

色季拉山急尖长苞冷杉外生菌根真菌多样性研究

周彭浩^{1,2,3} 韩其晟⁴ 任毅华^{1,5*} 张济生^{1,6} 屈兴乐¹ 边巴¹

(1. 西藏农牧大学 高原生态研究所; 2. 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站; 3. 西藏生态环境监测网络林芝站, 西藏林芝 860000; 4. 河南科技学院 园艺园林学院, 河南新乡 453003; 5. 西藏高原森林生态教育部重点实验室; 6. 西藏高寒植被生态安全重点实验室, 西藏林芝 860000)

摘要 为探究色季拉山不同海拔梯度下急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*) 外生菌根 (Ectomycorrhizal, ECM) 真菌的多样性特征及其与土壤环境因子的相关性, 本研究在色季拉山东坡以 200 m 为 1 个海拔梯度, 设置 4 个样带 (3 700 m、3 900 m、4 100 m、4 300 m)。采集急尖长苞冷杉的 ECM 真菌样品及土壤样品, 通过 Sanger 测序对 ECM 真菌进行分子鉴定, 分析多样性及其与土壤理化性质的关系。结果表明: (1) 不同海拔的整体侵染率差异不大, 趋于稳定。(2) 急尖长苞冷杉 ECM 真菌种类共 49 种, 隶属于担子菌门和子囊菌门。(3) 在色季拉山 4 个样带中急尖长苞冷杉 ECM 真菌优势菌属均为红菇属 (*Russula*)、乳菇属 (*Lactarius*) 和丝膜菌属 (*Cortinarius*), 只是各海拔 3 种优势种所占比例不同 (3 700 m: 32.35%、14.71%、23.53%; 3 900 m: 25.71%、22.86%、20.67%; 4 100 m: 27.50%、20.00%、20.00%; 4300 m: 37.50%、29.17%、16.67%)。(4) 急尖长苞冷杉林 ECM 真菌群落多样性在不同海拔之间差异变化不大, 4 100 m, Shannon-Wiener 指数显著高于其他海拔, 而 Simpson 多样性指数显著低于其他海拔, 表明中海拔区域更有利于 ECM 真菌多样性的维持。(5) 土壤 pH、有机碳和全磷是驱动 ECM 真菌群落海拔分异的关键因子, 有机碳和全磷与 ECM 多样性指数呈显著正相关, 全氮与 ECM 多样性指数呈负相关。本研究结果可为进一步系统研究亚高山暗针叶林 ECM 真菌随海拔梯度变化的适应性策略, 以及气候变化背景下高海拔森林生态功能维持提供理论依据。

关键词 色季拉山; 急尖长苞冷杉; 海拔梯度; 外生菌根真菌多样性; 土壤理化性质

中图分类号: S718.5

文献标志码: A

文章编号: 2096-4781 (2026) 04-0449-12

DOI: 10.19707/j.cnki.jpa.2026.04.003

A Study of the Diversity of Ectomycorrhizal Fungi Associated with *Abies georgei* var. *smithii* in Sygera Mountain

ZHOU Penghao^{1,2,3}, HAN Qisheng⁴, REN Yihua^{1,5*}, ZHANG Jisheng^{1,6}, QV Xingle¹, BIAN Ba¹

(1. Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Institute of Xizang Plateau Ecology; 2. Linzhi National Forest Ecosystem Observation & Research Station of Xizang; 3. Linzhi Station of the Xizang Ecological Environment Monitoring Network, Linzhi, Xizang 860000, China; 4. College of Horticulture and Landscape Architecture, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang, Henan 453003, China; 5. Key Laboratory of Forest Ecology in Xizang Plateau, Ministry of Education; 6. Key Laboratory of Alpine Vegetation Ecological Security in Xizang, Linzhi, Xizang 860000, China)

Abstract: To investigate the diversity characteristics of ectomycorrhizal (ECM) in Smith Fir

收稿日期: 2025-11-01

作者简介: 周彭浩 (2000-), 男, 汉族, 黑龙江省齐齐哈尔人, 硕士。研究方向: 主要从事森林生态方面研究。

通信作者: 任毅华 (1980-), 男, 汉族, 陕西省西安人, 博士, 副教授。研究方向: 主要从事森林生态方面研究。

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-2022-03); 西藏高原森林生态教育部重点实验室研究生创新计划项目 (XZAJYBSYS-202505)。

(*Abies georgei* var. *smithii*) at different altitudinal gradients in Sygera Mountain and their correlation with soil environmental factors; this study along different elevation gradients on Sygera Mountain collected ECM fungal samples and soil samples from Smith Firs, and then identified the molecular of ECM fungi by using Sanger sequencing to analyze diversity and its relationship with soil physicochemical properties. The results indicate: (1) Overall infection rates across different elevations showed little variation and tended toward stability. (2) A total of 49 ECM fungal species were identified on *Abies georgei* var. *smithii*, belonging to the Basidiomycota and Ascomycota phyla. (3) Across four transects in Sygera Mountain, the dominant genera of ECM fungi in *Abies georgei* var. *Smithii* were *Russula*, *Lactarius*, and *Cortinarius*, though the proportions of these three dominant species varied by elevation: 3 900 m: 25.71%, 22.86%, 20.67%; 4 100 m: 27.50%, 20.00%, 20.00%; 4 300 m: 37.50%, 29.17%, 16.67%. (4) The diversity of ECM fungal communities in *Abies georgei* var. *smithii* forests did not change much between different altitudes. At 4 100 m elevation, the Shannon-Wiener index was significantly higher than at other elevations, while the Simpson diversity index was significantly lower, indicating that mid-elevation zones are more conducive to maintaining ECM fungal diversity. (5) Soil pH, organic carbon, and total phosphorus are key factors driving the altitudinal differentiation of ECM fungal communities. Organic carbon and total phosphorus showed significant positive correlations with ECM diversity indices, while total nitrogen exhibited a negative correlation. The findings of this study provide a theoretical basis for further systematic research on the adaptive strategies of ECM fungi in subalpine dark coniferous forests along altitudinal gradients, as well as for maintaining the ecological functions of high-altitude forests under the context of climate change.

