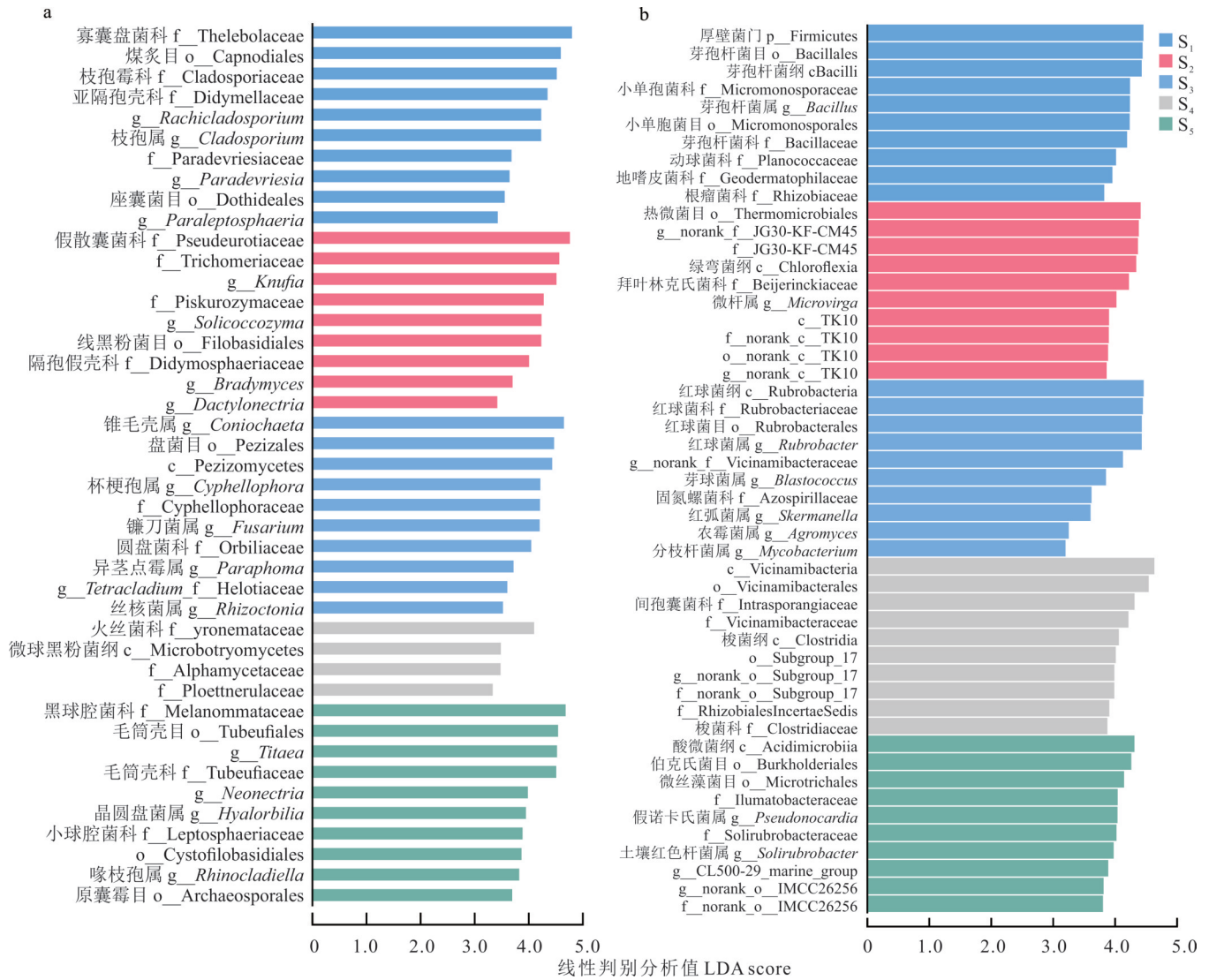


图 6 不同海拔下根际土壤真菌 (a) 和细菌 (b) 线性判别分析

Fig. 6 Linear discriminant analysis of rhizosphere soil fungi and bacteria at different altitudes

表 3 不同海拔下根际土壤的环境因子

Table 3 Rhizosphere soil environment factors at different altitudes

样品 Sample	pH	全氮 Total nitrogen (g·kg ⁻¹)	全磷 Total phosphorus (g·kg ⁻¹)	全钾 Total potassium (g·kg ⁻¹)	速效磷 Available phosphorus (mg·kg ⁻¹)	速效钾 Available potassium (mg·kg ⁻¹)	速效氮 Available nitrogen (mg·kg ⁻¹)	有机质 Organic matter (g·kg ⁻¹)
S ₁	8.01±0.00a	2.15±0.04c	0.566±0.01c	6.919±0.20e	7.390±0.42c	156.761±0.13c	146.18±2.82c	54.427±0.35c
S ₂	7.83±0.01c	2.01±0.01cd	0.536±0.01d	8.884±0.29d	5.909±0.09d	176.551±0.35b	146.57±1.30c	36.021±0.88e
S ₃	7.75±0.04d	3.85±0.11b	0.605±0.01b	12.612±0.44a	8.951±0.13a	295.126±0.35a	273.55±3.94b	69.683±0.62b
S ₄	7.97±0.02b	1.89±0.02d	0.619±0.02b	9.839±0.08c	5.080±0.55e	87.759±0.034e	136.32±1.63d	37.178±0.74d
S ₅	6.71±0.02e	7.06±0.40a	0.805±0.00a	10.810±0.21b	8.088±0.01b	137.099±0.20d	548.27±7.11a	137.268±1.16a

