

DOI: 10.5846/stxb201905171023

罗正明, 刘晋仙, 暴家兵, 王雪, 吴强, 柴宝峰. 五台山亚高山土壤真菌海拔分布格局与构建机制. 生态学报, 2020, 40(19): 7009-7017.

Luo Z M, Liu J X, Bao J B, Wang X, Wu Q, Chai B F. Elevational distribution patterns and assembly mechanisms of soil fungal community in Mount Wutai, Shanxi, China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(19): 7009-7017.

五台山亚高山土壤真菌海拔分布格局与构建机制

罗正明^{1,2}, 刘晋仙², 暴家兵², 王雪², 吴强³, 柴宝峰^{2,*}

1 忻州师范学院地理系, 忻州 034003

2 山西大学黄土高原研究所, 黄土高原生态恢复山西省重点实验室, 太原 030006

3 山西省五台山国有林管理局, 繁峙 034300

摘要:生物多样性的海拔分布格局与维持机制是生物多样性与生态系统功能研究的热点领域。尽管微生物驱动着地球上许多重要的生物地球化学循环, 但与大型生物体相比, 对微生物多样性海拔梯度分布格局知之甚少。运用 Illumina Miseq 高通量测序技术, 全面分析了五台山亚高山生态系统(海拔 2000—3058 m 范围内)土壤真菌群落组成和多样性变化特征。结果表明, 子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、接合菌门(Zygomycota)、壶菌门(Chytridiomycota)为主要的优势菌门。非度量多维尺度分析(NMDS)和相似性分析(ANOSIM)表明真菌群落组成和结构在海拔梯度上存在显著的差异($P < 0.05$)。典范对应分析(CCA)显示 pH、植物丰富度、总碳含量与土壤真菌群落结构存在显著相关性($P < 0.05$)。局域海拔尺度上, 土壤真菌多样性与植物多样性(α 和 β 多样性)呈显著正相关关系($P < 0.05$)。方差分解分析(VPA)和偏 Mantel 分析表明土壤真菌群落构建过程中, 环境因子和空间变量都起作用, 并且环境因子占绝对的优势。土壤真菌群落之间的 Bray-Curtis 距离与海拔距离呈显著正相关关系($P < 0.05$), 说明环境选择是亚高山土壤真菌海拔分布格局的决定因素。总之, 五台山亚高山海拔梯度土壤真菌群落结构和多样性产生明显的变化, 群落构建主要由确定性过程和随机过程驱动, 但确定性过程占主导地位。土壤 pH、植物丰富度、总碳含量是影响土壤真菌群落结构的重要因素。

关键词:真菌群落; 多样性; 海拔分布格局; 构建机制; 五台山

Elevational distribution patterns and assembly mechanisms of soil fungal community in Mount Wutai, Shanxi, China

LUO Zhengming^{1,2}, LIU Jinxian², BAO Jiabin², WANG Xue², WU Qiang³, CHAI Baofeng^{2,*}

1 Department of Geography, Xinzhou Teachers University, Xinzhou 034003, China

2 Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Shanxi Key Laboratory of Ecological Restoration for Loess Plateau, Taiyuan 030006, China

3 Shanxi Wutaishan State-owned Forest Administration Bureau, Fanshi 034300, China

Abstract: The elevational distribution pattern and maintenance mechanism of biodiversity are critical issues for the comprehensive study of biodiversity and ecosystem functioning. Compared with macroorganisms, we know very little about the patterns of microbial diversity across elevational gradients, though microbes drive many important biogeochemical cycles on earth. In this paper, we used Illumina Miseq high-throughput sequencing technology to comprehensively analyze the variation characteristics of soil fungal community composition and diversity in the subalpine ecosystem of Mount Wutai (altitude of 2000—3058 m above sea level). The results showed that Ascomycota, Basidiomycota Zygomycota, Chytridiomycota were the dominant soil fungal phyla. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) and similarity analysis

基金项目:国家自然科学基金项目(31772450, 31801962); 山西省青年科技研究基金(201901D211457); 山西省高等学校科技创新项目(2019L0844)

收稿日期:2019-05-17; **网络出版日期:**2020-07-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bfechai@sxu.edu.cn

(ANOSIM) indicated that the compositions and structures of fungal communities were significantly different among the elevation gradients ($P < 0.05$). Canonical correspondence analysis (CCA) showed that there were significant correlations between pH, plant richness and total carbon content and soil fungal community structure ($P < 0.05$). There was a significantly positive correlation between soil fungal diversity and plant diversity (α and β -diversity) at local elevation scale ($P < 0.05$). Variance partitioning analysis (VPA) and partial Mantel analysis showed that both environmental factors and spatial variables played roles in the assembly of soil fungal community, and environmental factors were dominant. The Bray-Curtis distance between soil fungal communities was significantly and positively correlated with the elevation distance ($P < 0.05$), indicating that environmental selection was the determinant of the elevation distribution pattern of soil fungal communities. In conclusion, there were significant differences in the structure and diversity of soil fungal communities along the elevation gradient of Mount Wutai, and the assembly mechanism of fungal communities was mainly determined by deterministic processes. The soil pH, plant richness and total carbon content may be the most important factors affecting the soil fungal community structure.

