



侯卓男, 张新军, 王瑞红, 李傲, 李欣彤, 魏雨泉. 不同海拔高寒森林凋落物分解过程中土壤微生物群落的变化[J]. 中国农业大学学报, 2024, 29(02):36-46.
HOU Zhuonan, ZHANG Xinjun, WANG Ruihong, LI Ao, LI Xintong, WEI Yuquan. Changes of soil microbial communities during litter decomposition in alpine forests at different elevations[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2024, 29(02):36-46.
DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2024.02.04

不同海拔高寒森林凋落物分解过程中土壤微生物群落的变化

侯卓男¹ 张新军² 王瑞红² 李傲¹ 李欣彤¹ 魏雨泉^{1*}

(1. 中国农业大学 资源与环境学院, 北京 100193;

2. 西藏农牧学院 高原生态研究所/西藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏 林芝 860000)

摘要 为探究高寒森林凋落物分解过程中土壤微生物群落结构的变化, 揭示海拔对土壤微生物群落和凋落物分解的影响, 本研究于西藏色季拉山 3 500~4 300 m 海拔梯度开展为期一年的凋落物掩埋实验, 结合微生物群落结构变化和不同海拔凋落物降解规律来分析, 阐明土壤理化性质、微生物群落结构和凋落物分解的响应关系。结果表明: 不同海拔土壤细菌群落组成相对稳定, 优势菌门丰度受总氮、碳氮比显著影响 ($P < 0.05$); 土壤含水率、碳氮比显著影响真菌优势菌门变化 ($P < 0.05$); 细菌和真菌群落的 α -多样性指数均受海拔、凋落物降解及二者交互作用的显著影响 ($P < 0.001$)。高海拔 (4 100 和 4 300 m) 和低海拔 (3 500、3 700 和 3 900 m) 土壤微生物群落结构分别具有一定相似性, 而不同海拔细菌和真菌共生网络复杂程度差异较大; 掩埋 1 年后, 凋落物在不同海拔的降解率为 28.2%~45.2%, 碳氮比与凋落物降解率呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)。研究发现, 海拔、碳氮比、土壤含水率均对细菌、真菌群落演替和凋落物降解率产生直接或间接的影响, 真菌群落较细菌群落对凋落物降解贡献更大。本研究可为色季拉山高寒森林不同海拔微生物群落结构变化和凋落物降解规律提供科学依据。

关键词 海拔; 细菌; 真菌; 凋落物; 降解率

中图分类号 Q89

文章编号 1007-4333(2024)02-0036-11

文献标志码 A

Changes of soil microbial communities during litter decomposition in alpine forests at different elevations

HOU Zhuonan¹, ZHANG Xinjun², WANG Ruihong², LI Ao¹, LI Xintong¹, WEI Yuquan^{1*}

(1. College of Resources and Environment, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. Institute of Tibet Plateau Ecology/Key Laboratory of Forest Ecology in Tibet Plateau, Tibet Agricultural & Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, China)

Abstract In order to explore the changes of soil microbial community structure in the process of litter decomposition in alpine forest and reveal the effects of elevation on soil microbial community and litter decomposition, this study conducted a one-year litter burial experiment at an elevation gradient of 3 500—4 300 m in Mount Segrila, Tibet, and analyzed the changes of microbial community structure and the degradation rules of litter at different elevations. The response relationship between soil physicochemical properties, microbial community structure and litter decomposition was elucidated. The results showed that the composition of soil bacterial community was relatively stable at different elevations, and the abundance of dominant bacterial phyla was significantly affected by total nitrogen and carbon nitrogen ratio ($P < 0.05$). Soil moisture and carbon nitrogen ratio significantly affected the changes of dominant fungi ($P < 0.05$). The

收稿日期: 2023-06-23

基金项目: 西藏高原森林生态教育部重点实验室开放课题(XZA-JYBSYS-2020-02); 西藏自治区科技创新基地自主研究项目(XZ2022JR0007G)

第一作者: 侯卓男(ORCID:0009-0001-5103-1494), 硕士研究生, E-mail: houzhuonan@cau.edu.cn

通讯作者: 魏雨泉(ORCID:0000-0002-1309-5139), 副教授, 主要从事微生物生态、有机废弃物资源化研究, E-mail: weiyq2019@cau.edu.cn

α -diversity indices of bacterial and fungal communities were significantly affected by elevation, litter degradation and their interactions ($P < 0.001$). The soil microbial community structure at high elevation (4 100 and 4 300 m) and low elevation (3 500, 3 700 and 3 900 m) was similar, but the complexity of bacterial and fungal symbiotic network at different elevations was significantly different. After one year of burial, the degradation rate of litters at different elevations ranged from 28.2% to 45.2%, and there was a significant negative correlation between carbon nitrogen ratio and degradation rate of litters ($P < 0.05$). In conclusion, the elevation, carbon nitrogen ratio and soil moisture all had direct or indirect effects on the succession of bacterial and fungal communities and the degradation rate of litters, and the fungal community contributed more to the degradation of litters than the bacterial community. This study can provide scientific basis for the changes of microbial community structure and litter degradation at different elevations in the alpine forest of Mount Segila.

Keywords elevation; bacteria; fungi; litter; degradation rate

凋落物是木本植物残体的统称,主要由地上部分的枯枝落叶组成,是森林生态系统有机质的重要来源^[1]。凋落物分解是一个复杂的过程,在非生物和生物因素驱动下发生物理、化学和生物变化,经过淋溶、粉碎、微生物分解后,凋落物中的营养物质逐步归还到土壤中^[2]。此外,凋落物还能防止地面侵蚀,减少雨滴对土壤团聚体的破坏,在保持生态平衡方面起到重要作用^[3]。微生物群落不仅能通过分解作用促进凋落物降解为自身生长发育繁殖提供营养物质、为植物提供可吸收利用的养分,在维持全球生态系统稳定性上也发挥着十分重要的作用^[4]。随着全球气候的持续变化,凋落物的分解过程及微生物群落结构都会受到影响^[5]。高寒森林作为全球气候变化的敏感地区,被认为是研究自然生态过程的天然实验室^[6]。然而,目前对于微生物群落结构和功能在全球气候变化背景下如何影响凋落物的分解尚不清楚。