量在海拔为 4027.0 和 4511.7 m 时没有显著差异,全氮含量在海拔为 3519.9 和 4027.0 m 时差异显著,速效氮含量在海拔为 3208.0 和 3519.9 m 时没有显著差异。

2.6.2 不同海拔下根际土壤样本环境因子与微生物群落相关性分析 对不同海拔下根际土壤样品环境因子在属水平上进行冗余分析(图 7),探究微生物群落结构与环境因子变量之间的关系(表 4)。真菌群落 RDA 分析

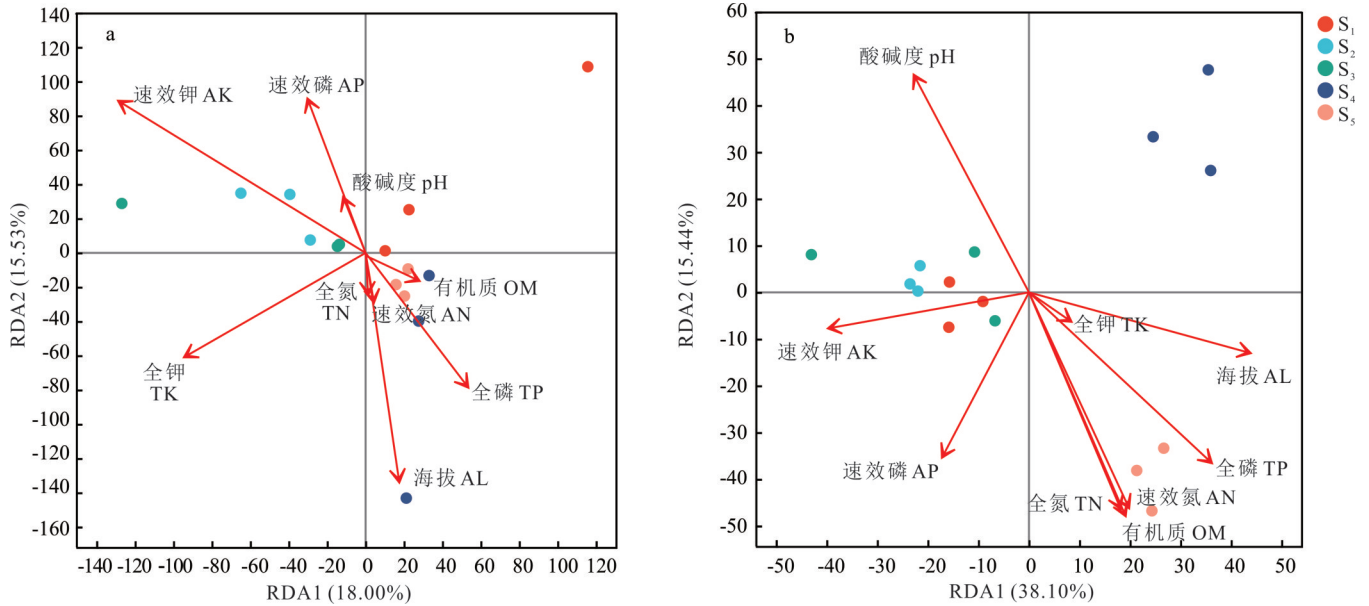


图7 不同海拔下根际土壤环境因子在属水平上的冗余分析

Fig. 7 Redundancy analysis for rhizosphere soil environment factors at genus levels under different altitudes

A: 真菌 Fungi; b: 细菌 Bacteria.

表4 不同海拔下根际土壤真菌和细菌冗余分析

Table 4 Redundancy analysis (RDA) of rhizosphere soil fungi and bacteria at different altitudes

土壤理化因子 Soil physicochemical properties	RDA1		RDA2		r^2		P	
	真菌 Fungi	细菌 Bacteria	真菌 Fungi	细菌 Bacteria	真菌 Fungi	细菌 Bacteria	真菌 Fungi	细菌 Bacteria
pH	-0.3263	-0.4509	0.9453	0.8926	0.0219	0.8458	0.779	0.005
全氮 Total N	0.0505	0.3773	-0.9987	-0.9261	0.0104	0.7780	0.911	0.002
全磷 Total P	0.5476	0.7067	-0.8367	-0.7075	0.1808	0.8373	0.337	0.004
全钾 Total K	-0.8309	0.8009	-0.5564	-0.5988	0.2522	0.0304	0.169	0.829
速效氮 Available N	0.1414	0.4063	-0.9900	-0.9138	0.0154	0.7920	0.870	0.004
速效磷 Available P	-0.3073	-0.4321	0.9516	-0.9018	0.1819	0.4697	0.317	0.020
速效钾 Available K	-0.8135	-0.9845	0.5816	-0.1751	0.4934	0.5064	0.011	0.010
有机质 Organic matter	0.8780	0.3836	-0.4786	-0.9235	0.0170	0.8342	0.843	0.002
海拔 Altitude	0.1242	0.9558	-0.9923	-0.2940	0.3746	0.6584	0.022	0.002