Key Words: fungal community; diversity; elevational distribution patterns; assembly mechanisms; Mount Wutai

生物和生物群落的海拔分布格局与维持机制是生物地理学研究的重要议题。海拔梯度的特征是在很短的地理距离内有明显的气候和生态变化。因此,海拔梯度为评估地表植被周转率、当地土壤条件和气候状况对生物群落空间格局的影响提供了一个重要的平台^[1]。大量的研究表明,哺乳动物、树木、鸟类、昆虫等大型生物类群在气候、空间、历史和生物等潜在力的驱动下,通常呈现单调递减或驼峰状的多样性海拔分布格局^[2-4]。随着分子生物学方法在微生物生态学中的应用,近十年来,土壤微生物群落的海拔分布格局受到越来越多的关注^[5-6]。尽管微生物驱动着地球上许多重要的生物地球化学循环,但与大型生物群落相比,我们对微生物多样性的海拔分布格局还知之甚少。真菌作为土壤微生物的重要组成部分,驱动着许多关键的生态系统过程,包括凋落物分解、营养循环和植物生长调节^[7]。许多研究已经证明真菌的多样性随海拔的升高而降低^[8-9],而另一些报告显示,在中海拔地区多样性最大^[10],或者没有显著的海拔分布模式^[11]。

与动植物等大型生物相比,需要对土壤微生物群落的海拔分布模式进行更多的研究,以便更好的揭示其潜在的机制。虽然之前的研究为微生物生物地理学的解释提供了一个概念框架,但微生物生物地理学的群落构建机制仍不清楚,且存在争议。微生物群落构建的理论基础主要包括生态位理论和中性理论。传统的生态位理论(niche theory)假设环境条件(如 pH、温度、盐和湿度)、物种特征(如丰度、代谢和形态)、物种间相互作用(如竞争、捕食、共生和权衡)等决定性因素控制着群落结构,这通常被称为确定性过程^[12-13]。相反,中性理论(neutral theory)假设群落结构独立于物种特征,受随机过程(如出生、死亡、物种形成、灭绝、定殖和扩散限制)控制。越来越多的研究表明,生态位理论(确定性过程)和中性理论(随机性过程),在微生物群落构建过程中不是独立存在的,而是共同起作用的^[12, 14-16]。然而,如何定性和定量阐明它们在控制群落结构、演替和分布格局等方面的相对重要性,仍然是亟待解决的问题^[8]。

五台山(112°48'—113°55'E; 38°27'—39°15'N)位于山西省东北部,黄土高原的东缘,主峰叶斗峰为华北最高峰,高达 3058 m,有“华北屋脊”之称,是中国华北境内生物多样性最丰富的地区之一^[17]。五台山海拔 2000 m 以上的地带属于典型的亚高山生态系统,是全球气候变化的敏感区。五台山亚高山地带沿海拔梯度有明显的植被垂直带谱:草甸带(海拔 2800 m 以上)、灌丛草甸带(海拔 2500—2800 m)、针叶林带(海拔 2000—2500 m)。在亚高山生态系统中,个体迁移、物种竞争、土壤养分转化和微生物群落对环境因素变化的响应可能更敏感和快速^[18],这为研究生物多样性及构建机制提供了理想的平台。在本研究中,我们选择五台山亚高山生态系统中不同海拔梯度土壤真菌群落为研究对象,运用 Illumina Miseq 高通量测序技术,旨在探讨:(1)沿海拔梯度,土壤真菌群落结构组成和多样性分布格局;(2)影响土壤真菌多样性和构建机制的主要驱动因子;(3)确定性过程和随机过程在土壤真菌群落构建机制中的相对作用。

1 材料与方法

1.1 样品采集

2017 年 8 月,在五台山北坡 2000—3058 m 的海拔梯度范围内分别设立 15 个不同海拔的采样点,分为 3 个海拔梯度:即高海拔梯度(High elevational gradient, HEG)(2900—3055 m)、中海拔梯度(Medium elevational gradient, MEG)(2500—2800 m)和低海拔梯度(Low elevational gradient, LEG)(2000—2300 m)(表 1),每个海拔梯度包含 5 个不同的采样点。在每个采样点,设置 3 个 1 m×1 m 的样方,样方之间间隔约 20 m。用土钻采集表层土壤样品(0—10 cm),每个样方内采集 5 个子样(每个角 1 个,中心 1 个),在聚乙烯袋中混合成一个样品。经 2 mm 网筛,将大部分根、动物和石头去除,然后将样本分成两部分。其中一部分风干后进行理化分析,另一部分保存在-80℃冰箱中,用于 DNA 的提取。在每个样方中调查植被参数,记录每种植物的名称、高度、盖度及多度等指标。植物的丰富度指数(richness)采用单位面积内的物种数目来测度物种的丰富程度。

表 1 不同海拔梯度下土壤理化性质与植物多样性参数

Table 1 Soil physical and chemical properties and plant diversity parameters under different along elevational gradients

参数 Parameters	低海拔梯度 Low elevational gradient	中海拔梯度 Medium elevational gradient	高海拔梯度 High elevational gradient
海拔范围 Elevation/m	2000—2300	2500—2800	2900—3055
样方个数 Number of plots	15	15	15
土壤酸碱度 Soil pH	6.44±0.23a	5.89±0.03b	5.85±0.03b
土壤温度 Soil temperature/℃	18.59±0.79a	15.52±0.26b	12.39±0.41c
土壤含水量 Soil water content/(%)	25.17±5.21b	42.21±3.02a	37.53±3.29a
电导率 electrical conductivity/(μs/cm)	96.46±13.95b	93.57±2.22b	130.27±18.00a
总氮 Total nitrogen/%	0.45±0.04b	0.65±0.02a	0.52±0.01b
总碳 Total carbon/%	5.94±0.25b	8.22±0.23a	5.65±0.21b
碳氮比 C/N ratio	13.40±0.75a	12.68±0.26a	10.86±0.22b
土壤有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	37.85±2.11a	41.46±0.23a	41.68±0.82a
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N/(g/kg)	49.88±4.31b	71.16±1.68a	48.10±2.95b
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/(g/kg)	6.51±0.39a	5.51±0.54ab	4.40±0.12b
亚硝态氮 NO ₂ ⁻ -N/(g/kg)	1.49±0.07a	1.43±0.05a	1.47±0.02a
植物丰富度指数 Plant richness index	24.20±1.43a	16.00±1.05b	12.20±1.02c
植物香农指数 Plant Shannon index	2.00±0.08a	1.72±0.20a	0.98±0.09b
地上植被优势种 Dominant species in floor vegetation	华北落叶松 (<i>Larix principis-rupprechtii</i>)、苔草 (<i>Carex</i> spp.)、珠芽蓼 (<i>Polygonum bistorta</i>)	箭叶锦鸡儿 (<i>Caragana jubata</i>)、苔草 (<i>Carex</i> spp.)、金露梅 (<i>Dasiphora fruticosa</i>)	嵩草 (<i>Kobresia bellardii</i>)、高山嵩草 (<i>Kobresia pygmaea</i>)、苔草 (<i>Carex</i> spp.)、瓣蕊唐松草 (<i>Thalictrum petaloideum</i>)