环境变化对凋落物分解的影响仍需进一步的研究来量化。在海拔梯度间,温度、湿度和土壤理化性质等因素均存在较大差异^[7],因此不同海拔常被用来模拟全球气候变化所带来的影响^[8]。海拔不仅会改变环境中的物理和化学条件,生物性质也会发生改变^[9]。随着海拔的升高,森林树种趋向单一、凋落物种类变少^[10],土壤微生物群落结构也因此受到影响^[11]。细菌群落易利用高质量、低碳氮比的底物,而真菌群落在低质量、高碳氮比底物的分解中占主导地位^[12]。目前已有对色季拉山不同海拔微生物群落组成的研究发现微生物群落的分布可能主要由植被类型和土壤性质所决定^[13],但不同海拔梯度上的微生物群落会如何影响森林凋落物的分解仍未可知。

色季拉山位于青藏高原东南部,海拔梯度为2 200~5 300 m、植被类型丰富、以高寒森林为主,是自然环境极为独特的区域。森林凋落物分解是色季拉山高寒森林生态系统物质循环和能量流动的关键,由于色季拉山地形复杂且凋落物分解受多种因素影响,目前对该过程的研究较少。因此,本研究拟以西藏色季拉山海拔3 500~4 300 m的高寒森林为研究对象,采用凋落袋掩埋法和高通量测序技术,探究不同海拔下凋落物的降解规律及微生物群落对凋落物分解的响应,阐明凋落物分解过程中微生物群落结构和多样性的变化,揭示影响凋落物降解率和微生物群落结构的土壤理化因素,以期为色季拉山高寒森林不同海拔微生物群落结构变化和凋落物降解规律提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

研究区域位于西藏自治区林芝地区的色季拉山(29°10'~30°15' N, 93°12'~95°35' E),属于念青唐古拉山余脉,整体呈西南-东北走向。根据气象资料显示,色季拉山全年平均气温为5℃,相对湿度为73%,年降水量为866 mm,降水多集中在4—10月。植被类型丰富,主要有急尖长苞冷杉林(*Abies georgei*)、康定柳(*Salix paraplesia*)、高山杜鹃(*Rhododendron simsii*)和方枝柏(*Juniperus saltuaria*)等,土壤多为黄棕壤和山地棕壤。

2020年8月进行踏勘选点、凋落物取样,收集代表高山杜鹃当年最新的自然凋落叶,进行清洗和烘干处理。准确称取10.00 g烘干凋落物,装入孔径为60目的20 cm×20 cm尼龙网袋中。样地分别设

置在色季拉山海拔3 500、3 700、3 900、4 100、4 300 m处杜鹃林下,每个样地设置1个20 m×20 m的样方,具体信息见表1。采用五点取样法在每个样方内确定5个样点,于2020年8月在每个样点的0~10 cm表层土壤掩埋3个凋落袋,分别于2020年12月(雪被覆盖期)、2021年4月(雪被融化期)、2021年8月(植被生长期)在每个样方回收1个凋落袋并采集0~10 cm表层土壤,将每个样地的5份土样混合为1个土壤样品,用冷藏箱转移至实验室。土壤样品一部分风干后常温保存,另一部分放入-80℃冰箱保存,用于土壤微生物测序。

1.2 试验方法

1.2.1 凋落物降解率及土壤理化性质测定

凋落袋回收后去除杂质,于65℃下烘干至质量不变,计算凋落物损失质量/10.00 g初始质量,即为凋落物降解率;利用烘干法测定土壤含水率,pH计测定土壤酸碱度(pH),元素分析仪测定土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)、全氮(total nitrogen, TN)并计算土壤碳氮比(carbon nitrogen ratio, C/N),碳酸氢钠提取后用抗坏血酸/钼酸盐试剂法测定土壤有效磷(available phosphorus, AP),乙酸铵萃取-火焰光度法测定土壤速效钾(available potassium, AK),吸管法测定土壤机械组成中黏粒和粉粒的含量(clay and silt content, clay+silt)以及砂粒的含量(sand content, sand),通过测定对土壤进行HCl处理后释放的CO₂体积来确定碳酸盐含量(carbonate content, CO₃²⁻)。

1.2.2 土壤微生物

利用FastDNA Spin Kit for Soil自旋试剂盒提取土壤DNA。在ABI GeneAmp 9700 PCR热循环仪(ABI, CA, United States)上,用细菌16S rRNA基因的引物对338F(5'-ATCCCTACGGGGGGGGG

GAGGCAG-3')和806R(5'-GGATTACHVGGGTWTCTAAT-3')以及真菌ITS1区域的引物ITS1F(5'-CTGGTCATTTAGGGAAGTAA-3')和ITS2R(5'-GTGCGTTCTTCATCGATGC-3')对每个样品的纯化DNA进行PCR扩增。使用AxyPrep DNA凝胶提取试剂盒(Axygen Biosciences, Union City, CA, United States)收集随后的PCR产物,测序工作由上海美吉生物医药科技有限公司完成。然后在Illumina MiSeq PE300平台/NovaSeq PE250平台(Illumina, San Diego, United States)上进行配对测序,这是根据标准协议完成的。测序后,USEARCH(版本8.0.1623)使用>97%作为共享同一性阈值进行了操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)分配,OTU的代表性序列被分配用于分类分析。

1.3 统计分析

使用Microsoft Excel 2019初步整理数据,R 4.0.2对数据进行分析及作图,微生物共现网络分析参考Zheng等^[14]的方法。

2 结果与分析

2.1 不同海拔土壤微生物群落组成

不同海拔土壤中共有可检测出细菌门为43个,真菌门为17个。根据物种注释结果,不同海拔土壤细菌和真菌群落在门水平相对丰度排名的前10位的物种如图1所示。可知:在细菌群落中,优势菌门为变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteriota)、酸杆菌门(Acidobacteria)和绿弯菌门(Chloroflexi),其中变形菌门相对丰度最大,在不同海拔均超过25%;细菌群落组成相对稳定,优势菌门的种类不变,而相对丰度较易受到海拔影响。在真菌群落中,优势菌门为担子菌门

表1 土壤采样位点信息
Table 1 Soil sampling site information

海拔/m Elevation	经度 Longitude	纬度 Latitude	平均温度/℃ Mean temperature			平均湿度/% Mean humidity		
			2020-12	2021-04	2021-08	2020-12	2021-04	2021-08
3 500	94°43'31"E	29°40'52"N	4.61	10.17	18.37	68.91	70.31	80.19
3 700	94°43'23"E	29°39'39"N	3.88	10.08	18.19	68.97	70.17	82.33
3 900	94°42'49"E	29°39'02"N	3.88	9.71	17.67	69.36	70.38	83.15
4 100	94°42'33"E	29°37'52"N	3.79	9.56	17.67	71.09	70.36	83.60
4 300	94°41'37"E	29°36'48"N	3.25	9.54	17.63	70.72	70.39	83.04