Key words: Sygera Mountain; *Abies georgei* var. *smithii*; Altitude gradient; Diversity of ectomycorrhizal fungi; Soil physical and chemical properties

在全球变暖持续加速的背景下,高海拔生态系统因其低温、强紫外辐射、季节性冻融和养分贫瘠等多重胁迫而表现出极端的脆弱性和高度的气候敏感性,被视为全球变化的“预警区”^[1,2]。随着全球变暖加剧,高山森林的物种组成、群落结构和生态功能正经历显著变化^[3],急剧变暖正在重塑高山森林的物种组成、群落结构和生态功能^[4]。外生菌根(Ectomycorrhizal, ECM)真菌作为植物—土壤互作的关键纽带,其多样性及生态适应性对维持高山森林的稳定性至关重要^[5]。

ECM真菌在森林生态系统中的功能虽然已被广泛研究,但多集中于低海拔或温带森林,而对高海拔地区,尤其是青藏高原边缘山地森林的ECM真菌群落特征及驱动因素仍缺乏系统性认知。海拔作为生态环境的一个重要复合因子,其变化可带来温度、降水、土壤理化性质、微生物活性及宿主植物生理特性的变化,显著影响ECM真菌的群落组成和多样性^[6-8]。相关研究表明,ECM真菌的丰富度多随海拔升高呈单峰模式或递减趋势^[9],但在阿尔卑斯山地区,某些耐寒真菌类群在高海拔环境下则表现出更强的竞争优势^[10],青藏高原作为“世界屋脊”,多样的生态系统和气候变化必然会引起ECM真菌多样的环境响应机制。急尖长苞冷杉作为青藏高原色季拉山优势建群树种,其分布范围狭窄,受气候变化和其他因素的影响,种群数量呈下降趋势,其共生ECM真菌的多样性可能进一步受到宿主特异性、生境片段化及环境过滤效应的调控^[8],但目前相关研究仍较为匮乏。

急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)是青藏高原东南缘色季拉山地区亚高山暗针叶林的建群种

和优势树种,对维持区域水源涵养、碳固定及生物多样性具有不可替代的作用^[11]。高海拔环境下的低温、强紫外线辐射、季节性冻融及养分匮乏等胁迫条件严重限制了植物的生长和养分吸收^[12],但ECM真菌可通过与宿主植物形成共生关系,显著增强植物对氮、磷等矿物元素的吸收能力,并提高其抗逆性^[5,13-15],增强其对高海拔环境的适应能力。因此,研究急尖长苞冷杉ECM真菌多样性沿海拔梯度的分布格局及其环境驱动因子,对深入理解高山森林生态系统对未来气候变化的响应策略具有重要意义。

本研究以藏东南色季拉山急尖长苞冷杉林为研究对象,对不同海拔梯度ECM真菌进行采样与测定,结合DNA提取技术、PCR技术和Sanger测序方法,分析色季拉山急尖长苞冷杉ECM真菌的物种组成和生物多样性,同时分析不同海拔ECM群落的变化规律及差异,探讨关键环境因子对ECM真菌群落构建的影响,进一步完善高海拔冷杉林ECM真菌群落结构与多样性,以期为该区域的生物多样性保护、预测未来气候变化下植物-微生物共生关系的演变趋势及退化森林生态系统的恢复提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

色季拉山(29°30' - 30°10' N, 94°20' - 94°50' E)位于西藏自治区林芝市境内,属于念青唐古拉山脉东南段,是雅鲁藏布江下游的重要支流——尼洋河与帕隆藏布江的分水岭^[16]。该区域地处青藏高原东南缘,属于典型的高山峡谷地貌,海拔范围约2 800 ~ 5 300 m,地势起伏显著,坡度陡峭,形成明显的垂直气候带和植被带。受印度洋暖湿气流和高原寒流的共同影响,气候表现为温凉湿润的高原季风气候,年均气温-2℃~2℃,最热月(7月)均温9℃~12℃,最冷月(1月)均温-15℃~-5℃。年降水量800~1 200 mm,主要集中在5-9月,占全年降水的80%以上。由于海拔梯度变化大,气候垂直分异明显,低海拔地区(<3 000 m)气候较温和,而高海拔地区(>4 000 m)常年低温,冬季积雪覆盖期长,季节性冻融作用显著。受气候、植被和地形的影响,土壤类型随海拔变化呈现明显的垂直地带性分布,低海拔地区(<3 500 m):以山地棕壤为主,腐殖质层较厚,有机质含量较高(5%~10%),pH值5.0~6.5,土壤肥力较好;中海拔地区(3 500~4 200 m):过渡为山地暗棕壤和亚高山草甸土,有机质积累更显著(10%~15%),但随海拔升高,土壤风化减弱,砾石含量增加。高海拔地区(>4 200 m):以高山草甸土和寒冻土为主,土层浅薄,有机质分解缓慢,土壤呈微酸性至中性(pH 6.0~7.0)^[17-19]。

1.2 样品采集

2024年7-9月,在色季拉山东坡,以200 m为一个海拔梯度,设置4个50 m×200 m的样带,4个样带海拔分别为3 700 m、3 900 m、4 100 m、4 300 m,每个样带内按左、中、右选取3个急尖长苞冷杉外生菌根采样点,即3个重复,每个采样点内随机选取5株标准木作为采样木,每株采样木之间间距大于10 m,共计60株,记录每株独立木的树高、胸径、冠幅、地理坐标等信息。以每株采样木为中心分别在其东南和西北两个方向对侧根进行外生菌根样品采集,每株采样木采集4~6根侧根(所有侧根数不少于150个根尖)。采集后装入塑料袋中并编号,在塑料袋中加入适量腐殖质,喷洒些许水分,防止菌根真菌样品失活,随后将当天采集的急尖长苞冷杉外生菌根放入实验室冰箱中进行冷藏,温度保持在4℃,以保持其活性。在每株采样木根系样品取样完毕后将根际周围土壤装入自封袋中作为土壤样品,将每个采样点的土壤样品混合均匀,剔除砾石杂物等,带回实验室阴干,过100目土壤筛后保存,用于测定土壤理化性质。

