

DOI: 10.5846/stxb202004240987

刘旻霞, 李博文, 孙瑞弟, 张娅娅, 宋佳颖, 张国娟, 徐璐, 穆若兰. 高寒草甸黄帚橐吾种群根际/非根际土壤可培养微生物群落特征. 生态学报, 2021, 41(12): 4853-4863.

Liu M X, Li B W, Sun R D, Zhang Y Y, Song J Y, Zhang G J, Xu L, Mu R L. Characteristics of culturable microbial communities in rhizosphere/non-rhizosphere soil of *Ligularia virgaurea* in alpine meadow elevation gradient. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(12): 4853-4863.

高寒草甸黄帚橐吾种群根际/非根际土壤可培养微生物群落特征

刘旻霞*, 李博文, 孙瑞弟, 张娅娅, 宋佳颖, 张国娟, 徐璐, 穆若兰

西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

摘要: 黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*) 是高寒草甸常见的毒杂草, 被认为是指示一个地区草地植被退化的重要物种, 研究其根际/非根际土壤微生物在不同海拔梯度上的群落特征具有重要意义。以甘南州高寒草甸不同海拔梯度黄帚橐吾根际/非根际土壤可培养微生物为研究对象, 采用稀释涂布平板法和最大可能数法 (MPN) 测定了土壤微生物的数量及土壤理化因子的变化。结果表明: 细菌在微生物总数中占比最大, 根际微生物数量随海拔升高呈先增加后减小的变化, 非根际则表现为递增的趋势, 微生物功能群在根际和非根际土壤中均逐渐增加; 根际土壤的微生物和功能群数量均高于非根际土壤。RDA 分析发现, 土壤温度、有机碳、电导率、pH、全氮、全磷、速效氮及脲酶对根际/非根际土壤微生物数量及功能群变化影响较大。通径分析可知: 根际土壤中, 细菌和真菌受速效氮和有机碳影响较大, 放线菌主要受土壤温度和电导率的影响; 根际土壤固氮菌和氨化细菌决策系数速效氮 > 有机碳 > 全氮; 根际和非根际土壤中硝化细菌的影响因子各不相同, 根际土壤决策系数最大和最小分别为全磷和全氮, 非根际则是 pH 和脲酶。

关键词: 高寒草甸; 海拔梯度; 黄帚橐吾; 根际/非根际土壤; 可培养微生物

Characteristics of culturable microbial communities in rhizosphere/non-rhizosphere soil of *Ligularia virgaurea* in alpine meadow elevation gradient

LIU Minxia*, LI Bowen, SUN Ruidi, ZHANG Yaya, SONG Jiaying, ZHANG Guojuan, XU Lu, MU Ruolan

College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

Abstract: *Ligularia virgaurea* is a common poisonous weed in alpine meadows, which is considered to be an important species indicating grassland vegetation degradation in an area. It is of great significance to study the community distribution characteristics of rhizosphere soil microorganisms at different altitude gradients. As one of the main types of soil microdomain structure, rhizosphere has high biological enzyme activity and plays an important role in maintaining regional ecosystem cycle due to the influence of plant roots, environmental factors and microbial activities. Soil microorganisms are the most important biological driving force of soil nutrient cycling, organic degradation and other biological processes. A wide variety of soil microorganisms and a large number of characteristics also maintain the functional integrity of the ecosystem. At the same time, its biodiversity is also affected by soil enzyme activities and physical and chemical properties, so the study of soil microorganisms is also an effective means to maintain ecosystem services. In this study, the cultivable microorganisms in rhizosphere/non-rhizosphere soil of *Ligularia virgaurea* at different altitudes in Maqu County of Gannan Prefecture were studied. The number of soil microorganisms and changes in soil physical and chemical factors were measured by the spread plate method and the maximum possible number method (MPN). The results showed that bacteria accounted for the largest

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31760135)