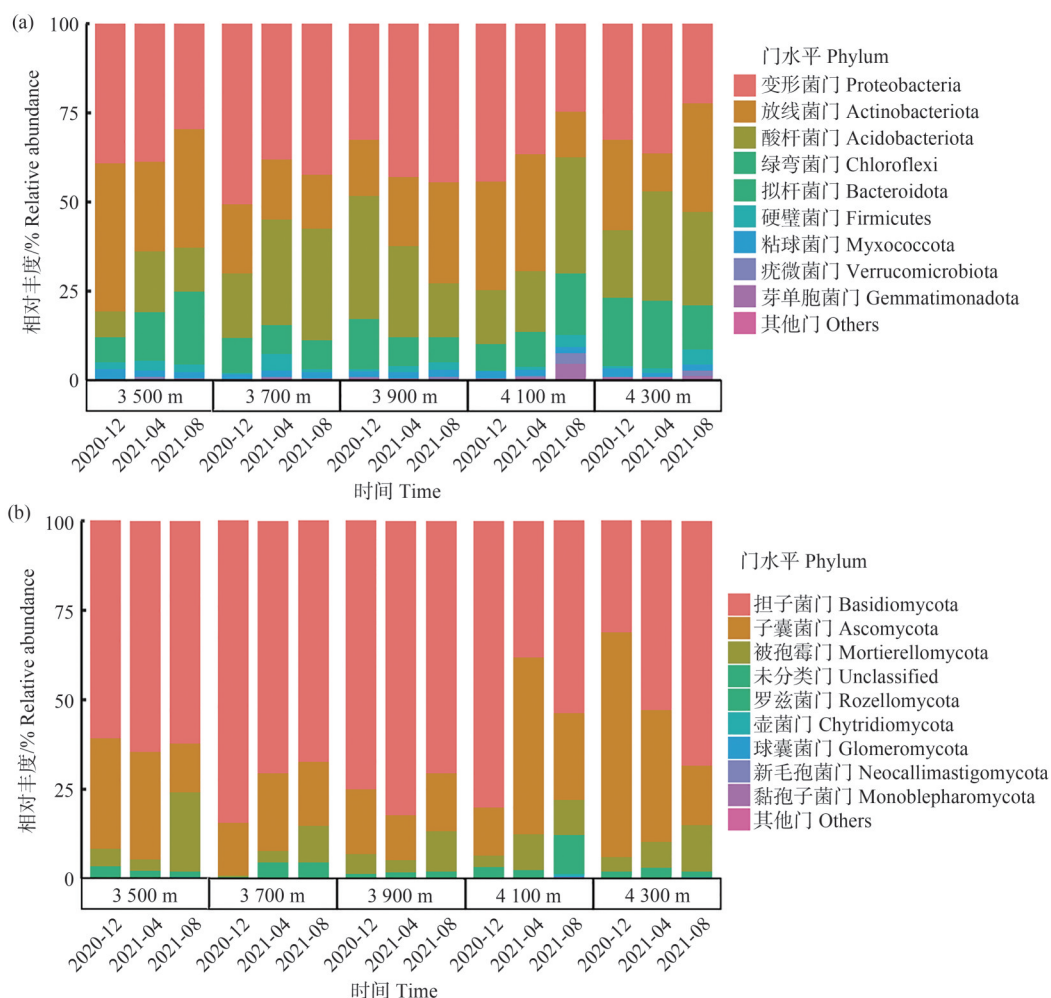


图1 不同海拔不同时间土壤细菌(a)和真菌(b)群落组成

Fig. 1 Composition of soil bacterial (a) and fungal (b) communities at different elevations and time

(Basidiomycota)、子囊菌门(Ascomycota)和被孢霉门(Mortierellomycota);真菌群落组成易受凋落物降解影响,优势菌门的种类和相对丰度的变化较大,在海拔4300 m处差异尤为显著。

土壤理化性质对微生物群落具有重要影响。分别对细菌和真菌群落的优势菌门与土壤理化性质进行Mantel检验,结果见表2。可知:在细菌群落中,变形菌门(Proteobacteria)受C/N显著影响($P < 0.05$),放线菌门(Actinobacteriota)受总氮显著影响($P < 0.05$);在真菌群落中,担子菌门(Basidiomycota)和子囊菌门(Ascomycota)受土壤含水率显著影响($P < 0.05$),被孢霉门(Mortierellomycota)受C/N显著影响($P < 0.05$)。

2.2 不同海拔土壤微生物群落多样性

在凋落物分解过程中,不同海拔土壤细菌和真菌群落的丰富度和多样性指数如图2所示。可知:

除海拔4300 m外,细菌和真菌群落的Observed OTUs和Chao1指数均在雪被融化期,即凋落物降解8个月时达到最大,而海拔4300 m处在雪被覆盖期,即凋落物降解4个月后达到最大。在凋落物分解的3个时期,Shannon和Simpson指数随海拔的变化趋势在细菌群落中相同,在真菌群落中也相同;在雪被覆盖期,细菌和真菌群落的Shannon和Simpson指数随海拔变化最为剧烈。如表3所示,土壤细菌和真菌群落的 α -多样性均受到凋落物降解时间、海拔及二者交互作用的显著影响($P < 0.001$)。

通过NMDS分析进一步探究土壤微生物群落 β -多样性在不同海拔间的差异如图3所示。可知:在细菌群落中,NMDS2轴可将高海拔4100、4300 m处与低海拔3500、3700、3900 m的细菌群落明显区分开,且高海拔处细菌群落结构在凋落物降解的不同时期差异较低海拔处更大;在真菌群落中,具有

表 2 土壤微生物优势菌门与理化性质的 Mantel 检验

Table 2 Mantel test of soil microbial dominant phyla and physicochemical properties

理化性质 Physicochemical property	细菌 Bacteria				真菌 Fungi			
	变形菌门 Proteobac- teria	放线菌门 Actinobacte- riota	酸杆菌门 Acidobac- teriota	绿弯菌门 Chloroflexi	担子菌门 Basidiomy- cota	子囊菌门 Ascomy- cota	被孢霉门 Mortierello- mycota	罗兹菌门 Rozellomy- cota
酸碱度 pH	-0.10	0.01	-0.15	0.08	0.04	0.05	-0.21	-0.16
总有机碳 TOC	-0.05	0.15	0.03	0.01	0.07	0.05	-0.04	-0.20
总氮 TN	0.23	0.16*	-0.05	0.22	-0.15	-0.09	-0.01	0.01
碳氮比 C/N	0.31*	-0.01	-0.02	0.13	-0.18	-0.20	0.29*	0.15
有效磷 AP	-0.21	-0.04	-0.10	-0.16	0.31	0.26	-0.10	-0.15
速效钾 AK	0.15	0.18	0.05	0.13	-0.07	-0.13	-0.06	-0.06
含水率 Soil moisture	-0.13	-0.09	-0.01	-0.06	0.43*	0.30*	-0.11	-0.17
黏粒+粉粒 Clay+Silt	-0.16	-0.01	0.04	-0.07	-0.06	0.01	-0.03	-0.17

注：*表示显著相关($P<0.05$)。

Note: * indicates significant correlation at the $P<0.05$ level.