显示,2个主坐标贡献度分别为18.00%和15.53%,总贡献度为33.53%;其中全氮和全磷与RDA2轴有较强的负相关性,而全钾和RDA1有负相关性,表明这些营养元素可能对真菌群落具有抑制作用。速效磷与RDA2轴有较强的正相关性,而速效钾和速效氮与RDA1轴有负相关性,这可能反映了这些速效营养元素对真菌群落的促进作用;有机质与RDA1和RDA2轴都有较强的正相关性,表明有机质的增加可能促进真菌群落的丰富度和多样性;海拔与RDA1轴有较强的正相关性,这可能反映了随着海拔的变化,真菌群落结构也会发生相应的变化。细菌RDA分析结果显示,2个主坐标贡献度分别为38.10%和15.44%,总贡献度为53.54%。其中,全氮和全磷与RDA2轴有较强的负相关性,而全钾与RDA1轴有较弱的正相关性。全氮和全磷与RDA2轴有较强的负相关性,而全钾与RDA1轴有较弱的正相关性;有机质与RDA1和RDA2轴都有较强的正相关性,表明有机质的增加可能促进细菌群落的丰富度和多样性;海拔与RDA1轴有较强的正相关性,这可能反映了随着海拔的变化,细菌群落结构也会发生相应的变化。结合表4分析得出,全磷、有机质和海拔对真菌群落有显著影响($P < 0.05$),它们是影

响真菌群落的主要环境因子;pH、全氮、全磷、速效磷、有机质和海拔对细菌群落有显著影响($P < 0.05$),它们是影响细菌群落的主要环境因子。

3 讨论

3.1 土壤微生物群落多样性随海拔的变化特征

本研究结果表明,根际土壤细菌的丰富度和多样性均高于土壤真菌,这与荣新山等^[39]在青藏高原高寒地区的研究结果一致。矮嵩草根际土壤微生物丰富度随着海拔变化表现出一定的差异性,低海拔的根际土壤真菌群落丰富度高于高海拔,且最高点在海拔4027 m处,丰富度随着海拔的上升先增大后减小。有研究表明随海拔上升气温降低产生的生理胁迫会抑制微生物生长^[40],导致真菌丰富度达到一定海拔后呈降低趋势。目前,土壤微生物 α 多样性沿海拔梯度的变化模式主要包括单调递减、单调递增、单峰、下凹和无趋势5种^[41]。本研究结果发现,矮嵩草根际土壤真菌 Shannon 指数随着海拔的上升呈先减小后增大再减小再增大的趋势,而吴昊坤等^[42]分析祁连山南坡2400~2800 m的针阔混交林表层土壤真菌群落发现,其 Shannon 指数随海拔上升逐渐增大,说明地理位置、气候条件和海拔导致土壤养分呈现差异性。海拔的变化驱动着非生物因素的不断变化。祁连山土壤含水率和有机碳含量随海拔的上升逐渐增大,而本研究有机质含量随海拔呈减小—增大—减小—增大的变化趋势,两者变化均与 Shannon 指数的变化一致。所以整体来说,矮嵩草根际土壤真菌丰富度和多样性难以沿海拔梯度形成统一的格局。矮嵩草根际土壤细菌群落的丰富度和多样性均沿海拔上升而呈先增大后减小再增大的趋势,这与戢爽等^[43]对青海省果洛州高寒草甸细菌群落多样性的研究结果基本一致,即随海拔上升呈波动趋势,相同的研究地点可能导致结果一致。

3.2 土壤微生物群落组成及随海拔的变化特征

分析表明,在真菌群落组成中,子囊菌门和担子菌门在低海拔根际土壤中占主导地位。这与张路^[44]、孟兆云等^[45]在青藏高原高寒草甸和青海云杉(*Picea crassifolia*)中的研究结果相似,他们的研究均表明子囊菌门是青藏高原相对丰度最高的土壤真菌门。子囊菌门和担子菌门作为腐生菌门,具有降解木质素的作用。相关研究表明,高寒草甸由于自然环境等因素造成木质素含量相对较高^[46]。此外,土壤中真菌群落的相对丰度随海拔梯度的变化而变化^[47]。本研究发现矮生嵩草根际土壤真菌相对丰度随海拔上升呈不同的变化趋势,多样孢囊霉目、*Leptodophora*、*Apodus*随海拔梯度的上升相对丰度逐渐增加,这可能是因为它们更适合在高海拔、寒冷环境和低气压下生存。蛙粪霉门仅存在于海拔4500 m以上的土壤中,这可能是因为它可以通过与其他微生物的共生关系或利用特殊生态位来适应高海拔环境。此外,李海云等^[48]研究退化高寒草地土壤真菌群落时发现,接合菌门、球囊菌门和壶菌门对环境的适应能力强,能够在盐碱地及贫瘠环境中生存,本研究在高海拔土壤中球囊菌门和壶菌门相对丰度较高的结果与其一致。