数据的表示形式为平均值±标准误。同一行中不同的字母表示两组数据之间具有 $P<0.05$ 水平上的差异

1.2 土壤理化性质测定

烘干法测定土壤含水量(SWC);便携式土壤参数检测仪(HA-TR-III,中国)测定土壤电导率(EC)和土壤温度(ST);土壤 pH 值用电位法(HANNA,意大利)测定(水土比为 1:2.5);总碳(TC)和总氮(TN)通过元素分析仪(Elementar Vario MACRO,德国)测定;采用 K₂Cr₂O₇氧化法测定土壤有机碳(SOC);铵态氮(NH₄⁺-N)、硝态氮(NO₃⁻-N)、亚硝态氮(NO₂⁻-N)采用间断元素分析仪(CleverChem 380,德国)测定。

1.3 DNA 提取及 Miseq 高通量测序

称取 0.5 g 土壤样品,使用 E.Z.N.A.® 土壤 DNA 试剂盒(Omega Bio-tek, USA)按照试剂盒使用说明书步骤提取和纯化土壤微生物 DNA。将每个采样点的 3 个土壤样品等体积混合,一共 15 个 DNA 样品,送往上海美吉生物医药科技有限公司进行高通量测序。采用 ITS1F(正向引物 5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和 ITS2R(反向引物 5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')对真菌核糖体的 ITS1 高可变区进行 PCR 扩增,并通

过 Illumina Miseq 测序平台对扩增产物进行测序。剔除嵌合序列后,剩下的序列使用 UPARSE 以 97% 的相似性作为阈值划分分类操作单元 (Operational taxonomic units, OTUs)。

1.4 数据分析

基于 R studio (v.3.4.3) vegan 包, 计算真菌和植物的 α 多样性 (Shannon 指数和 Richness 指数) 和 β 多样性 (每对样本之间的 Bray-Curtis 差异), 以及采用非度量多维尺度分析 (Non-metric multidimensional scaling, NMDS) 和相似性分析 (Analysis of similarity, ANOSIM) 对不同海拔梯度间真菌群落组成进行了比较。用邻体矩阵主坐标 (Principal coordinates of neighbor matrices, PCNM) 分析空间变量对土壤真菌群落的影响, 用 R studio (v.3.4.3) vegan 包中的 PCNM 函数进行前选择, 筛选出显著的 PCNM 空间变量 ($P < 0.05$)。基于 CANOCO 5.0 软件, 采用典范对应分析 (Canonical correspondence analysis, CCA) 评价真菌群落结构与环境变量之间的相关性。在 CCA 之前, 使用逐步回归和蒙特卡罗置换测试对所有环境变量进行前选择, 选择具有统计学意义 ($P < 0.05$) 的环境变量进行下一步分析。采用 Mantel 和 Partial Mantel 检验评价了真菌群落与环境变量和空间距离的相关性。采用方差分解分析 (Variance partitioning analysis, VPA) 测量环境变量和空间变量对真菌群落结构变化的相对贡献。环境变量和空间距离的变量在 VPA 之前都进行了前选择 (CANOCO 5.0)。利用 IBM SPSS statistics 20 进行皮尔逊相关性分析 (Pearson correlation test) 以及采用单因素方差分析 (One-way analysis of variance) 和 Duncan 多重比较分析进行显著性差异分析, 显著性水平设为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质和植被参数

不同海拔梯度的土壤理化参数和植物多样性数据可见表 1。土壤温度 (ST) 和植物丰富度指数在 3 个海拔梯度间存在显著差异 ($P < 0.05$)。pH、土壤温度 (ST)、碳氮比 (C/N)、硝态氮 ($\text{NO}_3\text{-N}$)、植物丰富度指数 (Plant richness index) 和香农指数 (Plant Shannon index) 在低海拔梯度最高, 分别为 6.44, 18.59°C, 13.40, 6.51 g/kg, 24.2 和 2.00, 而在高海拔梯度最低, 分别为 5.85、12.39°C、10.86、4.40 g/kg、12.2 和 0.98。电导率在高海拔梯度中 (130.27 $\mu\text{s}/\text{cm}$) 比中海拔 (93.57 $\mu\text{s}/\text{cm}$) 和低海拔梯度 (96.46 $\mu\text{s}/\text{cm}$) 显著增加 ($P < 0.05$)。中海拔梯度土壤的总氮 (0.65%)、铵态氮 (7.2%) 和总碳的含量 (8.22%) 显著高于高海拔和低海拔梯度土壤 ($P < 0.05$)。中海拔梯度土壤含水量最高 (42.21%), 显著高于低海拔梯度土壤 (25.17%) ($P < 0.05$)。3 种海拔梯度土壤中的有机碳和亚硝态氮含量均无显著差异 ($P > 0.05$)。结果表明沿五台山海拔梯度, 土壤的理化性质和植被参数发生了明显的变化。