(样带信息见表 1)。

表 1 样带及采样木基本信息
Tab. 1 Sample strip and sampling log basic information

样带编号	采样海拔/m	经度	纬度	平均胸径/cm	平均树高/m	土壤平均温度/°C
Pop1	3 700	94°69' - 94°71'	29°60' - 29°64'	36.3	17.3	4.34
Pop2	3 900	94°70' - 94°72'	29°63' - 29°65'	35.1	14.3	3.39
Pop3	4 100	94°70' - 94°71'	29°62' - 29°65'	35.0	12.3	2.57
Pop4	4 300	94°70' - 94°72'	29°61' - 29°65'	34.0	9.5	1.49

注：Pop1：3 700 m；Pop2：3 900 m；Pop3：4 100 m；Pop4：4 300 m。

1.3 菌根样品测序

1.3.1 DNA 提取

用于 DNA 提取的根尖全部取自色季拉山急尖长苞冷杉树种。采用 EZup 柱式真菌基因组 DNA 抽提试剂盒（上海生工生物股份有限公司）进行提取，操作步骤严格按照试剂盒操作说明进行。

1.3.2 PCR 扩增

PCR 处理以 2x Taq PCR Mix 为酶，ITS1-ITS4 为引物进行扩增，各体系用量为模板 DNA 10 μL、2x Taq PCR Mix 25 μL、ITS1 2 μL、ITS4 2 μL、Sterilized ddH₂O 11 μL，总体积为 50 μL。反应程序见表 2。PCR 扩增产物的定量测定、均一化、文库制备、测序及质量控制等工作均由上海生工生物股份有限公司完成。通过质量筛查获得有限的序列，对优化后的序列进行 97% 聚类分析。运用 GenBank 的序列局部相似性查询系统（BLAST），在 GenBank、EMBL、DDBJ 及 PDB 4 个 DNA 序列数据库中搜索与所测 DNA 序列相似的序列，并进行分类鉴定。

表 2 PCR 反应程序表
Tab. 2 PCR reaction procedure

步骤	温度/°C	时间	循环数
预变性	94	5 min	30
变性	94	30 sec	
退火	55	30 sec	
延伸	72	1 min	
终延伸	72	10 min	
保存	4	∞	

1.4 土壤理化性质测定

土壤理化性质测定：土壤 pH 值用电位法测定；土壤含水率（WC）采用烘干法计算；土壤电导率（EC）使用电导率仪测定；土壤样品进行风干后，经高氯酸-硫酸消煮后使用凯氏定氮法测定土壤全氮（TN）；利用重铬酸钾氧化测定土壤有机碳（TOC）；采用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定土壤全磷（TP）。

1.5 统计分析

土壤理化数据利用 Excel 软件进行预处理，采用 SPSS 25.0 软件进行统计分析。利用单因素方差分析方法分析不同海拔 ECM 真菌多样性指数，显著性检验采用 Duncan’s 法；采用主成分分析法（PCA）分析

不同海拔 ECM 真菌组成差异性；使用 R Studio 软件进行多样性及丰富度指数计算；利用 Canoco 5.0 软件进行真菌多样性指数、优势菌属与环境因子的冗余分析（RDA）；利用 Origin 2021 软件进行相关性分析绘图；并计算 *OUT* 相对丰度：

$$\text{相对丰度} = \left(\frac{\text{OTU 个体数}}{\text{总 OTU 数}} \right) \times 100\%$$

(1)

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

4 个海拔样带土壤理化性质见表 3，不同海拔之间的电导率 EC、pH、TN、TP、TOC 和 WC 有显著性差异（*P* < 0.05）。3 700 m 的 EC、pH 和 TN 含量最高，且随着海拔的提升，EC、pH 和 TN 这 3 个土壤理化性质会下降，TP 和 TOC 在 4 100 m 最高，TP 随海拔的提升而增大，TOC 随海拔的提升呈现先增后减的规律，WC 在 3 900 m 最大，与海拔变化未呈现明显的规律。

表 3 不同海拔急尖长苞冷杉林样带的土壤理化状况

Tab. 3 Soil physicochemical properties of *Abies georgei* var. *smithii* transects at different elevations

海拔/m	电导率EC(mS/cm)	pH	全氮(TN/g·kg ⁻¹)	全磷(TP/g·kg ⁻¹)	有机碳(TOC/g·kg ⁻¹)	含水率(WC/%)
3 700	64.50 ± 16.35a	5.84 ± 0.22a	68.01 ± 25.02a	1.70 ± 0.47c	148.40 ± 55.65a	55.48 ± 4.23b
3 900	48.53 ± 9.28b	5.77 ± 0.26a	34.61 ± 25.38b	3.20 ± 1.38b	111.18 ± 40.78ab	84.00 ± 10.88a
4 100	48.49 ± 19.70b	5.50 ± 0.17b	30.86 ± 14.94bc	4.61 ± 1.23a	160.70 ± 117.74a	78.46 ± 7.24ab
4 300	28.65 ± 4.09c	5.43 ± 0.18c	18.53 ± 3.50c	4.61 ± 0.60a	91.10 ± 14.50b	69.66 ± 7.41ab

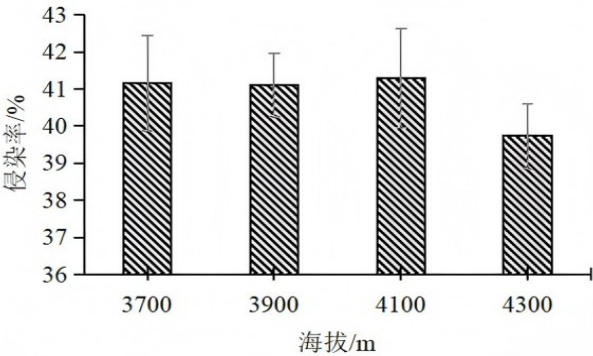
注：不同小写字母表现差异显著（*P* < 0.05）。

2.2 色季拉山不同海拔急尖长苞冷杉外生菌根真菌侵染率

图 1 显示，各海拔急尖长苞冷杉的 ECM 侵染率差异不显著（*P* > 0.05），以 4 100 m 海拔带的侵染最高（41.29%），3 700 m 海拔带的侵染率次之（41.17%），而后依次是 3 900 m 海拔带（41.12%）、4 300 m 海拔带（39.73%）。