收稿日期: 2020-04-24; 网络出版日期: 2021-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiaminl@163.com

proportion of the total number of microorganisms. The number of rhizosphere microorganisms increased first and then decreased with elevation, while the non-rhizosphere showed an increasing trend. The microbial functional groups gradually increased in both rhizosphere and non-rhizosphere. The number of microorganisms and functional groups in rhizosphere soil was higher than that in non-rhizosphere soil. Redundancy analysis (RDA) shows that the quantity changes are significantly correlated with soil temperature, organic carbon, electrical conductivity, pH, total nitrogen, total phosphorus, available nitrogen, and soil urease. Path analysis shows that in rhizosphere soil, bacteria and fungi are most affected by available nitrogen and organic carbon. Actinomycetes are mainly affected by soil temperature and electrical conductivity. Rhizosphere soil azotobacter and ammonifier decision coefficient available nitrogen>organic carbon>total nitrogen. The influencing factors of nitrifier in rhizosphere and non-rhizosphere soil are different. The largest and smallest decision coefficients of rhizosphere soil are total phosphorus and total nitrogen, and those of the non-rhizosphere are pH and urease. This study is helpful to understand the response mechanism of soil microorganisms in alpine meadows on Qinghai-Tibet Plateau to the invasion of poisonous weeds, and to provide theoretical basis and technical support for ecological environment protection and high-quality development of Qinghai-Tibet Plateau.

Key Words: alpine meadow; altitudes; *Ligularia virgaurea*; rhizosphere/non rhizosphere soil; cultivable microbial

土壤微生物种类繁多,数量庞大,包括原核微生物(细菌、放线菌等)和真核微生物(原生动物、真菌等)两大类,不仅是土壤养分循环、有机物降解等生物学过程的最主要动力之一,还维持着生态系统的功能完整性^[1]。与此同时,其生物多样性还受到土壤酶活性及理化性质的影响(碳、氮、磷等),土壤微生物的研究也是维持生态系统服务功能的有效手段^[2]。根际作为土壤微域结构的主要类型之一,受到植物根系、环境因素及微生物活动的影响,具有较高的生物酶活性,在维持区域生态系统循环等方面有重要作用。因此,有关根际土壤微生物的数量变化及群落分布逐渐成为生态学领域的研究重点。近年来,关于土壤微域结构对微生物群落分布的影响研究较多,植物根际作为土壤微域结构之一,也越来越受到研究者的关注^[3-5]。此外,许多学者经过研究后认为环境因素也是影响土壤中微生物群落分布的主要因素之一。王颖等探究了青藏高原高寒草甸不同海拔梯度下土壤微生物碳源利用差异及影响机制,发现其海拔差异主要受到土壤含水量、植被丰富度和年均降水量的影响^[6]。单文俊等探讨了氮沉降对温带天然次生林微生物数量变化的影响^[7]。李君剑等以关帝山不同海拔土壤为研究对象,探究了固氮菌和硝化细菌的变化特征及其影响因素^[8]。