2.2 真菌群落组成和多样性

通过高通量测序, 在 15 个样本中共检测到 994035 个真菌序列, 样本的序列条数分布在 49957—78813 之间 (每个样品平均 66269 个)。按最小样本序列数 (49957) 抽平, 共鉴定出 3752 个 OUT (>97% 序列相似性水平)。15 个样地中共鉴定出子囊菌门 (Ascomycota)、担子菌门 (Basidiomycota)、接合菌门 (Zygomycota)、壶菌门 (Chytridiomycota)、球囊菌门 (Glomeromycota)、芽枝霉门 (Blastocladiomycota)、罗兹菌门 (Rozellomycota) 7 个真菌门, 包括 32 个纲、106 个目、225 个科、482 个属和 759 个种。其中子囊菌门、担子菌门、接合菌门和罗兹菌门 (相对丰度为 >1%) 被定义为优势门 (图 1)。图 1 中可以看出, 随海拔升高, 子囊菌门、担子菌门和罗兹菌门的相对丰度没有明显的变化趋势, 而接合菌门的相对丰度随着海拔升高呈明显上升的趋势。

通过分析土壤真菌群落 α 多样性与海拔的相关关系, 来确定土壤真菌群落 α 多样性的海拔分布格局。结果表明, 土壤真菌群落 Shannon 指数和 richness 指数均与海拔高度呈显著的负相关 ($r = -0.581$, $P < 0.05$), 随海拔的升高, α 多样性呈下降的趋势 (图 2)。基于 Bray-Curtis 距离计算土壤真菌群落的 β 多样性, 并确定了土壤真菌群落 β 多样性与海拔距离 (欧式距离) 的相关关系。结果表明, 在亚高山生态系统中, 土壤真菌群落之间的相异性随着海拔距离的增加而显著升高 ($r = 0.464$, $P < 0.001$) (图 3)。这说明亚高山带不同海拔梯度上的环境差异是影响真菌群落多样性和生物地理分布格局的重要因素。

基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维尺度分析 (NMDS) 分析了沿海拔梯度土壤真菌群落结构的变化 (图 4), 高、中、低海拔梯度的样本基本分离。利用相似性分析 (ANOSIM) 进一步对 3 个海拔梯度土壤微生物群落的群落结构差异性进行了分析。结果显示真菌群落组成在 3 个海拔梯度上均有显著性差异 ($P < 0.001$) (图 4)。进一步表明土壤真菌物种多样性和群落组成具有明显的海拔分异。

2.3 影响土壤真菌群落变化的环境因子和空间变量

为了探索海拔梯度下土壤真菌群落形成和变化的关键环境驱动因子, 采用 CCA 对环境变量进行了分析。轴 1 和轴 2 分别解释变异量 24.1% 和 14.0%, 说明环境因子对真菌群落结构具有很大的影响。其中 pH、植物丰富度、总碳含量显著影响了土壤真菌群落结构变化 ($P < 0.05$), 是最重要的环境驱动因子 (图 5)。

为了进一步了解植被参数对土壤真菌群落的影响, 分析了土壤真菌群落与植物多样性之间的相关关系 (图 6)。结果表明, 土壤真菌和植物的丰富度指数显著相关 ($r = 0.691$, $P = 0.004$), 它们之间的 β 多样性也有显著的相关关系 ($r = 0.418$, $P < 0.001$)。这些结果进一步表明植物群落组成对五台山北坡海拔梯度上的土壤真菌群落具有重要影响。

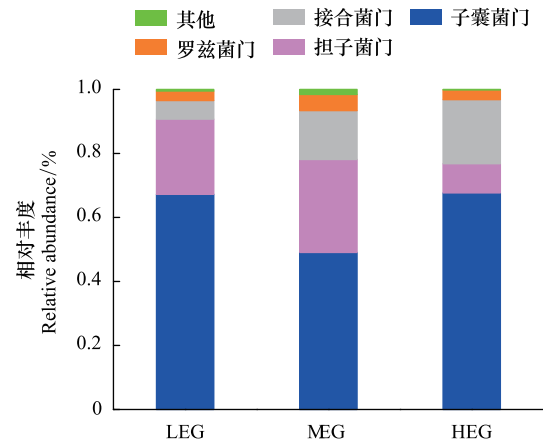


图 1 三个海拔梯度土壤优势真菌门 (平均相对丰度 > 1%) 的相对丰度

Fig.1 Relative abundance of the dominant fungal phyla (with average relative abundance > 1%) among three elevational gradients

LEG: 低海拔梯度, Low elevational gradient; MEG: 中海拔梯度, Medium elevational gradient; HEG: 高海拔梯度, High elevational gradient