图 1 不同海拔急尖长苞冷杉 ECM 侵染率

Fig.1 ECM infection rates of *Abies georgei* var. *smithii* at different elevations



2.3 急尖长苞冷杉 ECM 真菌测序结果统计

对不同海拔急尖长苞冷杉 ECM 真菌 OTUs 经 BLAST 进行 DNA 序列比对，经鉴定共有 49 个 OTUs 与目

前已知的种类相似度较高，隶属于担子菌门和子囊菌门（见表4）。其中，担子菌门和子囊菌门的 OTU 比例分别为 92.59% 和 7.41%。

表4 急尖长苞冷杉 ECM 真菌所属菌属
Tab.4 Fungal genera to which the ECM fungi of *Abies georgei* var. *smithii*

序号	OTU(所属菌属)	序号	OTU(所属菌属)
1	高卢蜜环菌 <i>Armillaria gallica</i>	26	铁乳菇 <i>Lactarius ferruginascens</i>
2	阿太菌科未知菌属 <i>Atheliaceae sp.1</i>	27	盘菌亚门未知菌属 <i>Pezizomycotina sp.</i>
3	空团菌属未知种 <i>Cenococcum sp.1</i>	28	担子菌门未知属 <i>Piloderma</i>
4	栗色锁瑚菌 <i>Clavulina castaneipes</i>	29	假小垫革菌属未知种 <i>Pseudotomentella sp.</i>
5	丝膜菌属未知种 <i>Cortinarius paragaudis sp.</i>	30	担子菌门未知属 <i>Rhizoctonia butinii</i>
6	丝膜菌属未知种 <i>Cortinarius sp.</i>	31	喜马拉雅山红菇菌属未知种 <i>Russula indohimalayana sp.</i>
7	丝膜菌属未知种 <i>Cortinarius sp.1</i>	32	喜马拉雅山红菇菌属未知种 <i>Russula indohimalayana sp.1</i>
8	丝膜菌属未知种 <i>Cortinarius sp.2</i>	33	喜马拉雅山红菇菌属未知种 <i>Russula indohimalayana sp.2</i>
9	丝膜菌属未知种 <i>Cortinarius sp.3</i>	34	喜马拉雅山红菇菌属未知种 <i>Russula indohimalayana sp.3</i>
10	丝膜菌属未知种 <i>Cortinarius sp.4</i>	35	红菇菌属未知种 <i>Russula sp.</i>
11	丝膜菌属未知种 <i>Cortinarius sp.5</i>	36	红菇菌属未知种 <i>Russula sp.1</i>
12	丝膜菌属未知种 <i>Cortinarius vanduzerensis</i>	37	红菇菌属未知种 <i>Russula sp.2</i>
13	鹿松露菌属未知种 <i>Elaphomyces sp.</i>	38	红菇菌属未知种 <i>Russula sp.3</i>
14	南方黄皮菌 <i>Fulvoderma australe</i>	39	红菇菌属未知种 <i>Russula sp.4</i>
15	丝膜菌科未知属 <i>Galerina allospora</i>	40	红菇菌属未知种 <i>Russula sp.5</i>
16	腔块菌属未知种 <i>Hydnotrya sp.</i>	41	红菇菌属未知种 <i>Russula sp.6</i>
17	子囊菌门未知属 <i>Hydnotrya zayuensis</i>	42	蜡壳耳菌属未知种 <i>Sebacina sp.</i>
18	乳菇菌属未知种 <i>Lactarius sp.</i>	43	蜡壳耳菌属未知种 <i>Sebacina sp.1</i>
19	冷杉乳菇菌属未知种 <i>Lactarius abieticola</i>	44	蜡壳耳菌属未知种 <i>Sebacina sp.2</i>
20	冷杉乳菇菌属未知种 <i>Lactarius abieticola sp.1</i>	45	蜡壳耳菌属未知种 <i>Sebacina sp.3</i>
21	冷杉乳菇菌属未知种 <i>Lactarius abieticola sp.2</i>	46	篮状菌属未知种 <i>Talaromyces sp.</i>
22	冷杉乳菇菌属未知种 <i>Lactarius abieticola sp.3</i>	47	小垫革菌属未知种 <i>Tomentella sp.</i>
23	金色乳菇菌属 <i>Lactarius alnicola</i>	48	拟小垫革菌属未知种 <i>Tomentellopsis sp.</i>
24	耳叶乳菇菌属未知种 <i>Lactarius atrii sp.</i>	49	巨孔绒盖牛肝菌 <i>Xerocomus magniporus</i>
25	耳叶乳菇菌属未知种 <i>Lactarius atrii sp.1</i>		

通过计算 OTUs 的相对丰度和组成，不同海拔的急尖长苞冷杉林分的 ECM 真菌群落组成结构存在差异（图 2）。3 700 m 急尖长苞冷杉林分中相对丰度较高的菌属是红菇属（*Russula*）和丝膜菌属（*Cortinarius*），其相对丰度为 32.35% 和 23.53%，其次是乳菇属（*Lactarius*），为 14.71%。在 3 900 m 的急尖长苞冷杉林分中，相对丰度较高的菌属是红菇属，占 25.71%；乳菇属占 22.86%；丝膜菌属占 20.67%。在 4 100 m 的急尖长苞冷杉林分中，优势菌属是红菇属，占 27.50%；乳菇属和丝膜菌属分别占 20.00%。在 4 300 m 的急尖长苞冷杉林分中，优势菌属是红菇属和乳菇属，分别占 37.50% 和 29.17%；丝膜菌属占 16.67%。可见，红菇属、乳菇属和丝膜菌属是急尖长苞冷杉林分 ECM 真菌群落中的优势菌属，但不同海拔其相对丰度比例不同，红菇属在不同海拔急尖长苞冷杉林分中相对丰度均最高。