青藏高原作为世界的第三极,形成了独具特色的生态环境,其复杂多样的生态系统也使得土壤微生物种类具有多样性^[9]。随着全球变暖的影响,青藏高原高寒草甸已经出现生态退化的趋势,毒杂草入侵现象愈发严重^[10]。黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)为菊科橐吾属多年生草本植物,被认为是指示一个地区草地植被退化的重要物种,种群数量越多,表明该地区草地退化现象越严重,反之则表明该地区草地退化程度较轻^[11]。近年来,旅游业的发展使得青藏高原游客增多,加之过度放牧等现象加剧,进一步加剧了高寒草甸草地退化的现象。与此同时,由于甘南高寒草甸地区土壤氮含量较高,且黄帚橐吾自身具有耐受温度变化和抗干旱的生物学特性,使其不断快速扩张繁殖,成为青藏高原高寒草甸的优势毒草^[12]。海拔梯度的改变包含诸多环境因子的变化,这为研究土壤微生物及草地植被对环境的适应性响应提供了良好的条件,尤其是在全球变暖的背景下,海拔常常作为研究植物根际土壤微生物如何应对环境变化的理想场所。然而,目前关于青藏高原东北部海拔梯度上植物根际土壤微生物及功能群变化的研究较为缺乏。基于此,本文拟探究以下科学问题:黄帚橐吾种群根际/非根际土壤微生物群落分布特征随海拔如何变化?海拔梯度上影响黄帚橐吾种群根际/非根际土壤微生物群落分布特征随海拔如何变化?其变化特征与毒杂草黄帚橐吾之间有何内在关系?通过以上问题的回答,有助于了解青藏高原高寒草甸土壤微生物对毒杂草入侵的响应机制,更好的为青藏高原生态环境保护及高质量发展提供理论依据及技术支撑,为更好的践行绿水青山就是金山银山的生态理念,构筑好青藏高原生态安全屏障。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原东北部甘南藏族自治州(34°56'N,102°54'E)。气候类型为高寒湿润性气候,年平均气温 2.1℃,12 月到次年 2 月平均气温-8.6℃,6 至 8 月平均气温 11.4℃,≥0℃ 的年积温 1732℃,无绝对无霜期。光照充足,雨热同季,年降水量 557.4 mm。地表径流深 200—350 mm,年蒸发量 1222 mm。土壤类型为高寒草甸土。研究区样地如图 1。

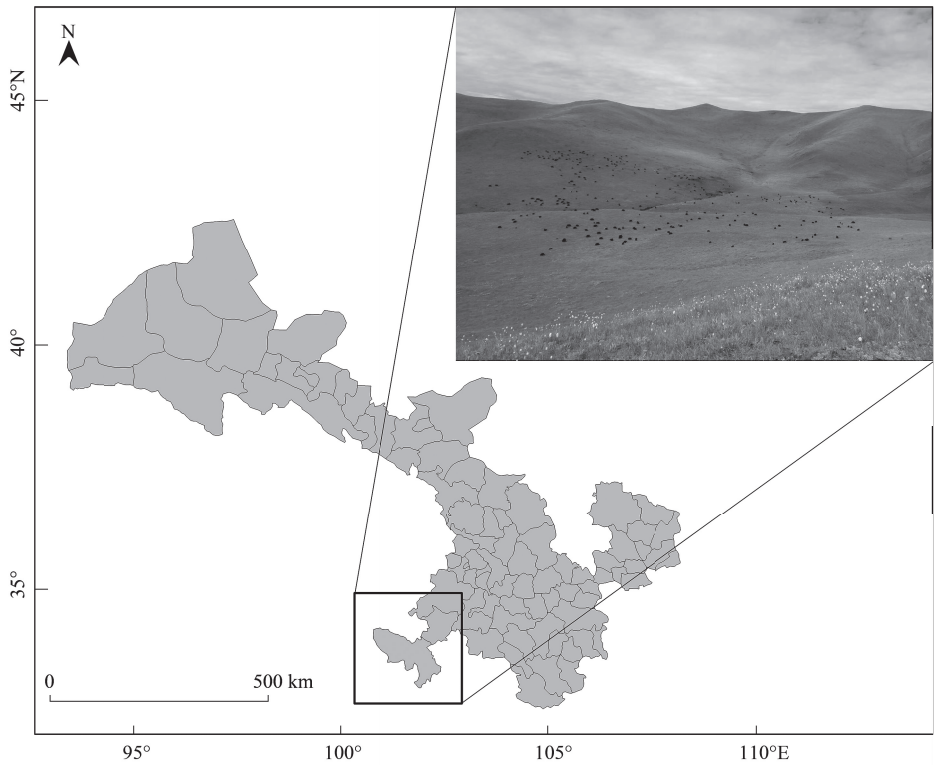


图 1 研究区样地布置示意图
Fig.1 Plot of the study area

1.2 实验设计与样品采集

2019 年 7 月在甘南藏族自治州选择坡向一致(北坡)的山地(通过 360°电子罗盘进行坡向定位)于 3 个海拔梯度(3000、3500、4000 m)随机选取 8 个 0.5 m×0.5 m 的样方。每个样方内选取 5 株长势较一致的黄帚橐吾,采用抖落法采集植物根际土^[13]。非根际土壤取植物根际投影范围外自地面垂直 0—15 cm 范围内的土样,分别混合均匀后立即装入自封袋中带回实验室,放在-70℃的冰箱中速冻后,再进行冷冻干燥作为冻干土样。另一部分土壤自然风干后,研磨、过筛,用于土壤理化性质及酶活性的测定。研究区基本情况见表 1。