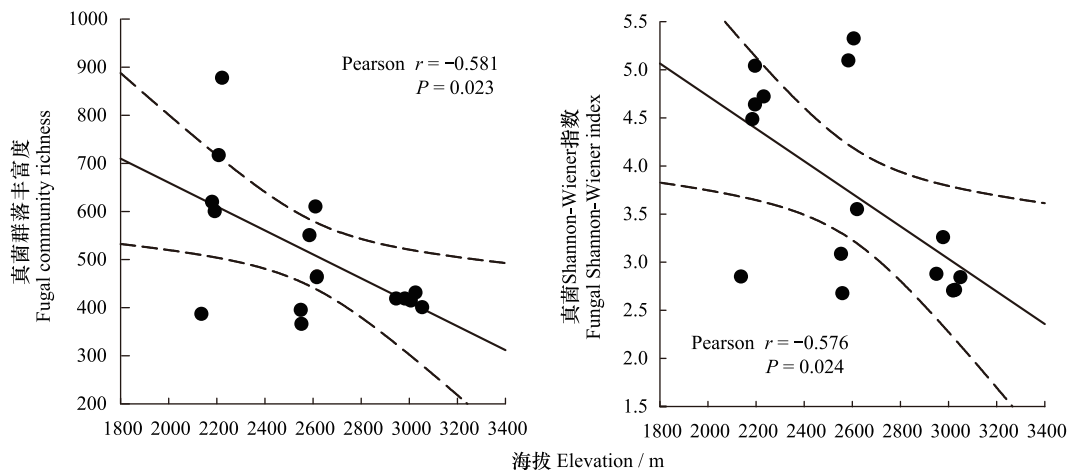


图 2 海拔与土壤真菌 α 多样性的关系

Fig.2 Relationship between elevation and soil fungal diversity

为了探讨确定性过程和随机过程在亚高山土壤真菌群落生物地理学海拔分布格局的相对作用。通过空间变量 (PCNM 特征向量) 和环境因子之间的 VPA 分析, 定量了两者对土壤真菌群落变化的相对重要性。结果表明环境因子和空间变量共解释了真菌群落变异的 52.8%, 其中环境因子单独解释了 24.4%, 空间变量单独解释了 2.0%, 环境因子对群落结构变异的贡献远大于空间变量 (图 7)。说明土壤真菌群落构建过程中, 确定性和随机性过程都起作用, 而且确定性过程占绝对的优势。通过 Mantel 和 Partial Mantel 分析进一步验证了环境因子和空间变量对真菌群落结构的影响 (图 7)。结果表明无论环境因子和空间变量单独还是共同作

用,对真菌群落结构变化均有显著影响($P < 0.05$),进一步证实确定性过程和随机性过程在微生物群落构建过程中是共同起作用的。

3 讨论

海拔多样性分布格局是生物地理学中最基本的模式之一。本研究中,真菌群落 α 多样性随海拔高度的增加呈线性减少(图 2),这与 Bahram 等^[9] 和 Shen 等^[19] 报道的一致。目前土壤真菌多样性的海拔分布格局尚存在一些争议,表现出下降、驼峰、U 型和无趋势等多种海拔分布格局。例如, Bahram 等^[9] 发现,伊朗北部温带原生林外生菌根真菌物种丰富度随海拔升高而单调下降。Miyamoto 等^[20] 用日本富士山海拔梯度上外生菌根真菌物种丰富度呈单峰分布的格局。Shen 等^[11] 的研究结果表明长白山土壤真菌的丰富度与海拔高度无关,但与土壤 pH 值有很强的相关性。Wang 等^[21] 发现,青藏高原色季拉山海拔 3106 m 至 4479 m 的土壤真菌的物种丰富度呈 U 型的趋势。有研究表明同一山地生态系统由于不同海拔区域之间的环境条件显著不同,在不同海拔上的真菌群落在适应环境变化的能力也不同^[22]。说明土壤真菌多样性海拔分布格局的不同主要是不同区域的环境差异引起的,特别是影响群落构建的关键环境因子,使其海拔分布格局的内在机制不一样。

本研究结果表明,确定性过程和随机过程对真菌群落海拔分布格局均有显著影响(图 7),但是确定性过程的相对作用(24.4%)明显大于随机性过程(2.0%),这表明在五台山亚高山生态系统,土壤真菌群落的海拔分布格局和构建过程中,确定性过程(中性理论)起主导作用。土壤真菌群落之间的相异性(基于 Bray - Curtis 距离)随海拔距离的增加而显著增加(图 3),说明环境过滤是五台山亚高山土壤真菌群落海拔分布格局的主要驱动力。这与乔沙沙^[23] 和赵鹏宇^[24] 的研究结果一致,真菌群落结构主要受到确定性过程(环境选择)的影响,而空间变量对真菌群落构建的相对作用较弱(图 7)。因此,确定性过程主导了五台山局域海拔尺度下土壤真菌群落分布模式的很大程度的变异。这主要是因为海拔梯度上的生态环境显著不同^[5],对土壤微生物产生了环境过滤的作用,从而导致土壤真菌群落的结构和组成在不同海拔存在明显的差异。随着空间距离的增加,影响选择过程的环境因子也会增加,难以产生很强的扩散性。

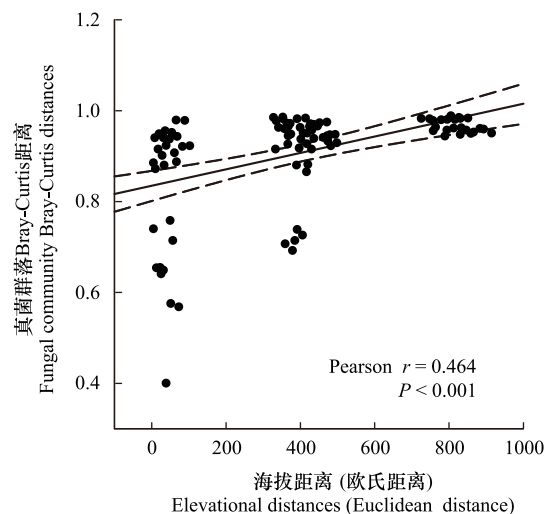


图 3 土壤真菌 β 多样性与海拔距离(欧式距离)的关系

Fig. 3 Relationship between soil fungal β -diversity and elevational distance (Euclidean distance)

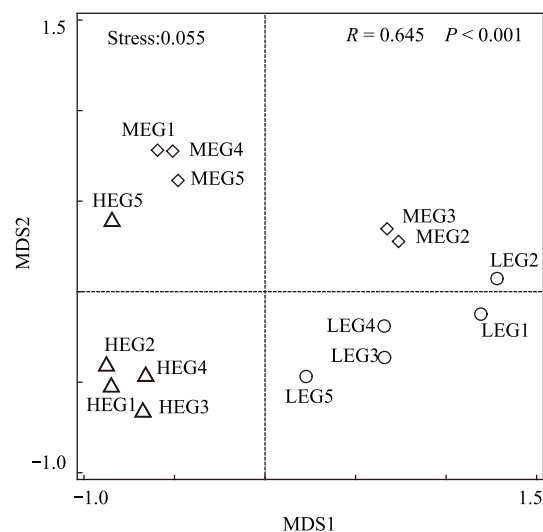


图 4 基于 Bray-Curtis 距离的真菌非度量多维尺度分析(NMDS)