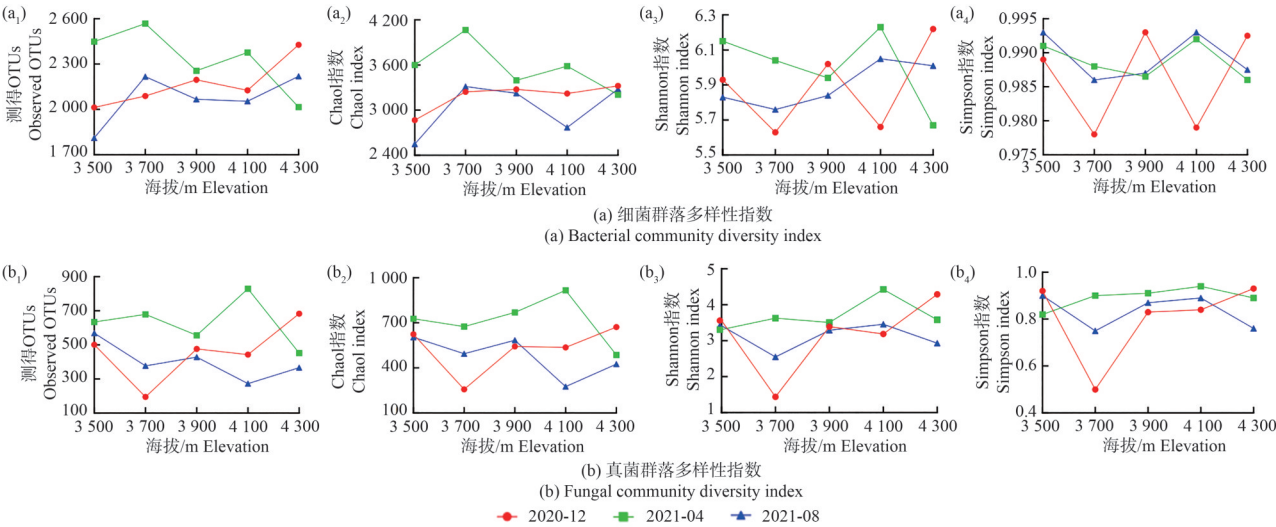


图 2 不同海拔不同时间土壤细菌和真菌的群落多样性指数

Fig. 2 Community diversity indices of soil bacteria and fungi at different elevations and time

类似的分布特征。在凋落物分解过程中,细菌和真菌群落在低海拔 3 500、3 700、3 900 m 和高海拔 4 100、4 300 m 均具有明显的差异;海拔越高,微生物群落结构的差异越大。

表 3 海拔和时间对土壤微生物 α-多样性的影响

Table 3 Effects of altitude and time on α-diversity of soil microorganisms

微生物群落 Microbial community	α-多样性 α-diversity	时间 Time	海拔 Elevation	时间×海拔 Time×Elevation
细菌 Bacteria	测得 OTUs Observed OTUs	***	***	***
	Chao1 指数 Chao1 index	***	***	***
	Shannon 指数 Shannon index	***	***	***
	Simpson 指数 Simpson index	***	***	***
真菌 Fungi	测得 OTUs Observed OTUs	***	***	***
	Chao1 指数 Chao1 index	***	***	***
	Shannon 指数 Shannon index	***	***	***
	Simpson 指数 Simpson index	***	***	***

注：***表示显著相关($P<0.001$)。
Note: *** indicates significant correlation at the $P<0.001$ level.