在土壤细菌方面,放线菌门、变形菌门、酸杆菌门和绿弯菌门为优势类群,这一结果与向信等^[49]在青藏高原极端生境中高寒草甸土壤细菌的研究结果相似,他们的研究也表明放线菌门、酸杆菌门、绿弯菌门是高寒草甸土壤中的优势细菌门,且放线菌门相对丰度最大。然而在本研究中,厚壁菌门在低海拔土壤中占优势地位,相关研究表明^[50],pH与厚壁菌门的相对丰度成正比,pH为碱性有利于厚壁菌门的生存。本研究中,在海拔3208.0和3519.9 m的土壤中pH对厚壁菌门的生存十分有利,同时也是在这两个海拔下厚壁菌门的相对丰度高于其他海拔的主要原因。这与李敬科等^[51]在青藏高原毛柱黄耆(*Astragalus heydei*)根际土壤细菌中的研究结果不一致,其研究发现厚壁菌门在4000 m以上的高海拔土壤中为优势菌门。矮嵩草根际土壤细菌的相对丰度随海拔的变化而变化,其中,盐厌氧菌属和硝化螺旋菌属随海拔上升相对丰度逐渐增大,其中,盐厌氧菌属是一种嗜盐细菌,而随着海拔不断增加,土壤中含盐量也在不断地增加;而链霉菌属随海拔上升相对丰度逐渐减小,链霉菌属是一种耐盐细菌^[52],但并不是所有链霉菌属的菌株都具有耐盐性。结合物种差异性分析发现,在细菌群落 S_1 样本组中明显富集的细菌类群为厚壁菌门,这与细菌组成分析中厚壁菌门在 S_1 所处海拔下相对丰度较高的结果一致。真菌群落中,寡囊盘菌科显著富集在 S_1 中,这可能是由于富含有机质的土壤环境对它们的生存十分有利。

3.3 土壤微生物群落结构与环境因子的影响关系

土壤理化性质的变化会对微生物群落特征产生影响^[53]。研究表明,青藏高原土壤微生物的分布不同于动植物,其在海拔梯度上的分布模式受土壤理化性质等其他因素的综合影响,未表现出动植物常见的单峰分布模式^[54]。有研究表明土壤pH是土壤微生物区系构成、代谢活动及功能多样性的主要影响因素^[55-56]。在本研究区域内,海拔4932.1 m处的土壤pH显著低于其余海拔($P < 0.05$),呈中性,而其余海拔则呈碱性。已有研究发现pH是影响高寒地区土壤微生物群落的重要环境因子,不同的微生物对生存环境的pH要求不同^[57]。在海拔4932.1 m处,嗜盐细菌——海无柄孢囊黏细菌属的相对丰度高于其他海拔,这一现象表明,土壤pH可能是导致该海拔处土壤细菌群落具有独特物种组成的关键因素。本研究中,矮嵩草根际土壤pH随着海拔的上升而减小,通过RDA分析发现,pH是影响矮嵩草根际土壤细菌群落的关键环境因子,这一结果与Liu等^[58]对东北黑土细菌群落结构的研究结果一致,即pH对土壤细菌群落影响显著。

在植物的生长发育过程中,碳(C)、氮(N)、磷(P)等元素发挥至关重要的作用,而土壤作为支撑植物生长的基质,蕴含着大量的C、N、P等元素,是植物的重要营养来源^[59]。本研究结果表明,矮嵩草根际土壤全氮随海拔升高波动变化,这与李新星等^[60]在马衔山的研究结果一致,可能是因为高海拔地区土壤含水量较高,温度较低,微生物活性减弱导致土壤矿化速率降低,有利于全氮的积累^[61]。土壤有机质含量呈下降再升高后下降再升高的变化趋势,这与李丹维等^[62]在太白山的研究结果基本一致。高海拔地区有机质的含量普遍高于低海拔地区,原因可能是当温度越低时,越有利于有机质的积累。此外,速效钾含量随着海拔的上升呈先增大后减小再增大的变化趋势,在海拔为4027.0 m处达到峰值。海拔、速效钾、速效磷、全氮、速效氮、有机质和全磷也是影响土壤细菌群落的重要环境因子。在真菌群落方面,速效钾和海拔对群落的组成贡献显著($P < 0.05$),这与孟兆云等^[45]在内蒙古贺兰山的研究结果一致,他们发现土壤速效钾含量对青海云杉土壤真菌群落组成影响最大。然而,他们选取的海拔范围为2480~2930 m,跨度较小,可能是海拔并没有对微生物的群落结构产生显著影响的原因。总之,这些环境因素相互作用影响了矮嵩草根际土壤微生物群落结构。