Fig. 4 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of soil fungal community along the elevational gradient

图中 $r = 0.645$, $P < 0.001$ 为不同海拔梯度之间相似性的 ANOSIM 检验结果; LEG1: 低海拔梯度样本 1, Low elevational gradient sample 1; LEG2: 低海拔梯度样本 2, Low elevational gradient sample 2; LEG3: 低海拔梯度样本 3, Low elevational gradient sample 3; MEG1: 中海拔梯度样本 1, Medium elevational gradient sample 1; MEG2: 中海拔梯度样本 2, Medium elevational gradient sample 2; MEG3: 中海拔梯度样本 3, Medium elevational gradient sample 3; HEG1: 高海拔梯度样本 1, High elevational gradient sample 1; HEG2: 高海拔梯度样本 2, High elevational gradient sample 2; HEG3: 高海拔梯度样本 3, High elevational gradient sample 3

土壤 pH、植物丰富度和总碳含量是真菌群落组成变化的主要驱动因子。在以往的许多研究中,土壤 pH 都被认为是影响微生物包括真菌群落的关键因子^[5, 21],对土壤真菌的生长繁殖以及胞外酶的分泌均具有显著影响。我们的结果显示土壤 pH 是影响土壤真菌群落结构沿海拔梯度变化的最重要环境因子(图 5)。目前许多研究都证实了土壤 pH 值对真菌群落具有较强的影响。Liu 等^[5]发现 pH 值是中国西南地区沿海拔梯度土壤真菌多样性的一个重要预测因子,且土壤 pH 值越高,土壤真菌多样性指数越高。另一个在长白山对微生物和植物的海拔分布模式的研究发现,土壤 pH 对真菌群落多样性的海拔分布模式和群落结构的分异均有显著的影响^[11]。本研究区在中、高海拔梯度的过酸性土壤可能会限制大部分土壤真菌的生长和繁殖,从而使中、高海拔梯度的多样性降低。这一结果得到了 pH 控制实验的支持,该实验表明,较低的 pH 值可以维持微生物群落的稳定,但不能促进微生物群落的大量繁殖^[25]。

关于植物丰富度和总碳含量对真菌群落的重要影

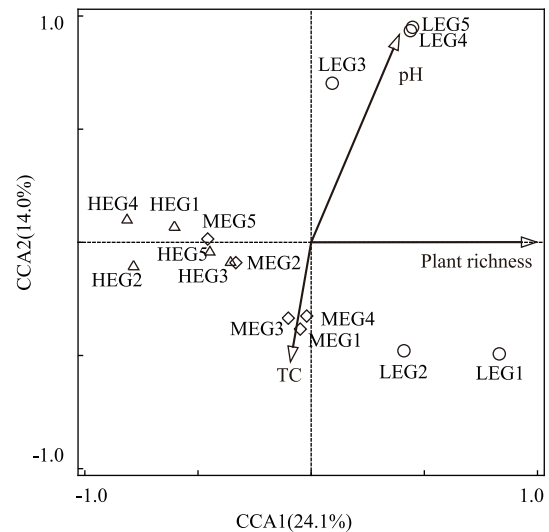


图 5 土壤真菌的群落结构与环境因子的 CCA 分析

Fig.5 Canonical correspondence analysis (CCA) of soil fungal community structure with environmental factors