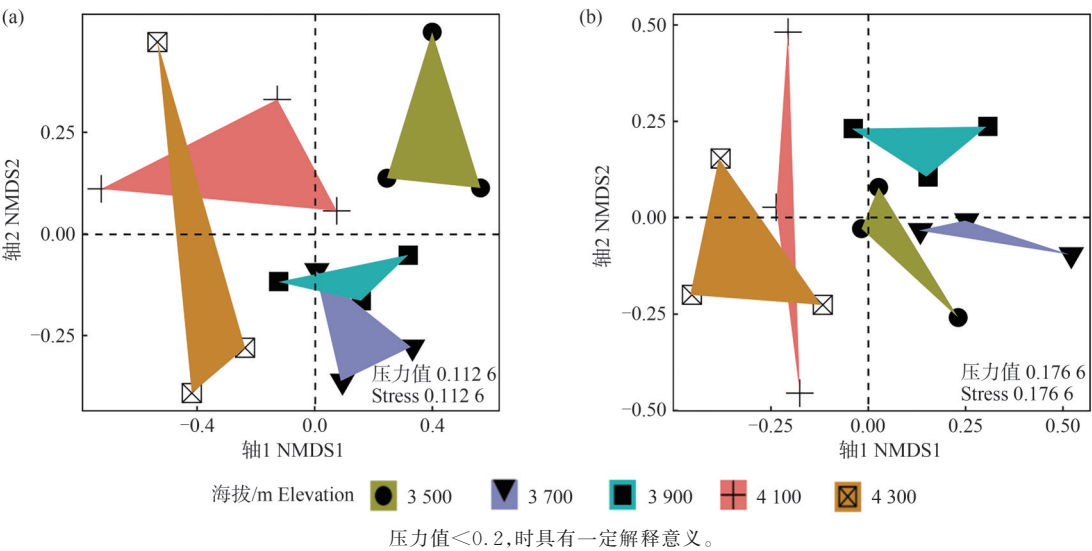


图 3 土壤细菌(a)和真菌(b)群落的NMDS分析

Fig. 3 NMDS analysis of soil bacterial (a) and fungal (b) community

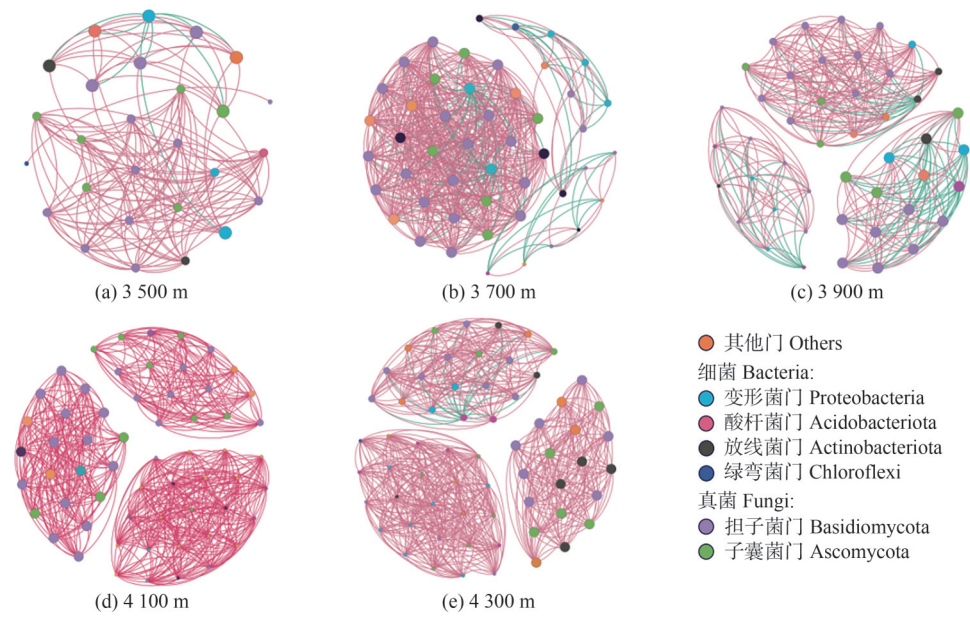
2.3 不同海拔土壤微生物群落共现网络

对 5 个海拔高度处的土壤微生物群落进行网络分析结果见图 4, 可见不同海拔间网络复杂性差异很大。网络参数结果见表 4。可知: 海拔 3 700 m 处的细菌和真菌共生网络具有最大的平均度和图密度, 网络的复杂程度最高, 模块化程度最低; 海拔 4 300 m 处, 网络节点和边的数量最大, 模块化程度较高; 海拔 3 500、3 900、4 100 m 处, 节点和边的数量、模块化程度、平均度均随海拔升高而增加, 网络

结构随海拔升高而更加复杂。在 5 个海拔的共生网络中, 真菌群落均占主导地位, 以担子菌门 (Basidiomycota) 和子囊菌门 (Ascomycota) 为主, 且节点之间均以正相关关系为主, 说明细菌和真菌群落合作关系大于竞争关系。

2.4 不同海拔凋落物降解率及土壤理化性质

不同海拔凋落物降解率和土壤理化性质结果见图 5 和 6。可知: 在凋落物分解过程中, 不同海拔的凋落物降解率随时间变化而逐渐增大, 海拔 3 700 >



红色边表示正相关,绿色边表示负相关。节点大小代表不同的模块。
The red edge indicates positive correlation and the green edge indicates negative correlation. Different node sizes represent different modules.

图4 不同海拔细菌和真菌群落 OTUs 共现网络分析

Fig. 4 Network of co-occurring bacterial and fungi OTUs at different elevations

表4 不同海拔土壤微生物网络参数

Table 4 Soil microbial network parameters at different elevations

海拔/m Elevation	节点 Node	边 Edge	平均度 Average degree	图密度 Graph density	模块化 Modularity
3 500	27	157	11. 630	0. 447	0. 363
3 700	48	553	23. 042	0. 490	0. 190
3 900	46	342	14. 870	0. 330	0. 618
4 100	60	579	19. 300	0. 327	0. 646
4 300	63	637	20. 222	0. 326	0. 651

4 300>3 500>3 900>4 100 m,其中海拔3 500和3 900 m降解率相似程度较大。除海拔3 700和4 300 m外,凋落物降解率随海拔升高而下降。受雪被覆盖和融化的影响,凋落物的降解速率逐渐下降;经过一年的时间,凋落物在不同海拔的降解率为28.2%~45.2%。在凋落物分解过程中,不同海拔间的土壤理化性质差异较大;经历冻融现象后,各海拔的有效磷含量达到最大,黏粒和粉粒、总氮含量最低,在植被生长期时有较大提升;凋落物分解的不同时期,碳氮比随海拔升高总体呈下降趋势,土壤含水率随海拔升高总体呈上升趋势。