2.4 不同海拔急尖长苞冷杉 ECM 真菌群落组成

根据测序鉴定结果表明，利用 RStudio 软件进行去重和排除，所有序列被分为 49 个 OTUs。不同海拔急尖长苞冷杉 ECM 共有和特有 OTU 数为：Pop1（3 700 m）共有急尖长苞冷杉 ECM 的 OTU 数为 35 个，

特有2个；Pop2（3 900 m）共有36个，特有4个；Pop3（4 100 m）最多，共有42个，特有2个；Pop4（4 300 m）最少，共有24个，特有1个。各海拔共有急尖长苞冷杉ECM的OTU数为17个（见图3）。

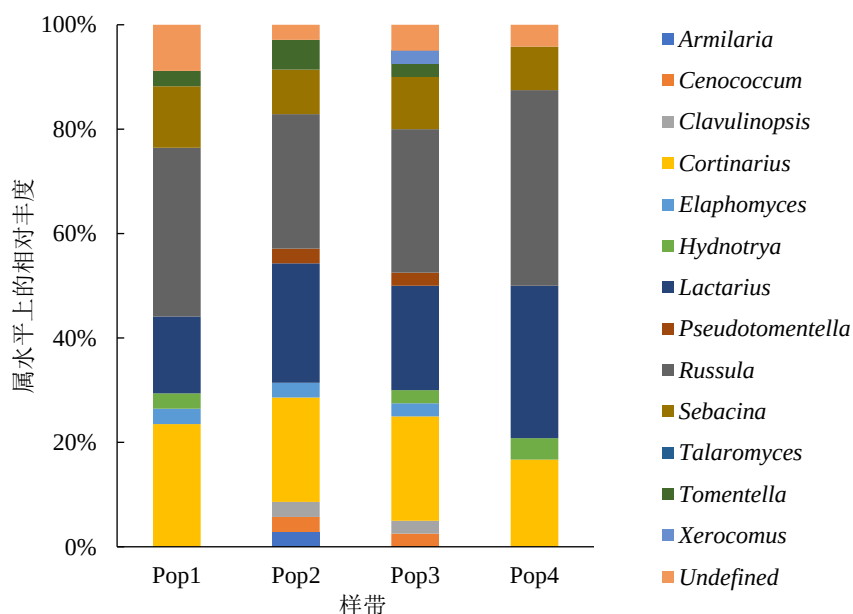


图2 不同海拔急尖长苞冷杉ECM属水平上的相对丰度及组成

Fig.2 Relative abundance and composition of the ECM genus at different altitudes of *Abies georgei* var. *smithii*

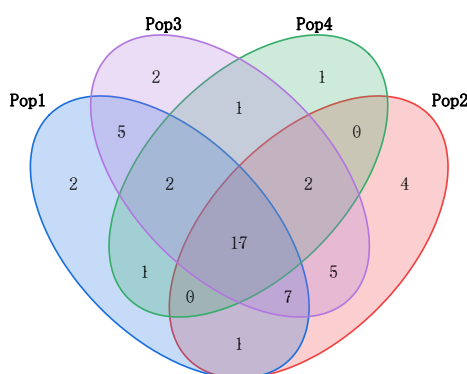


图3 不同海拔急尖长苞冷杉ECM真菌OTUs韦恩图

Fig. 3 Venn diagram of different altitude ecotonal *Abies georgei* var. *smithii* glauca fungal OTUs

2.5 不同海拔ECM真菌多样性差异

通过对4个海拔样带的ECM真菌群落进行Simpson多样性指数、Shannon-Wiener指数及Pielou均匀度指数分析，4 100 m海拔的急尖长苞冷杉ECM真菌群落最为丰富，Simpson多样性指数最小，为0.53，与其他海拔呈现显著性差异（ $P < 0.05$ ）；Shannon-Wiener指数最大，为0.98，显著高于其他海拔。当海拔低于4 100 m时，Simpson多样性指数和Shannon-Wiener指数随海拔的提升呈现出上升的趋势，Pielou均匀度指数在不同海拔之间无显著差异。整体来看，仅4 100 m海拔样带的真菌多样性最为突出，其他海拔样带的真菌多样性变化差异不大。

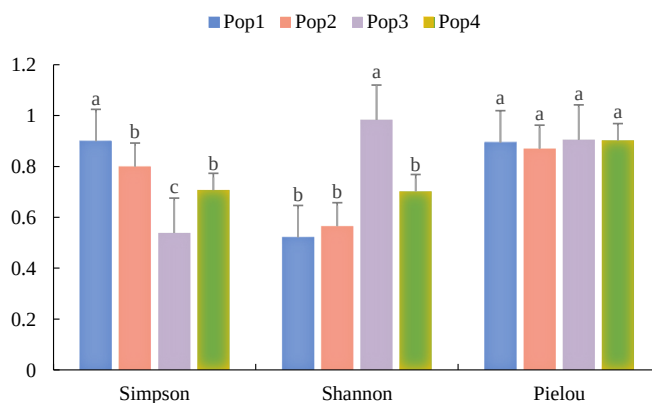


图4 不同海拔急尖长苞冷杉ECM真菌多样性指数

Fig.4 Diversity index of ectomycorrhizal fungi of different altitudes of *Abies georgei* var. *smithii*

2.6 海拔梯度及土壤理化性质对ECM真菌多样性的影响

根据不同海拔中的真菌信息进行主成分分析 (PCA), 结果如图5所示, 第一轴解释率 (PCA1) 为 57.99%, 第二轴解释率 (PCA2) 为 32.70%, 总解释率可达到 90.69%, 说明不同海拔样带急尖长苞冷杉 ECM 真菌样本相对分散, 同一海拔样带 ECM 真菌样本相对聚集, 这表明不同海拔急尖长苞冷杉 ECM 真菌群落组成存在明显差异。