4 结论

海拔对黄河源区矮嵩草根际土壤微生物多样性和群落组成均有显著影响。本研究发现,矮嵩草根际土壤微生物还受到多种土壤环境因子的综合调控。RDA分析发现,不同海拔下根际土壤样品中微生物群落结构与环境因子存在显著关联。其中速效钾和海拔对5组样本的真菌群落影响较大,而pH、全氮、全磷、速效氮、有机质和海拔对细菌群落结构影响更为显著。总体来说,pH随海拔升高显著减小,这一变化对土壤细菌群落的组成和结构有显著影响。此外,速效钾含量在海拔4000 m左右达到峰值,这一变化可能促进了特定真菌类群的生长。这些研究结果不仅丰富了黄河源区矮嵩草根际土壤微生物多样性的数据,还为生态环境保护和草地管理提供了重要的理论依据。通过了解微生物群落对海拔和土壤环境因子的响应机制,可以更好地制定针对性生态修复策略,以应对高寒草甸退化等问题。

参考文献 References:

- [1] An H T, Sun C C, Dong Q M, *et al.* Characteristics of soil particle size fractals under livestock assembly in alpine meadows of the Tibetan Plateau. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(4): 1106–1113.
安海涛, 孙彩彩, 董全民, 等. 青藏高原高寒草甸不同放牧方式下土壤粒径分形特征. *草地学报*, 2025, 33(4): 1106–1113.
- [2] Niu Y P, Gao X X, Yao S T, *et al.* Linkages of plant diversity and functional groups to aboveground productivity upon alpine grassland degradation. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2025, 49(1): 83–92.
牛亚平, 高晓霞, 姚世庭, 等. 退化高寒草地植物多样性和功能群组成与地上生产力的关系. *植物生态学报*, 2025, 49(1): 83–92.
- [3] Li Y. Stability of plant communities and their driving mechanisms in alpine grasslands, Qingzang Plateau. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023.
李洋. 青藏高原高寒草地植物群落稳定性及其驱动机制研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023.

- [4] Fan R J, Zhu Z H, Li Y N, *et al.* Grazing-tolerance of two major plant species in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(6): 1052–1062.
樊瑞俭, 朱志红, 李英年, 等. 高寒矮嵩草草甸两种主要植物耐牧性的比较. *生态学杂志*, 2011, 30(6): 1052–1062.
- [5] Zhou X M. A preliminary study on the morphological—ecological characteristics of eight species of *Kobresia* in Qinghai-Tibet. *Journal of Integrative Plant Biology*, 1979, 21(2): 45–52.
周兴民. 青藏高原嵩草属(*Kobresia*)八种植物的形态—生态学特性的初步研究. *植物学报*, 1979, 21(2): 45–52.
- [6] Li Q X. Genetic diversity of five *Kobresia* plants along the eastern of Qinghai-Tibetan Plateau in China. Lanzhou: Northwest Normal University, 2005.
李巧峡. 青藏高原东部嵩草属五种植物的遗传多样性研究. 兰州: 西北师范大学, 2005.
- [7] Li Q X, Zhao Q F, Ma S R, *et al.* Research progress on *Kobresia* species. *Journal of Northwest Normal University (Natural Science)*, 2006, 42(6): 78–82.
李巧峡, 赵庆芳, 马世荣, 等. 嵩草属植物研究进展. *西北师范大学学报(自然科学版)*, 2006, 42(6): 78–82.
- [8] Zhu Z H, Sun S Q. Characteristic responsiveness of modular populations of *Kobresia humilis* to grazing in alpine meadow. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(8): 653–660.
朱志红, 孙尚奇. 高寒草甸矮嵩草种群的放牧中构件种群的反应特性. *植物学报*, 1996, 38(8): 653–660.
- [9] Yang Y W, Li X L, Li J L, *et al.* Growth response of *Kobresia humilis* to grazing disturbance on alpine meadow. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2011, 20(9): 18–24.
杨元武, 李希来, 李积兰, 等. 高寒草甸矮嵩草对放牧扰动的生长反应. *西北农业学报*, 2011, 20(9): 18–24.
- [10] Wang C. Propagation and expansion characteristics of *Kobresia humilis* plaques in artificial grassland of black soil beach. Xining: Qinghai University, 2021.
王超. 黑土滩人工草地矮嵩草斑块繁殖与扩展特征. 西宁: 青海大学, 2021.
- [11] Zhou X M, Wang Q J, Zhang Y Q, *et al.* Quantitative analysis of vegetation succession law of the alpine meadow under different grazing intensitie. *Chinese Journal of the Plant Ecology*, 1987(4): 276–285.
周兴民, 王启基, 张堰青, 等. 不同放牧强度下高寒草甸植被演替规律的数量分析. *植物生态学报*, 1987(4): 276–285.
- [12] Wang Y, Ding T, Zhou L W, *et al.* Variation characteristics of rhizosphere soil microorganisms of *Abies yuanbaoshanensis* along altitude gradient in winter. *Guihaia*, 2025, 45(1): 147–160.
王莹, 丁涛, 周龙武, 等. 元宝山冷杉冬季根际土壤微生物沿海拔梯度的变化特征. *广西植物*, 2025, 45(1): 147–160.
- [13] Avis J T, Gravel V, Antoun H, *et al.* Multifaceted beneficial effects of rhizosphere microorganisms on plant health and productivity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(7): 1733–1740.
- [14] Pérez-Jaramillo J E, Mendes R, Raaijmakers J M. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. *Plant Molecular Biology*, 2016, 90: 635–644.
- [15] Zhang X P, Liu Q, Wang J, *et al.* Progress on the mechanism of interaction between saline plants and inter-rooted soil microorganisms under saline stress. *Chinese Journal of Soil Science*, 2024, 55(4): 1119–1200.
张旭萍, 刘强, 王锦, 等. 盐碱胁迫下盐生植物与根际土壤微生物交互作用机制研究进展. *土壤通报*, 2024, 55(4): 1191–1200.
- [16] Tang Y P, Song Y Q, Liu W H, *et al.* Characteristics of rhizosphere soil microbial communities in *Gentiana rigescens* Franch. based on high-throughput sequencing method. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 37(5): 1047–1055.
唐运萍, 宋艳秋, 刘卫红, 等. 基于高通量测序分析滇龙胆根际土壤微生物群落特征. *西南农业学报*, 2024, 37(5): 1047–1055.
- [17] Yang Y, Liu B R. Distribution of soil nutrient and microbial biomass in rhizosphere versus nonrhizosphere area of different plant species in desertified steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(22): 7562–7570.
杨阳, 刘秉儒. 荒漠草原不同植物根际与非根际土壤养分及微生物量分布特征. *生态学报*, 2015, 35(22): 7562–7570.
- [18] Jia H B. Biodegradation of oil contaminated soil and the influence of biodegradation on soil bacterial community diversity. Harbin: Northeast Forestry University, 2013.
贾洪柏. 石油污染土壤的微生物修复及对相关土壤细菌群落多样性的影响. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [19] Lomolino M V. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, 10(1): 3–13.
- [20] Ma L W. Soil bacterial and fungal diversity patterns and the underlying mechanisms along an elevational gradient in Mountain Guanshan, China. Shanghai: East China Normal University, 2022.