TC:总碳含量, Total carbon; Plant richness: 植物丰富度指数, Plant richness index

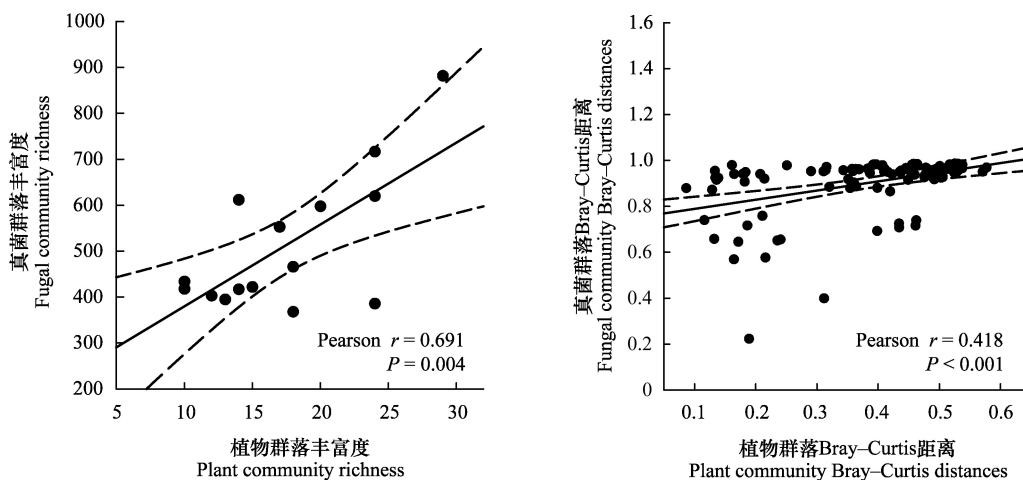


图 6 土壤真菌群落与植物多样性之间的相关关系

Fig.6 Relationship between soil fungal community and plant diversity

响,我们的结果证实植物物种丰富度是真菌丰富度和群落结构的重要预测因子(图 5 和图 6)。真菌与植物关系非常密切,在陆地生态系统中扮演着植物分解者、病原体和共生体等重要角色^[26]。由于根深、根系分泌物、冠层覆盖度和凋落物质量及数量的不同,植物种类及其群落组成也会影响微生物群落结构^[27]。目前,关于植物多样性与土壤真菌群落结构之间的相关性还没有一致的定论。Tedersoo 等^[7]在全球尺度的研究中发现,土壤真菌丰富度与植物多样性之间仅存在微弱的间接关系。在全球范围内,真菌群落受到气候和土壤因子的强烈影响,也受到区域进化和灭绝的历史影响,这可能掩盖了植物多样性与真菌多样性之间的关系。因此,全球或大陆尺度的研究可能不适用于处理土壤真菌多样性与植物多样性之间的微妙联系^[26]。此外,生物群体之间的相互作用和共同进化被认为主要发生在局部到区域尺度上^[28],因此,植物多样性效应可能更倾向于在这

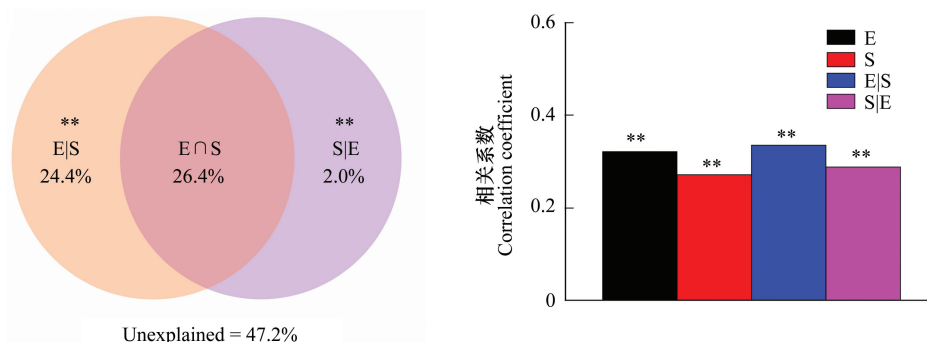


图7 环境因子与空间变量对土壤真菌群落影响的 VPA 分析和 Partial Mantel 分析

Fig.7 VPA and Partial Mantel test of the effects of environmental factors and spatial variables on soil fungal communities

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; E: 环境变量, Environmental variables; S: 空间变量, Spatial variation; E|S: 单独的环境变量, Pure environmental variation; S|E: 单独的空间变量, Pure spatial variation; E ∩ S: 环境与空间共同解释的变量, Share explained variation

些尺度上表达。本研究 CCA 和皮尔森相关关系分析结果显示(图 5 和 6),在局域海拔尺度上土壤真菌多样性与植物多样性(α 和 β 多样性)呈显著正相关关系。这表明植物多样性和真菌多样性之间在局域海拔尺度下具有交互关系,这与之前发现两者之间具有互利共生机制相一致^[29]。植物多样性对土壤真菌多样性的显著影响具有重要的生态学意义。说明即使是草地植物的小个体,也可能通过提供不同质量的根环境、分泌物、根和叶凋落物而产生互补的地下生态位,从而可以支持各种生物营养真菌和腐生真菌有更大的多样性^[29]。此外,真菌与寄主植物的遗传相容性是真菌多样性效应的另一种潜在机制^[30]。以往的研究表明,真菌多样性和群落结构的变化可能受土壤养分的调控^[31]。土壤碳是真菌的基本能量来源和组成元素,可利用碳的多少可以影响土壤真菌的海拔分布^[32]。本文的研究结果也证实了这一观点。

4 结论

我们通过 Illumina Miseq 高通量测序技术分析了三台山亚高山土壤真菌多样性分布格局以及群落构建机制。不同海拔梯度土壤真菌群落的组成和多样性之间存在显著差异,并且沿着海拔升高而多样性呈现显著下降的趋势。在局域海拔尺度下,土壤真菌多样性与植物多样性(α 和 β 多样性)呈显著正相关关系。确定性过程和随机过程共同驱动了三台山亚高山土壤真菌的海拔多样性分布格局,但确定性过程占主导地位。土壤 pH、植物丰富度和总碳含量是影响真菌群落组成变化的主要环境因子。本研究结果不仅有助于了解局域海拔尺度下,真菌群落的构建机制,也为预测微生物群落对环境条件变化的响应、适应和反馈提供理论依据。

致谢: 本项目采样过程得到山西省五台山国有林管理局李吉龙和李勇的协助,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [2] Musila S, Chen Z Z, Li Q, Yego R, Zhang B, Onditi K, Muthoni I, He S W, Omondi S, Mathenge J, Kioko E N, Jiang X L. Diversity and distribution patterns of non-volant small mammals along different elevation gradients on Mt. Kenya, Kenya. *Zoological Research*, 2019, 40(1): 53-60.
- [3] Guo Q F, Kelt D A, Sun Z Y, Liu H X, Hu L J, Ren H, Wen J. Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*, 2013, 3: 3007.
- [4] Sanders N J, Rahbek C. The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, 2012, 35(1): 1-3.
- [5] Liu D, Liu G H, Chen L, Zhang L M, Zhang L M. Soil pH determines fungal diversity along an elevation gradient in Southwestern China. *Science China Life Sciences*, 2018, 61(6): 718-726.
- [6] Xu M, Li X L, Cai X B, Gai J P, Li X L, Christie P, Zhang J L. Soil microbial community structure and activity along a montane elevational