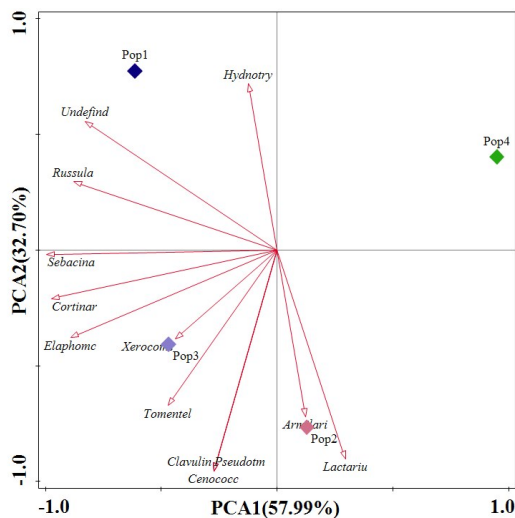


图5 急尖长苞冷杉ECM真菌群落的PCA分析

Fig.5 PCA analysis of the ECM fungal community of *Abies georgei* var. *smithii*

对海拔及土壤理化性质与不同海拔急尖长苞冷杉ECM真菌优势菌属进行RDA分析 (图6A) 表明, RDA1轴的解释量为64.02%, RDA2轴的解释量为29.90%, 总解释量为93.92%, 可以反映相应实际情况。海拔 (ALT)、pH、TP以及含水率WC与红菇属和乳菇属呈负相关, TN、TOC、EC以及土壤温度 (AST) 与红菇属和乳菇属呈正相关; 丝膜菌属与TN、TOC、EC以及AST呈负相关, 与海拔ALT、pH、TP以及含水率呈正相关。对ECM真菌多样性与土壤理化性质进行RDA分析 (图6B) 发现, TOC、TP、ALT以及pH与ECM真菌Shannon-Wiener指数、Simpson指数和Pielou指数呈正相关, 与其余因子呈负相关。其中, ECM真菌Shannon-Wiener指数与TOC和TP正相关关系较强, 与TN呈现较强的负相关; ECM真菌

Simpson指数与TOC和TP呈现较强的正相关，与TN呈现较强的负相关；ECM真菌Pielou指数与ALT和pH呈现较强的正相关，与EC、WC以及AST呈现较强的负相关。

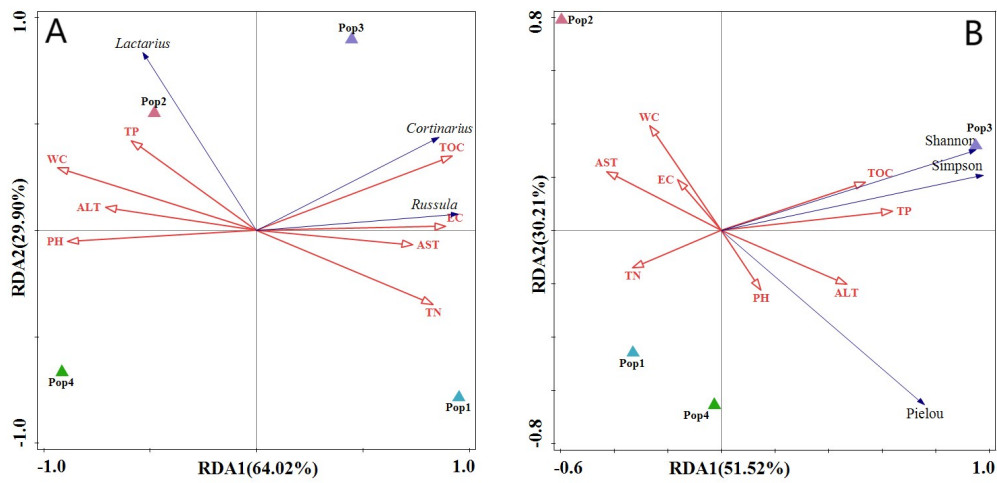
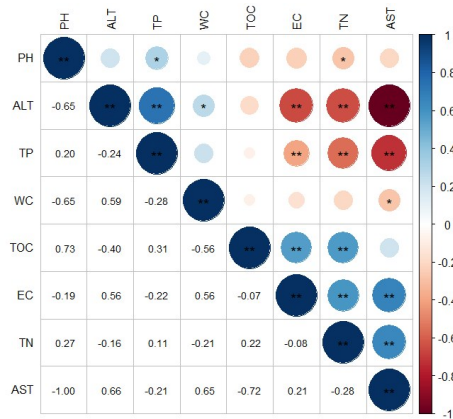


图6 海拔及土壤理化性质与急尖长苞冷杉优势菌属 (A) 及ECM多样性指数 (B) 的RDA分析

Fig.6 RDA analysis of altitude and soil physical and chemical properties with respect to the dominant fungal genera (A) and ECM diversity index (B) of the *Abies georgei* var. *smithii*

对海拔和土壤理化性质进行Pearson相关性分析 (图7) 表明，土壤TP和WC会随着海拔的升高而增大，AST、EC和TN会随着海拔的升高而减小，土壤TP与EC、TN以及AST呈极显著负相关 ($P < 0.01$)，与pH呈显著正相关 ($P < 0.05$)，TOC与EC和TN呈极显著正相关 ($P < 0.01$)，EC与TN和AST呈极显著正相关 ($P < 0.01$)，全氮TN与AST呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。



注: *Abies georgei* var. *smithii*

图7 急尖长苞冷杉海拔及土壤理化性质之间相关性热图

Fig.7 Heatmap showing the correlation between altitude and soil physical and chemical properties of the *Abies georgei* var. *smithii*