- 马璐雯. 江西官山土壤细菌和真菌多样性海拔梯度格局及其影响因素. 上海: 华东师范大学, 2022.
- [21] Xu M H. Altitudinal gradient pattern of soil microbial α diversity in warm temperate forest and its influencing factors. *Ecology and Environmental Sciences*, 1–10[2025-05-13]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1661.X.20250228.1737.008.html>.
徐茂宏. 暖温带森林土壤微生物 α 多样性海拔梯度格局及其影响因素. *生态环境学报*, 1–10[2025-05-13]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1661.X.20250228.1737.008.html>.
- [22] Wang J, Soininen J, Zhang Y, *et al.* Contrasting patterns in elevational diversity between microorganisms and macroorganisms. *Journal of Biogeography*, 2011, 38(3): 595–603.
- [23] Jiao K. Characteristics of soil microbial community along the soil profile of typical vegetation in Mount Segrila. Guiyang: Guizhou University, 2021.
焦克. 色季拉山典型植被深层土壤微生物群落特征研究. 贵阳: 贵州大学, 2021.
- [24] Chang L J. Research on soil microbial community structure and its influencing factors at different elevations in Wutai Mountain. Jinzhong: Taiyuan Normal University, 2024.
常丽娟. 五台山不同海拔土壤微生物群落结构特征及其影响因素研究. 晋中: 太原师范学院, 2024.
- [25] Huang S M, Zhou L, Jia W J, *et al.* Soil bacterial community diversity and PICRUSt function prediction of *Meconopsis integrifolia* at different altitudes. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 1–10[2025-05-13]. <https://link.cnki.net/urlid/51.1213.S.20250324.1513.006>.
黄顺满, 周麟, 贾维嘉, 等. 不同海拔全缘叶绿绒蒿土壤细菌群落多样性及PICRUSt功能预测. *西南农业学报*, 1–10[2025-05-13]. <https://link.cnki.net/urlid/51.1213.S.20250324.1513.006>.
- [26] Ma J P, Pang D B, Chen L, *et al.* Characteristics of soil microbial community structure under vegetation at different altitudes in Helan Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(2): 667–676.
马进鹏, 庞丹波, 陈林, 等. 贺兰山不同海拔植被下土壤微生物群落结构特征. *生态学报*, 2022, 42(2): 667–676.
- [27] Li Z J, Fei X W, Tian Z, *et al.* Phytoplankton community composition and species diversity in nearshore bays of Hainan based on Illumina MiSeq. *Journal of Southern Agriculture*, 2024, 55(9): 2798–2812.
李智杰, 费小雯, 田冶, 等. 基于Illumina MiSeq的海南近岸海湾浮游植物群落组成及其物种多样性分析. *南方农业学报*, 2024, 55(9): 2798–2812.
- [28] He X B, Huang K P, Li J Y, *et al.* Structure and diversity of microbial community in rhizosphere soil of tobacco root rot caused by *Fusarium*. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2025, 66(2): 411–420.
何晓冰, 黄昆鹏, 李俊营, 等. 烟草镰刀菌根腐病根际土壤微生物群落结构及多样性. *浙江农业科学*, 2025, 66(2): 411–420.
- [29] Lu S E, Xiao B, Ren F M, *et al.* Fungal community structure and diversity of rhizosphere soil of *Polygonatum sibiricum* with root-rot analyzed by Illumina MiSeq high-throughput sequencing technology. *Modernization of Traditional Chinese Medicine and Materia Medica—World Science and Technology*, 2021, 23(1): 13–19.
卢圣鄂, 肖波, 任风鸣, 等. 基于Illumina MiSeq分析黄精根腐病根际土壤真菌群落结构及多样性. *世界科学技术——中医药现代化*, 2021, 23(1): 13–19.
- [30] Li C M, Zhang D R, Xu G C, *et al.* Effects of alpine grassland degradation on soil microbial communities in Qilian Mountains of China. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2023, 23(1): 912–923.
- [31] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
鲍士旦. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [32] Chen S F, Zhou Y Q, Chen Y R, *et al.* FASTP: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics*, 2018, 34(17): i884–i890.
- [33] Magoc T, Salzberg S L. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics*, 2011, 27(21): 2957–2963.
- [34] Edgar R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature methods*, 2013, 10(10): 996–998.
- [35] Huang X L, Chen J P, Mo X F, *et al.* Microbial diversity and chemical characteristics of rhizosphere soil associated with understory *Cardiocrinum giganteum*. *Journal of Forest and Environment*, 2023, 43(6): 596–605.
黄晓露, 陈江平, 莫小锋, 等. 林下大百合根际土壤微生物及化学特征分析. *森林与环境学报*, 2023, 43(6): 596–605.
- [36] 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. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(23): 7537–