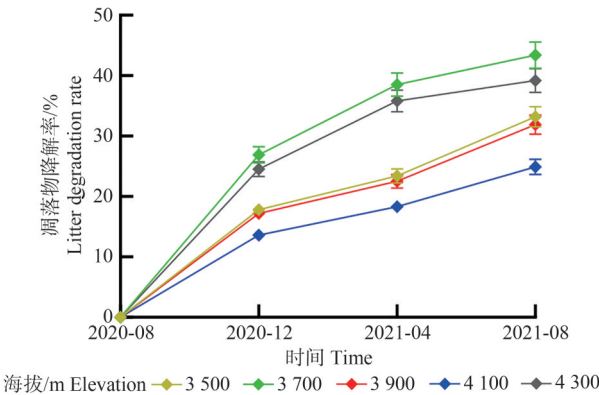


图5 不同海拔不同时间凋落物降解率变化

Fig. 5 Change of litter degradation rate at different elevations and time

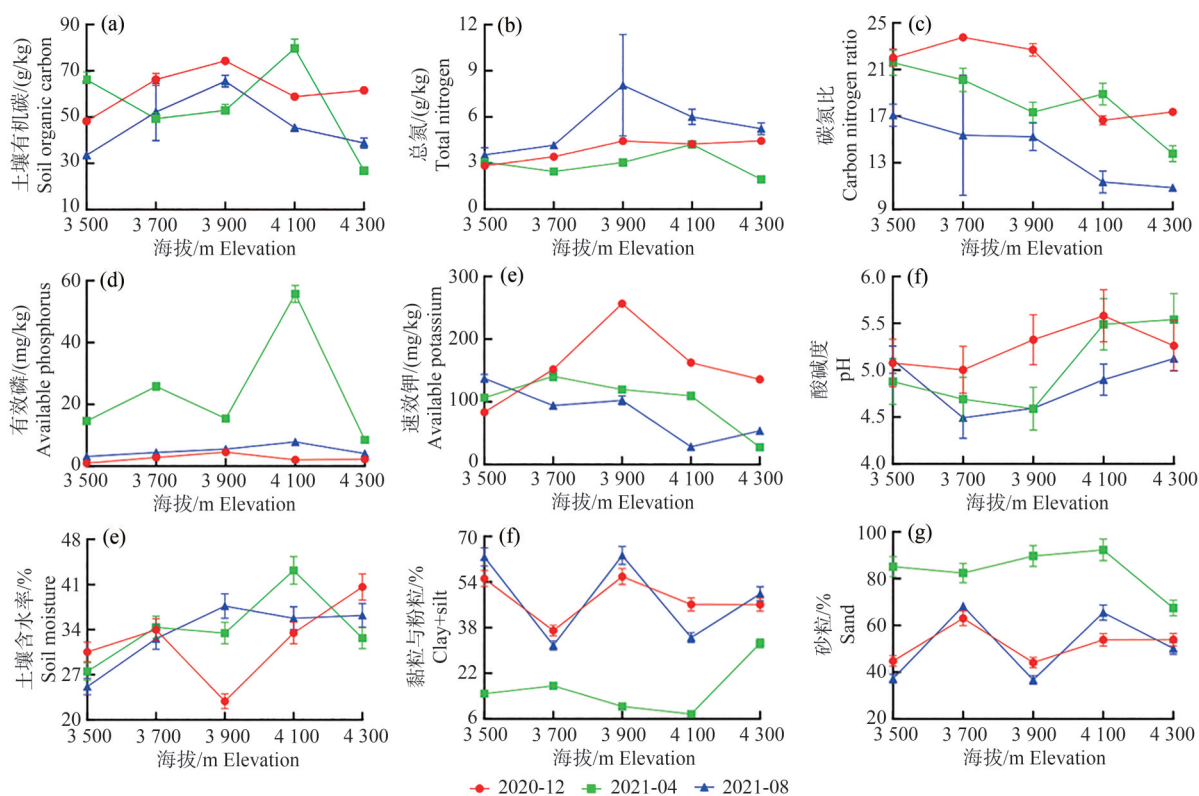


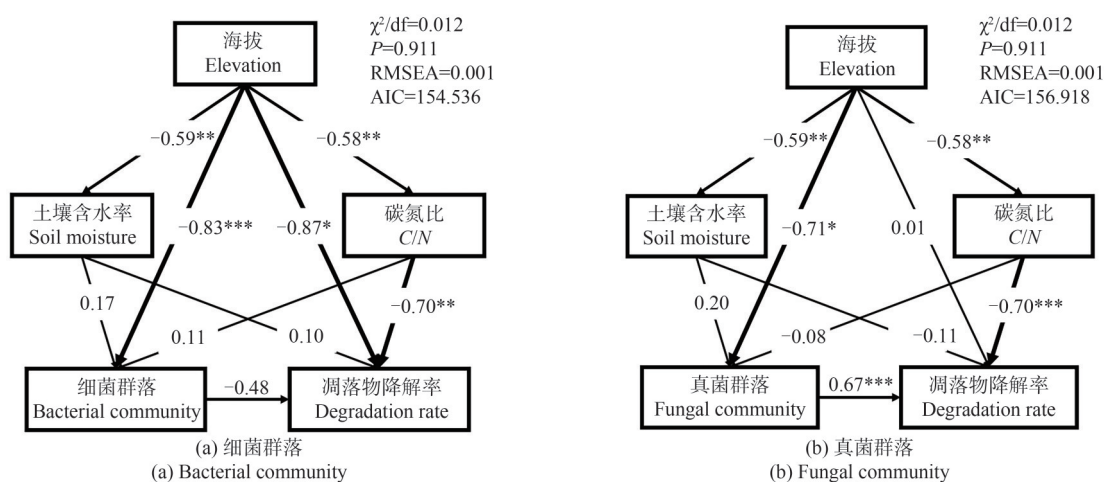
图6 不同海拔不同时间土壤理化性质变化

Fig. 6 Changes of physical and chemical properties of soil at different elevations and time

2.5 土壤微生物群落结构和凋落物降解率的影响因素

微生物群落与凋落物降解率及影响因素的结构方程模型如图7所示。可知:海拔、土壤含水率、

C/N分别对土壤微生物群落和凋落物降解率产生不同程度的影响;在细菌群落中,海拔不仅对群落结构($P<0.001$)和凋落物降解率($P<0.05$)有显著负的直接影响,还对土壤含水率和C/N有显著负的



*, **和***分别表示 $P<0.05$, $P<0.01$ 和 $P<0.001$ 显著相关。箭头宽度与关系强度成正比。

*, ** and *** indicate significant correlations at the $P<0.05$, $P<0.01$ and $P<0.001$ levels, respectively. Arrow width is proportional to the strength of the relationship.

图7 影响微生物群落与凋落物降解率的因素

Fig. 7 Factors affecting microbial community and litter degradation rate

直接影响($P<0.01$),进而间接影响群落结构和凋落物降解率;此外,凋落物降解率还受到 C/N 显著负的直接影响($P<0.01$)。在真菌群落中,海拔也对群落结构有显著负的直接影响($P<0.05$),对土壤含水率和 C/N 有显著负的直接影响($P<0.01$),进而间接影响群落结构和凋落物降解率,凋落物降解率还受到真菌群落显著正的直接影响($P<0.001$)和 C/N 显著负的直接影响($P<0.001$)。

3 讨论

目前普遍认同微生物群落结构是影响生态系统过程的关键生物因素^[15]。在凋落物分解过程中,细菌和真菌群落的协同作用不仅能够促进分解,微生物的群落结构也会发生改变^[16]。在门水平上,细菌群落的优势种类不随海拔和凋落物降解时间而发生改变,其相对丰度在不同海拔间有所差异,主要受总氮、 C/N 显著影响($P<0.05$);真菌群落的优势种及相对丰度随着凋落物的分解变化较大,主要受土壤含水率、 C/N 显著影响($P<0.05$)。真菌群落较细菌群落对凋落物分解的响应更大,且凋落物的分解过程是由真菌主导的^[17]。在凋落物分解早期,变形菌门(Proteobacteria)和子囊菌门(Ascomycota)是最常见的门^[18],分别在细菌和真菌群落中占主导地位。随着凋落物分解时间的推移,易降解的化合物率先被分解,Bhatnagar等^[19]研究发现,酸杆菌门(Acidobacteria)在木质素的降解中发挥着重要作用,但在本研究中并未发现不同海拔细菌群落优势菌群的显著变化,可能是因为变形菌门、放线菌门和酸杆菌门的生态幅较宽,对环境干扰有一定的抵抗能力^[20]。然而,真菌群落似乎发生了演替,不同海拔处子囊菌门(Ascomycota)相对丰度下降、担子菌门(Basidiomycota)相对丰度逐渐增加,担子菌门比子囊菌门对难降解化合物的分解转化能力更强。此外,微生物群落多样性也受到凋落物分解、海拔及二者的交互影响。除海拔4300 m外,其余各处的细菌和真菌群落丰富度指数均在雪被融化期达到最大,说明冻融限制了微生物群落对凋落物分解的响应^[21];由于高海拔4300 m处温度低、雪被融化慢,微生物群落活性的恢复落后于其他海拔。随着凋落物的分解,微生物群落多样性指数在不同海拔间的差异逐渐降低,这与底物基质和微生物群落的代谢有关^[22]。