3 讨论

3.1 不同海拔ECM真菌群落结构

本研究中不同海拔的ECM真菌侵染率差异不大，可能是因为急尖长苞冷杉本身适应性较强，能在不

同海拔广泛分布,其根系系统可为ECM真菌提供稳定的生态位。即使海拔变化,宿主植物的生物量或根系活性未显著改变,ECM真菌的侵染率则会保持稳定。通过Sanger测序共获得49个急尖长苞冷杉ECM真菌OTUs,说明急尖长苞冷杉ECM真菌资源较为丰富。49个真菌OTUs绝大部分是担子菌门真菌,小部分是子囊菌门真菌。担子菌门真菌是急尖长苞冷杉ECM真菌的绝对优势真菌,占有菌根ECM真菌的92.59%,这与冷杉属(*Abies*)树种ECM真菌多样性的多数研究结果基本一致^[20,21],体现了担子菌门真菌在森林生态系统中的绝对重要地位。但在相关研究中,也有子囊菌门的相对丰度高于担子菌门的情况^[22],这可能与生境差异及ECM真菌的共性及专一性有关^[23],子囊菌门里的许多腐生性真菌可以通过分解土壤中难以降解的有机质和营养物质,提高土壤养分利用效率^[24],这可能导致子囊菌门真菌的进化及其物种多样性可能高于担子菌门。担子菌门真菌大多为腐生或者寄生菌,而子囊菌门真菌绝大多数为腐生菌^[25]。从属层面来看,优势菌属分别是红菇属、乳菇属和丝膜菌属,且都属于担子菌门。有研究表明,这3个属的外生菌根真菌不仅可以与大部分裸子植物如冷杉属、落叶松属、云杉属等广泛形成ECM共生系统,还能与部分被子植物形成互利共生系统^[26-28],如栎、松、桦、椴、杨、柳等^[29,30]。进一步说明担子菌门外生菌根真菌不仅是色季拉山急尖长苞冷杉种群的优势菌种,同时还能与其他多种被子植物形成共生关系,具有重要应用开发前景。

优势菌属在不同海拔急尖长苞冷杉林分中的分布和相对丰度有所差别,这是由林分生长状态决定的,在相同生态位上,ECM真菌会因为寄主的需求改变而产生直接替代或直接失去优势地位,不同海拔林分中ECM真菌群落动态的明显变化可能是优势菌群相互竞争相互制约的结果^[31]。尽管随海拔变化,急尖长苞冷杉林分的ECM真菌优势菌属分布及其相对丰度发生动态改变,但其整体多样性变化差异并不显著,这一特征也体现了真菌多样性在环境变化中的弹性及稳定性^[5]。

真菌多样性在环境变化中的稳定性并非偶然,而是ECM真菌群落对环境变化的功能性适应^[32]。在本研究中,4 100 m海拔的急尖长苞冷杉林ECM真菌的Shannon-Wiener指数最高,为0.98,显著高于其他海拔($P < 0.05$),该海拔具备相对稳定的水热条件和较高的根系分泌物输入,有利于维持多样化的ECM功能群;随着海拔的提升,ECM真菌的Shannon-Wiener指数呈现出先增后减的趋势,3 700 m海拔的急尖长苞冷杉林ECM真菌的Shannon-Wiener指数仅为0.52,显著低于其他海拔($P < 0.05$),这可能是因为海拔变化通过调控温度和水分可利用性间接影响土壤微生物活性,进而改变ECM真菌的多样性模式,中海拔(4 100 m)样带的ECM真菌功能群最为丰富,这可能与该海拔区间稳定的水热条件和较高的根系分泌物输入有关。而在高海拔(4 300 m)区域,低温限制土壤微生物的分解作用,导致养分矿化速率降低,从而可能迫使ECM真菌与宿主植物形成更紧密的共生关系以获取养分^[33],表现出功能冗余与生态位替代机制,从而维持ECM真菌群落结构的相对稳定,这一机制与鲁莹等^[34]在樟子松人工林研究中得出的结论一致:土壤真菌群落在不同林龄间 α 多样性与 β 多样性均无显著差异,群落功能趋于稳定,生态功能更趋有利于植物生长。

ECM真菌群落的稳定性还体现在其对环境变化扰动的缓冲能力^[32],高海拔季节性冻融导致的土壤扰动可能进一步减少高海拔ECM真菌的物种共存^[35,36]。但在本研究中,红菇属、乳菇属和丝膜菌属广谱性菌根真菌在不同海拔中仍保持优势地位,表明这些类群具备广泛的宿主适应性与环境可塑性,可在资源受限或扰动频繁的环境中维持其生态功能。这与“微生物群落构建的生态驱动框架”相呼应^[37],即微生

物群落通过生态位分化与扩散限制机制,在环境变化中实现结构与功能的动态平衡。

3.2 ECM真菌多样性与土壤因子的关系

土壤作为影响植被生长的重要因素之一,其理化性质影响植物根系真菌群落组成^[38]。本研究结果显示,急尖长苞冷杉ECM真菌多样性指数与土壤因子呈较强的相关性。中海拔区域的ECM真菌多样性更高,这与该海拔范围内较高的土壤有机质含量和适宜的pH密切相关。已有研究证实,土壤pH是驱动ECM真菌群落的关键因素^[39],土壤pH可以影响ECM真菌的生长及其菌丝的代谢,同时,土壤pH可以通过改变土壤养分的可用性来间接改变ECM真菌群落种类^[40]。随着海拔的提升,pH呈降低趋势,不同海拔之间的pH值存在显著差异,虽然4个海拔之间的平均pH值变化相差不大,但是即使pH值变化很小,环境土壤中的ECM真菌群落也会发生明显变化。pH值还可以通过影响真菌胞外酶的活性来调控其养分获取能力^[41],高海拔样带的ECM真菌多样性较低,可能也与该区域土壤温度低、冻融作用频繁及养分可利用性较差有关^[36]。

基于RDA分析,TOC和TP是影响ECM真菌群落结构的关键因子。在高海拔样带,较高的磷含量与红菇属和乳菇属等腐生型ECM真菌的富集显著相关,这些类群可能更依赖易分解有机质。而在低海拔区域,较低的磷有效性更有利于丝膜菌属等耐胁迫真菌的生存,这些类群通常具有更强的养分捕获能力。这一结果支持了“环境过滤”假说^[42],即土壤养分状况通过选择适应性强的ECM真菌类群来塑造群落结构^[43]。

4 结论

(1) 优势群落组成:色季拉山急尖长苞冷杉的ECM真菌群落中,占据优势地位的菌属主要隶属于担子菌门和子囊菌门,这些优势菌属包括红菇属、乳菇属和丝膜菌属。

(2) 海拔梯度下的群落差异:结合ECM真菌物种丰富度和系统发育进化距离两个维度进行分析,发现不同海拔的急尖长苞冷杉ECM真菌群落在组成结构上差异变化不大。

(3) 最适海拔与丰富度:色季拉山海拔4100 m处的土壤理化性质最有利于急尖长苞冷杉ECM真菌群落的生长和发育,这直接导致了该海拔ECM真菌群落的物种丰富度显著高于其他研究海拔样带的ECM真菌群落的物种丰富度。