- gradient on the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 2014, 64: 6-14.
- [7] Tedersoo L, Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Yorou N S, Wijesundera R, Villarreal Ruiz L, Vasco-Palacios A M, Thu P Q, Suija A, Smith M E, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Põldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Pärtel K, Otsing E, Nouhra E, Njouonkou A L, Nilsson R H, Morgado L N, Mayor J, May T W, Majuakim L, Lodge D J, Lee S S, Larsson K H, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel T W, Harend H, Guo L D, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, De Kesel A, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley F Q, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 2014, 346(6213): 1256688.
- [8] Bryant J A, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff A J, Enquist B J, Green J L. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 105(S1): 11505-11511.
- [9] Bahram M, Polme S, Kõljalg U, Zarre S, Tedersoo L. Regional and local patterns of ectomycorrhizal fungal diversity and community structure along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forests of northern Iran. *New Phytologist*, 2012, 193(2): 465-473.
- [10] Singh D, Takahashi K, Kim M, Chun J, Adams J M. A hump-backed trend in bacterial diversity with elevation on Mount Fuji, Japan. *Microbial Ecology*, 2012, 63(2): 429-437.
- [11] Shen C C, Liang W J, Shi Y, Lin X G, Zhang H Y, Wu X, Xie G, Chain P, Grogan P, Chu H Y. Contrasting elevational diversity patterns between eukaryotic soil microbes and plants. *Ecology*, 2014, 95(11): 3190-3202.
- [12] Luo Z M, Liu J X, Zhao P Y, Jia T, Li C, Chai B F. Biogeographic patterns and assembly mechanisms of bacterial communities differ between habitat generalists and specialists across elevational gradients. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 169.
- [13] 贺纪正, 王军涛. 土壤微生物群落构建理论与时空演变特征. *生态学报*, 2015, 35(20): 6575-6583.
- [14] Wu W X, Lu H P, Sastri A, Yeh Y C, Gong C C, Chou C W, Hsieh C H. Contrasting the relative importance of species sorting and dispersal limitation in shaping marine bacterial versus protist communities. *The ISME Journal*, 2018, 12(2): 485-494.
- [15] Hu W G, Zhang Q, Tian T, Li D Y, Cheng G, Mu J, Wu Q B, Niu F J, Stegen J C, An L Z, Feng H Y. Relative roles of deterministic and stochastic processes in driving the vertical distribution of bacterial communities in a permafrost core from the Qinghai-Tibet Plateau, China. *PLoS One*, 2015, 10(12): e0145747.
- [16] Liao J Q, Cao X F, Zhao L, Wang J, Gao Z, Wang M C, Huang Y. The importance of neutral and niche processes for bacterial community assembly differs between habitat generalists and specialists. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(11): fiw174.
- [17] 黄晓霞, 江源, 刘全儒, 和克俭, 陶岩. 五台山高山、亚高山草甸植物种分布的环境梯度分析和种组划分. *草业科学*, 2009, 26(11): 12-18.
- [18] 刘鸿雁, 曹艳丽, 田军, 戴君虎, 田育红, 崔海亭. 山西五台山高山林线的植被景观. *植物生态学报*, 2003, 27(2): 263-269.
- [19] Shen C C, Ni Y Y, Liang W J, Wang J J, Chu H Y. Distinct soil bacterial communities along a small-scale elevational gradient in alpine tundra. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 582.
- [20] Miyamoto Y, Nakano T, Hattori M, Nara K. The mid-domain effect in ectomycorrhizal fungi: range overlap along an elevation gradient on Mount Fuji, Japan. *The ISME Journal*, 2014, 8(8): 1739-1746.
- [21] Wang J T, Zheng Y M, Hu H W, Zhang L M, Li J, He J Z. Soil pH determines the alpha diversity but not beta diversity of soil fungal community along altitude in a typical Tibetan forest ecosystem. *Journal of Soils and Sediments*, 2015, 15(5): 1224-1232.
- [22] 张晶, 张惠文, 李新宇, 张成刚. 土壤真菌多样性及分子生态学研究进展. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1958-1962.
- [23] 乔沙沙, 周永娜, 柴宝峰, 贾彤, 李鑫. 关帝山森林土壤真菌群落结构与遗传多样性特征. *环境科学*, 2017, 38(6): 2502-2512.
- [24] 赵鹏宇, 李鑫, 柴宝峰. 生境过滤驱动庞泉沟华北落叶松林土壤真菌群落的构建过程. *环境科学*, 2018, 39(8): 3876-3884.
- [25] Rousk J, Bååth E, Brookes P C, Lauber C L, Lozupone C, Caporaso J G, Knight R, Fierer N. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 2010, 4(10): 1340-1351.
- [26] Yang T, Adams J M, Shi Y, He J S, Jing X, Chen L T, Tedersoo L, Chu H Y. Soil fungal diversity in natural grasslands of the Tibetan Plateau: associations with plant diversity and productivity. *New Phytologist*, 2017, 215(2): 756-765.
- [27] Zak D R, Holmes W E, White D C, Peacock A D, Tilman D. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology*, 2003, 84(8): 2042-2050.
- [28] Peay K G, Kennedy P G, Talbot J M. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(7): 434-447.
- [29] Yang Y, Dou Y X, Huang Y M, An S S. Links between soil fungal diversity and plant and soil properties on the Loess Plateau. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2198.
- [30] Saikkonen K, Wali P R, Helander M. Genetic compatibility determines endophyte-grass combinations. *PLoS One*, 2010, 5(6): e11395.
- [31] Siles J A, Margesin R. Abundance and diversity of bacterial, archaeal, and fungal communities along an altitudinal gradient in alpine forest soils: what are the driving factors? *Microbial Ecology*, 2016, 72(1): 207-220.
- [32] Yang Y F, Gao Y, Wang S P, Xu D P, Yu H, Wu L W, Lin Q Y, Hu Y G, Li X Z, He Z L, Deng Y, Zhou J Z. The microbial gene diversity along an elevation gradient of the Tibetan grassland. *The ISME Journal*, 2014, 8(2): 430-440.