NMDS分析表明不同海拔的细菌和真菌群落结构存在差异,高海拔4100、4300 m处、低海拔3500、3700、3900 m处的微生物群落分别聚集在NMDS2轴的两侧,这是因为海拔会影响太阳辐射和降水等环境因子,进而导致微生物群落结构的差异^[23]。在凋落物分解的不同阶段,微生物群落结构存在明显差异。此外,不同海拔间细菌和真菌群落的共生网络复杂程度也存在差异,海拔3700 m处网络最为复杂,海拔4300 m处细菌和真菌群落OTUs联系最为密切、节点和边数量最大、模块化程度最高,海拔3500、3900、4100 m处网络复杂程度随海拔升高而增加。这似乎与凋落物的降解存在一定的联系,凋落物在不同海拔处降解率为 $3700>4300>3500>3900>4100$ m,低海拔3700 m处海拔温度、湿度均适宜微生物活动和代谢,因而凋落物降解率最大;高海拔4300 m处光辐射强度大,光降解作用加速了凋落物分解,促进了微生物间的相互作用;海拔3500、3900、4100 m处的凋落物降解率呈现出随海拔升高而下降的趋势,这与Liu等^[24]的研究结果相同,但与细菌和真菌共生网络的复杂程度相反。然而,微生物群落间的相互作用程度并不仅受海拔和凋落物分解影响而产生差异,也存在一定的共性。不同海拔的细菌和真菌共生网络中,主要类群均为真菌群落的担子菌门(Basidiomycota)和子囊菌门(Ascomycota),且二者在凋落物分解中占主导地位^[22],进而影响凋落物的降解率。

凋落物是高寒森林生态系统中物质与能量的重要来源,其分解是生物地球化学循环的关键过程。经过一年的时间,凋落物有近一半的质量损失,这与华西雨屏区常绿阔叶林的凋落物降解率较为相似^[25]。随着时间的推移,不同海拔的凋落物降解率逐渐增加,但凋落物降解速率逐渐降低。在凋落物分解过程中,易溶化合物如淀粉、氨基酸、多糖最先被快速分解,接着纤维素和木质素成为主要分解成分,部分半纤维素与木质素共价结合,其结构复杂因而分解速度较慢。在高寒森林生态系统中,凋落物分解是一个复杂的过程,除了受微生物因素的影响,也会受到非生物因素影响:1)气候因素,如温度、湿度;2)土壤理化性质,如pH、 C/N 等,且本研究发现凋落物降解率与 C/N 呈显著负相关($P<0.001$)。高寒森林所分布的海拔跨度较大,温度、

湿度和土壤理化性质均受海拔梯度的影响,进而影响凋落物的降解率^[26]。本研究发现海拔对C/N和土壤含水率产生显著负的直接影响($P<0.01$),对细菌($P<0.001$)和真菌($P<0.05$)群落也分别产生显著负的直接影响,凋落物降解率也受到上述因素直接或间接的影响。在细菌群落中,海拔可以直接影响凋落物降解率($R^2=-0.87$, $P<0.05$);在真菌群落中,海拔通过影响真菌群落来间接影响凋落物降解率($R^2=0.67$, $P<0.001$),由此可见真菌群落能够直接影响凋落物降解率,并且在高寒森林凋落物的分解过程中占主导地位^[20]。

4 结 论

本研究为高寒森林生态系统中不同海拔凋落物降解规律和微生物群落的响应提供了重要依据,主要结论如下:

1)在凋落物分解过程中,细菌群落组成相对稳定,而不同海拔的真菌群落则发生了演替;细菌和真菌群落的丰富度和多样性指数不仅受凋落物分解和海拔影响,还受到季节性冻融影响;真菌群落不仅在微生物共现网络中占主导地位,还是凋落物分解的主要贡献者;

2)凋落物降解率在不同海拔间存在较大差异,海拔、C/N和土壤含水率是影响凋落物降解率、细菌和真菌群落的关键因素,真菌群落对凋落物分解的影响更大。基于全球气候变化的背景下,进一步阐明高寒森林等气候敏感地区的土壤微生物群落结构和功能对自然生态过程的响应具有十分重要的意义。