7541.

- [37] Chang F, He S S, Dang C Y. Assisted selection of biomarkers by linear discriminant analysis effect size (LEfSe) in microbiome data. *Journal of Visualized Experiments*, 2022(183): e61715.
- [38] Nicola S, Jacques I, Levi W, *et al.* Metagenomic biomarker discovery and explanation. *Genome Biology*, 2011, 12(6): R60.
- [39] Rong X S, He M, Wang C Y, *et al.* Analysis on the diversity of soil bacterial and fungal communities in the degraded alpine grassland in Northern Tibet Plateau. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, 27(9): 1646–1651.
荣新山, 何敏, 王从彦, 等. 藏北退化高寒草原土壤细菌和真菌多样性分析. *生态环境学报*, 2018, 27(9): 1646–1651.
- [40] Ren C J, Zhou Z H, Guo Y X, *et al.* Contrasting patterns of microbial community and enzyme activity between rhizosphere and bulk soil along an elevation gradient. *Catena*, 2021, 196: 104921.
- [41] Luo Z R, Zheng W C, Tang Z S, *et al.* Soil microbial diversity and its influencing factors in the habitat of rare plant *Emmenopterys henryi* in Jiulongshan, Zhejiang Province. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2024, 41(5): 1013–1023.
骆争荣, 郑伟成, 唐战胜, 等. 浙江九龙山香果树生境土壤微生物多样性及其影响因素. *浙江农林大学学报*, 2024, 41(5): 1013–1023.
- [42] Wu H K, Ji S, Qiu X X, *et al.* Structural characteristics of soil fungal communities at different altitudes on the Qilian Mountains. *Journal of Forestry and Environment*, 2024, 44(6): 571–580.
吴昊坤, 戢爽, 邱巡巡, 等. 祁连山南坡不同海拔高度土壤真菌群落结构特征. *森林与环境学报*, 2024, 44(6): 571–580.
- [43] Ji S, Wu H K, Zhang S X, *et al.* Study on the variation of bacterial communities in alpine meadow soil along an altitudinal gradient and its influencing factors. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(4): 1085–1094.
戢爽, 吴昊坤, 张绍雄, 等. 不同海拔高寒草甸土壤细菌多样性特征及影响因素研究. *草地学报*, 2025, 33(4): 1085–1094.
- [44] Zhang L. Characteristics and influencing factors of soil microbial community structure in alpine grassland of Tibet Plateau. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2022.
张路. 青藏高原高寒草地土壤微生物群落结构特征及影响因素. 北京: 中国科学院大学, 2022.
- [45] Meng Z Y, Li M, Yang X J, *et al.* Composition of fungal community in rhizosphere soil of *Picea crassifolia* and its response to altitude change. *Mycosystema*, 2023, 42(7): 1635–1650.
孟兆云, 李敏, 杨勋爵, 等. 青海云杉根围土壤真菌群落组成及对海拔变化的响应. *菌物学报*, 2023, 42(7): 1635–1650.
- [46] van der Wal A, van Veen J A, Smant W, *et al.* Fungal biomass development in a chronosequence of land abandonment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(1): 51–60.
- [47] Dequelamu. Vertical differentiation of plant and soil microbial diversity in Qilian Mountain National Park and its relationship with soil environment. Xining: Qinghai Normal University, 2023.
德却拉姆. 祁连山国家公园植物和土壤微生物多样性垂直分异及其与土壤环境的关系研究. 西宁: 青海师范大学, 2023.
- [48] Li H Y, Yao T, Gao Y M, *et al.* Relationship between soil fungal communities and soil environmental factors in degraded alpine grassland. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(4): 678–688.
李海云, 姚拓, 高亚敏, 等. 退化高寒草地土壤真菌群落与土壤环境因子间相互关系. *微生物学报*, 2019, 59(4): 678–688.
- [49] Xiang X, Yin H X, Zhu Z Y, *et al.* Differences and influencing factors of bacterial composition and diversity in seven typical extreme habitats on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(8): 3235–3251.
向信, 殷恒霞, 朱肇宇, 等. 青藏高原极端生境细菌多样性差异及影响因素. *微生物学报*, 2023, 63(8): 3235–3251.
- [50] Li S J, Wang F X, Cong W Q, *et al.* Microbial community structure and environmental response of desert soil in Hexi corridor. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(6): 1718–1728.
李善家, 王福祥, 从文倩, 等. 河西走廊荒漠土壤微生物群落结构及环境响应. *土壤学报*, 2022, 59(6): 1718–1728.
- [51] Li J K, Cao P X, Liu Y X, *et al.* Study on bacterial diversity in rhizosphere soil of *Astragalus heydei* in Qinghai-Tibet Plateau. *Environmental Ecology*, 2020, 2(11): 18–24.
李敬科, 曹鹏熙, 刘怡萱, 等. 青藏高原毛柱黄耆根际土壤细菌多样性研究. *环境生态学*, 2020, 2(11): 18–24.
- [52] Nozari R M, Ramos L M, da Luz L A, *et al.* Halotolerant *Streptomyces* spp. induce salt tolerance in maize through systemic induction of the antioxidant system and accumulation of proline. *Rhizosphere*, 2022, 24: 100623.
- [53] Yang P N, Li X L, Li C Y, *et al.* Response of soil microbial diversity to long-term enclosure in degraded patches of alpine meadow in the source zone of the Yellow River. *Environmental Sciences*, 2023, 44(4): 2293–2303.
杨鹏年, 李希来, 李成一, 等. 黄河源区斑块化退化高寒草甸土壤微生物多样性对长期封育的响应. *环境科学*, 2023, 44(4): 2293–2303.