表 1 监测样地概况

Table 1 Monitoring sample profile					
海拔 Altitudes/m	纬度 Latitude	经度 Longitude	坡度 Slope/(°)	生物量 Plant biomass/(g/m ²)	丰富度 Richness
3000	34°57'01"N	102°52'55"E	30±0.05b	34.48±1.74b	37.82±1.17b
3500	33°39'44"N	101°52'28"E	29±0.12b	46.63±2.29a	39.51±2.06a
4000	33°18'50"N	101°54'26"E	33±0.08a	34.02±2.12b	35.02±2.01c

同列不同的字母表示有显著性差异($P<0.05$)

1.3 土壤微生物的分离培养

土壤微生物采用稀释涂布平板法培养,其中细菌使用牛肉膏蛋白胨培养基 37℃ 下倒置培养 48 h 后计数;真菌使用马丁氏孟加拉红培养基 28℃ 下倒置培养 3—4 d 后计数;放线菌使用改良高氏一号培养基(加入 3% 的重铬酸钾溶液以抑制细菌生长)28℃ 下倒置培养 5—7 d 后计数^[14]。固氮菌使用改良的 Ashby 培养基,氨化细菌使用牛肉膏蛋白胨培养基,硝化细菌使用改良斯蒂芬逊培养基,功能菌均采用 MPN 法进行数量测定^[15]。

1.4 土壤理化性质及酶活性的测定

土壤理化性质采用如下方法测定:土壤含水量用烘干法(重复 3 次),pH 值用水浸提电位法,全氮用半微量凯氏定氮法,全磷用硫酸-高氯酸消煮法,有机碳用硫酸消煮-重铬酸钾外加热法,速效氮用碱解扩散法,速效磷用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法。土壤温度用多功能测温仪(DT-131)测定,容重采用环刀法测定。土壤脲酶(Urease, URE)活性采用苯酚-次氯酸钠比色法测定,过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性采用高锰酸钾滴定法测定^[16]。

1.5 数据分析与处理

所有数据在 Excel 2007 中进行统计和计算,运用 SPSS 18.0 进行相关分析和单因素方差分析,用 CANOCO 4.5 软件进行冗余分析(Redundancy analysis, RDA),并在 Origin 9.0 中作图;通径分析计算出决策系数后在 GraphPad Prism 8 中绘制热图。

通径分析方法将自变量 $x_i (i = 1, 2, \dots, m)$ 与因变量 y 的简单相关系数 r_{iy} ,剖分为 x_i 对 y 的直接效应(即直接通径系数)和 x_i 通过其他自变量对 y 的间接效应(即间接通径系数),从而能直接比较各因素的相对重要性。设因变量 y 受多个因素 $x_1, x_2, \dots, x_m$ 的影响,且每个因素与 y 的关系是线性的,则可建立多元回归方程:

$$y = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 + \dots + b_m x_m$$

将实际观测值代入上式,利用最小二乘法原理即可以求得通径系数^[17]。

用决策系数表示各自变量对因变量的综合决定作用,是通径分析中的决策指标^[18],用以把各自变量对因变量的综合作用进行排序,最终确定主要决定因子和限定因子。决策系数最大的为主要决定因子,而决策系数为负值且最小的为主要限定因子。

$$R_{(i)}^2 = 2P_{iy}r_{iy} - P_{iy}^2$$

式中, $R_{(i)}^2$ 为自变量 x_i 对因变量 y 的决策系数,若 $R_{(i)}^2 > 0$,说明 x_i 对 y 起增强作用;若 $R_{(i)}^2 < 0$,说明 x_i 对 y 起限制作用。