(4) 关键影响环境因子:土壤pH值、有机碳含量和全磷含量是影响色季拉山急尖长苞冷杉ECM真菌群落结构和分布的主要环境驱动因子。

参考文献:

- [1] 刘延国,王青,高志勇,等.高海拔地区生态可持续发展策略刍论[J].环境科学与技术,2012,35(S1):315-321.
- [2] Masson-Delmotte V, Zhai P, Pirani A, et al. Climate change 2021: the physical science basis[J]. *Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*, 2021, 2(1): 2391.
- [3] Zhao Y, Qin F, Cui Q, et al. Three-and-a-half million years of Tibetan Plateau vegetation dynamics in response to climate change[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2025: 1-15.
- [4] Sigdel S R, Zheng X, Babst F, et al. Accelerated succession in Himalayan alpine treelines under climatic warming[J]. *Nature Plants*, 2024, 10(12): 1909-1918.
- [5] 高程,郭良栋.外生菌根真菌多样性的分布格局与维持机制研究进展[J].生物多样性,2013,21(4):488-498.

- [6] 赵冬辉,申聪聪,张志明,等.土壤功能与环境因素在海拔梯度上的耦合关系:以梅里雪山为例[J].环境科学,2023,44(2): 924-931.
- [7] 罗正明,刘晋仙,周妍英,等.亚高山草地土壤原生生物群落结构和多样性海拔分布格局[J].生态学报,2021,41(7):2783-2793.
- [8] 厉桂香,马克明.土壤微生物多样性海拔格局研究进展[J].生态学报,2018,38(5):1521-1529.
- [9] Gong S, Feng B, Jian S P, et al. Elevation matters more than season in shaping the heterogeneity of soil and root associated ectomycorrhizal fungal community[J]. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10(1): e01950-21.
- [10] Vitasse Y, Ursenbacher S, Klein G, et al. Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps[J]. *Biological Reviews*, 2021, 96(5): 1816-1835.
- [11] 王超,卢杰,郑维列,等.急尖长苞冷杉研究概况[J].高原农业,2021,5(04):338-352.
- [12] Sun P, Hao R, Fan F, et al. Adaptation of High-Altitude Plants to Plateau Abiotic Stresses: A Case Study of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, 26(5): 2292.
- [13] 俞嘉瑞,袁海生.外生菌根真菌的共生互作和宿主选择机制研究进展[J].菌物学报,2023,42(01):86-100.
- [14] 冯邦,杨祝良.外生菌根共生:共生真菌多样性及菌根形成的分子机制[J].中国科学:生命科学,2019,49(04):436-444.
- [15] 赛牙热木·哈力甫,邓勋,宋小双,等.外生菌根真菌对植物促生抗逆作用机制研究进展[J].世界林业研究,2021,34(01): 19-24.
- [16] 中国科学院青藏高原综合科学考察队.青藏高原地貌与环境[M].北京:科学出版社,1983:156-163.
- [17] 乔锋,王明刚,李晶,等.色季拉山垂直气候带土壤可蚀性研究[J].西南林业大学学报(自然科学),2018,38(06):121-126.
- [18] 曹舰艇,杨红,崔在忠,等.藏东南色季拉山东西坡不同海拔高度土壤养分含量分布特征[J].高原农业,2019,3(01):19-27+35.
- [19] 连玉珍,曹丽花,刘合满,等.色季拉山西坡高海拔区土壤养分含量及化学计量特征[J].中南林业科技大学学报,2021,41(01): 140-150.
- [20] 董志男.梵净山冷杉外生菌根真菌群落结构及影响因素研究[D].呼和浩特:内蒙古师范大学,2023.
- [21] 曹秀文.甘肃南部云、冷杉外生菌根真菌种类多样性研究[M].甘肃省,甘肃省白龙江林业管理局林业科学研究所,2012-12-28.
- [22] 赵珮杉,郭米山,高广磊,等.科尔沁沙地樟子松根内真菌群落结构和功能群特征[J].林业科学,2020,56(09):87-96.
- [23] Genre A, Lanfranco L, Perotto S, et al. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 649-660.
- [24] Cao T, Fang Y, Chen Y, et al. Synergy of saprotrophs with mycorrhiza for litter decomposition and hotspot formation depends on nutrient availability in the rhizosphere[J]. *Geoderma*, 2022, 410: 115662.
- [25] Yuan Y, Bian L S, Wu Y D, et al. Species diversity of pathogenic wood-rotting fungi (Agaricomycetes, Basidiomycota) in China [J]. *Mycology*, 2023, 14(3): 204-226.
- [26] 赵永勋,吴晶.红菇属真菌研究进展[J].林业科技,2012,37(02):47-49.
- [27] 李国杰,李赛飞,赵东,等.红菇属研究进展[J].菌物学报,2015,34(05):821-848.
- [28] Wang Q, He X H, Guo L D. Ectomycorrhizal fungus communities of *Quercus liaotungensis* Koidz of different ages in a northern China temperate forest[J]. *Mycorrhiza*, 2012, 22(6): 461-470.
- [29] Luo Y, Bau T. *Cortinarius jiaoheensis* (Cortinariaceae), a new species of *Cortinarius* subgenus *Telamonia* section *Flexipedes*, from northeast China[J]. *Phytotaxa*, 2021, 494 (1): 113-121.
- [30] 谢孟乐,魏铁铮,冀瑞卿,等.丝膜菌属分类系统和物种多样性研究进展[J].菌物研究,2023,21(Z1):103-112.
- [31] 江瑶,莫晓勇,邓海燕,等.巨桉人工林外生菌根真菌群落组成及多样性[J].西北林学院学报,2020,35(06):153-159.
- [32] 李洁,李杏春,郭良栋.真菌群落构建机制研究进展[J].菌物学报,2023,42(1):13-25.
- [33] 王浩,吴爱姣,刘保兴,等.菌根真菌多样性与植物多样性的相互作用研究进展[J].微生物学通报,2020,47(11):3918-3932.
- [34] 鲁莹,李启研,王梓翔,等.毛乌素沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌组成与群落构建过程[J].北京林业大学学报,2025,47 (5):83-91.