参考文献 References

- [1] Running S W. A measurable planetary boundary for the biosphere[J]. *Science*, 2012, 337(6101): 1458-1459
- [2] Freschet G T, Weedon J T, Aerts R, van Hal J R, Cornelissen J H C. Interspecific differences in wood decay rates: Insights from a new short-term method to study long-term wood decomposition[J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(1): 161-170
- [3] Sayer E J. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems[J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2006, 81(1): 1-31
- [4] Jansson J K, Hofmockel K S. Soil microbiomes and climate change[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(1): 35-46
- [5] Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens I A, Sardans J, Luysaert S, Campioli M, Chapin III F S, Ciais P, Malhi Y, Obersteiner M, Papale D, Piao S L, Reichstein M, Rodó F, Peñuelas J. Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance[J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4(6): 471-476
- [6] 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]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 2204
- [7] 张世雄, 秦瑞敏, 杨晓艳, 温静, 徐满厚. 山西吕梁山草本群落物种多样性的海拔梯度格局及与环境因子的关系[J]. *广西植物*, 2020, 40(12): 1860-1868
- [8] Zhang S X, Qin R M, Yang X Y, Wen J, Xu M H. Patterns of species diversity in herbaceous communities at different altitude gradients and their relationships with environmental factors in Luliang Mountains in Shanxi Province, China[J]. *Guhaia*, 2020, 40(12): 1860-1868 (in Chinese)
- [8] 李超男, 李家宝, 李香真. 贡嘎山海拔梯度上不同植被类型土壤甲烷氧化菌群落结构及多样性[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(3): 805-814
- [8] Li C N, Li J B, Li X Z. Soil methanotrophic community structure and diversity in different vegetation types at elevation gradient of Gongga Mountain, Southwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(3): 805-814 (in Chinese)
- [9] Lux J, Xie Z J, Sun X, Wu D H, Scheu S. Changes in microbial community structure and functioning with elevation are linked to local soil characteristics as well as climatic variables[J]. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(12): e9632
- [10] Schall P, Ammer C. How to quantify forest management intensity in Central European forests[J]. *European Journal of Forest Research*, 2013, 132(2): 379-396
- [11] 庞丹波, 吴梦瑶, 赵娅茹, 杨娟, 董立国, 吴旭东, 陈林, 李学斌, 倪细炉, 李静尧, 梁咏亮. 贺兰山东坡不同海拔土壤微生物群落特征及其影响因素[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(7): 1957-1967
- [11] Pang D B, Wu M Y, Zhao Y R, Yang J, Dong L G, Wu X D, Chen L, Li X B, Ni X L, Li J Y, Liang Y L. Soil microbial community characteristics and the influencing factors at different elevations on the eastern slope of Helan Mountain, Northwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(7): 1957-1967 (in Chinese)
- [12] Chen L Y, Liu L, Qin S Q, Yang G B, Fang K, Zhu B, Kuzyakov Y, Chen P D, Xu Y P, Yang Y H. Regulation of priming effect by soil organic matter stability over a broad geographic scale[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 5112
- [13] 曹丽花, 刘合满, 杨红, 连玉珍. 色季拉山不同海拔土壤微生物及真菌群落组成特征[J]. *水土保持学报*, 2022, 36(6): 371-378
- [13] Cao L H, Liu H M, Yang H, Lian Y Z. Characteristics of soil microbial and fungal community composition at different altitudes in Sejila Mountain, Southeastern Tibet[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2022, 36(6): 371-378 (in Chinese)
- [14] Zheng H P, Yang T J, Bao Y Z, He P P, Yang K M, Mei X L, Wei Z, Xu Y C, Shen Q R, Banerjee S. Network analysis and subsequent culturing reveal keystone taxa involved in microbial litter decomposition dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 157: 108230
- [15] Sokol N W, Slessarev E, Marschmann G L, Nicolas A, Blazewicz S J, Brodie E L, Firestone M K, Foley M M, Hestrin R, Hungate B A, Koch B J, Stone B W, Sullivan M B, Zablocki O, Pett-Ridge J. Life and death in the soil microbiome: How ecological processes influence biogeochemistry[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(7): 415-430
- [16] Baldrian P. Forest microbiome: Diversity, complexity and dynamics[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2017, 41(2): 109-130
- [17] Purahong W, Wubet T, Lentendu G, Schlöter M, Pecyna M J, Kapturska D, Hofrichter M, Krüger D, Buscot F. Life in leaf litter:

- Novel insights into community dynamics of bacteria and fungi during litter decomposition[J]. *Molecular Ecology*, 2016, 25(16): 4059-4074
- [18] Zhang W W, Lu Z T, Yang K, Zhu J J. Impacts of conversion from secondary forests to larch plantations on the structure and function of microbial communities[J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 111: 73-83
- [19] Bhatnagar J M, Peay K G, Treseder K K. Litter chemistry influences decomposition through activity of specific microbial functional guilds[J]. *Ecological Monographs*, 2018, 88(3): 429-444
- [20] 姜雪薇, 马大龙, 臧淑英, 张冬有, 孙弘哲. 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]. *微生物学通报*, 2021, 48(4): 1093-1105
- Jiang X W, Ma D L, Zang S Y, Zhang D Y, Sun H Z. Characteristics of soil bacterial and fungal community of typical forest in the Greater Khingan Mountains based on high-throughput sequencing[J]. *Microbiology China*, 2021, 48(4): 1093-1105(in Chinese)
- [21] Monteux S, Weedon J T, Blume-Werry G, Gavazov K, Jassey V E J, Johansson M, Keuper F, Olid C, Dorrepaal E. Long-term in situ permafrost thaw effects on bacterial communities and potential aerobic respiration[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(9): 2129-2141
- [22] Zhang L L, Jia Y Y, Zhang X M, Feng X H, Wu J J, Wang L S, Chen G J. Wheat straw: An inefficient substrate for rapid natural lignocellulosic composting[J]. *Bioresource Technology*, 2016, 209: 402-406
- [23] Perez-Mon C, Frey B, Frossard A. Functional and structural responses of Arctic and alpine soil prokaryotic and fungal communities under freeze-thaw cycles of different frequencies[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 982
- [24] Liu G D, Sun J F, Tian K, Yuan X Z, An S B, Wang H. Litter decomposition of emergent plants along an elevation gradient in wetlands of Yunnan Plateau, China[J]. *Chinese Geographical Science*, 2017, 27(5): 760-771
- [25] 仲琦, 李曾燕, 马炜, 况雨潇, 邱岭军, 黎蕴洁, 涂利华. 氮添加和凋落物处理对华西雨屏区常绿阔叶林凋落叶分解的影响[J]. *植物生态学报*, 2023, 47(5): 629-643
- Zhong Q, Li Z Y, Ma W, Kuang Y X, Qiu L J, Li Y J, Tu L H. Effects of nitrogen addition and litter manipulations on leaf litter decomposition in western edge of Sichuan Basin, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(5): 629-643 (in Chinese)
- [26] 李娜, 赵传燕, 郝虎, 臧飞, 常亚鹏, 汪红, 杨建红. 海拔和郁闭度对祁连山青海云杉林叶凋落物分解的影响[J]. *生态学报*, 2021, 41(11): 4493-4502
- Li N, Zhao C Y, Hao H, Zang F, Chang Y P, Wang H, Yang J H. Decomposition and its nutrients dynamic of Qinghai spruce leaf litter with elevation gradient in Qilian Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(11): 4493-4502 (in Chinese)

责任编辑: 杨爱东



第一作者简介: 侯卓男, 中国农业大学资源与环境学院生态学专业硕士研究生。本科毕业于中国海洋大学, 期间获学校二等奖学金、创新创业奖学金。研究方向为土壤微生物生态、土壤碳素循环, 先后参与西藏高寒森林生态教育部重点实验室开放课题(XZA-JYBSYS-2020-02)、西藏自治区科技创新基地自主研究项目(XZ2022JR0007G)、中国农业大学资源与环境学院“探索计划”资助项目。



通讯作者简介: 魏雨泉, 中国农业大学资源与环境学院生态系副教授。研究方向为有机废弃物资源化、微生物生态, 曾主持国家博士后面上项目、西藏高原森林生态教育部重点实验室开放课题、国家环境保护食品链污染防治重点实验室开放课题, 参与国家重点研发项目、国家自然科学基金项目等, 发表论文90余篇, 以第一作者和通讯作者发表SCI论文34篇, Web of Science数据库高被引论文3篇, 申请专利22项(授权11项), 曾获中国循环经济协会科技进步奖一等奖、江苏省农学会技术创新二等奖、中华环保联合会科学技术一等奖、黑龙江省农业委员会农业科学技术一等奖等。