- [54] Wang C T, Long R J, Wang Q J, *et al.* Effects of altitude on plant-species diversity and productivity in an alpine meadow, Qinghai-Tibetan Plateau. *Australian Journal of Botany*, 2007, 55(2): 110–117.
- [55] Zhang X F, Bai X, Zhang Q D, *et al.* Effect of grazing prohibition on bacterial community structure in the topsoil of *Stipa krylovii* grassland in Inner Mongolia. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(11): 3376–3383.
张晓馥, 白雪, 张起迪, 等. 禁牧对内蒙古克氏针茅草原表层土壤细菌群落结构的影响. *草地学报*, 2023, 31(11): 3376–3383.
- [56] Feng H H, Wu B, Wu G Q, *et al.* Characteristics and functions soil microbial communities under different vegetation types in Karst areas. *Journal of Forest and Environment*, 2024, 44(2): 148–156.
冯汉华, 吴斌, 伍国清, 等. 喀斯特不同植被类型土壤细菌群落与功能特征. *森林与环境学报*, 2024, 44(2): 148–156.
- [57] Li Y F. Elevation pattern and community assembly of soil bacteria on the Mount Gangbala in Tibet, China. Lhasa: Tibet University, 2023.
李伊凡. 西藏岗巴拉山土壤细菌多样性海拔分布格局与群落构建. 拉萨: 西藏大学, 2023.
- [58] Liu J, Sui Y, Yu Z, *et al.* High throughput sequencing analysis of biogeographical distribution of bacterial communities in the black soils of northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 70: 113–122.
- [59] Zhang S, Guo Y J, Qiu K Y. Ecological stoichiometric characteristics of the fine roots and rhizosphere soil of dominant plants at different altitudes in the Helan Mountains. *Pratacultural Science*, 2025, 42(2): 316–328.
张硕, 郭艳菊, 邱开阳. 贺兰山不同海拔优势植物细根—根际土壤生态化学计量特征. *草业科学*, 2025, 42(2): 316–328.
- [60] Li X X, Liu G M, Wu X L, *et al.* Elevational distribution of soil organic carbon, nitrogen and phosphorus contents and their ecological stoichiometry on Maxian Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(3): 758–765.
李新星, 刘桂民, 吴小丽, 等. 马衔山不同海拔土壤碳、氮、磷含量及生态化学计量特征. *生态学杂志*, 2020, 39(3): 758–765.
- [61] Xing S L. Comparative study of Qinghai-Tibet Plateau and the Loess Plateau soil nitrogen mineralization process response to temperatures change. Yangling: Northwest A & F University, 2010.
邢顺林. 青藏高原与黄土高原土壤氮素矿化过程对温度变化响应的比较研究. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [62] Li D W, Wang Z Q, Tian H X, *et al.* Carbon, nitrogen and phosphorus contents and ecological stoichiometric characteristics of soils at different elevations in Taibai Mountains. *Acta Pedologica Sinica*, 2017, 54(1): 160–170.
李丹维, 王紫泉, 田海霞, 等. 太白山不同海拔土壤碳、氮、磷含量及生态化学计量特征. *土壤学报*, 2017, 54(1): 160–170.