2 结果与分析

2.1 不同海拔梯度根际/非根际土壤微生物类群变化

由表 2 可得,随着海拔升高根际土壤中细菌和真菌数量均逐渐增加,但细菌在微生物总数中的占比最高且变化范围较大,数量差值最大时达到了 33.02×10^7 cfu/g;放线菌数量逐渐减小,当海拔达到 4000 m 时锐减至 2.06×10^7 cfu/g;根际土壤微生物总数随海拔升高表现出先增加后减小的变化趋势,非根际土壤则逐渐增加。此外,根际土壤细菌、真菌和微生物总数均大于非根际,放线菌数量则在海拔 3500 m 时表现为非根际数量大于根际。功能群方面,固氮菌、氨化细菌和功能群总数均随海拔升高而增加,且根际土壤大于非根际;硝化细菌的数量则呈“V 型”变化,在海拔 3500 m 时最小,非根际土壤数量大于根际土壤。

2.2 不同海拔梯度根际/非根际土壤理化性质及酶活性的变化

图 2 表明,随着海拔增加,土壤有机碳、速效氮随海拔增加而增大,但根际土壤有机碳大于非根际,而根际土壤速效氮则远低于非根际;土壤含水量、全氮和速效磷随海拔升高表现为先增加后减小的变化,其中,根际土壤含水量大于非根际,根际土壤全氮和速效磷则低于非根际,在 3500 m 时根际和非根际速效磷差值达到了 1.63 mg/kg;根际土壤脲酶与过氧化氢酶活性均大于非根际,且呈“倒 V”变化趋势,在海拔 3500 m 时,两种酶

活性在根际土壤中分别为 0.45 mg/g 和 0.57 mg/g;土壤 pH 随海拔的增加呈现先减小后增大的变化趋势,土壤温度、全磷和电导率呈递减的趋势,且根际和非根际变化不显著;土壤容重无明显变化。

表 2 不同海拔梯度土壤微生物及功能群分布特征

Table 2 Distribution characteristics of soil microorganisms and functional groups in different altitude gradients

海拔/m Altitude	位置 Position	微生物数量 Number of microorganisms/(cfu/g)				功能群数量 Number of functional groups/(cfu/g)			
		细菌×10 ⁷ Bacteria	真菌×10 ⁶ Fungi	放线菌×10 ⁷ Actinomy	总数×10 ⁷ Total	固氮菌×10 ⁵ Azotobacter	氨化细菌×10 ⁶ Ammonifier	硝化细菌×10 ⁵ Nitrifier	总数×10 ⁶ Total
3000	根际	38.17±1.55d	19.22±1.88c	21.08±0.84a	67.17±1.55c	13.38±0.66ab	20.53±1.07b	2.64±0.55c	22.13±0.43b
	非根际	36.88±2.25d	17.31±1.03c	20.35±1.58a	58.96±1.77d	10.62±1.14b	17.36±1.25d	3.65±0.66a	18.79±0.81d
3500	根际	66.22±2.24b	48.51±1.32a	14.55±1.22b	85.62±1.79a	15.72±1.02a	26.77±1.25ab	1.93±0.71d	28.53±1.06ab
	非根际	53.47±1.01c	34.27±1.29b	15.08±1.12b	72.05±0.53b	11.03±1.36b	19.22±1.17c	3.08±0.75b	20.63±1.35c
4000	根际	71.19±1.03a	48.65±1.17a	2.06±0.31c	78.11±0.74ab	16.64±0.51a	28.31±1.18a	2.05±0.89d	30.18±0.82a
	非根际	70.59±1.74a	34.99±1.17b	1.72±0.03c	75.74±1.24b	11.53±0.75b	22.08±0.93b	3.81±0.48a	23.61±1.56b

同列不同的字母表示有显著性差异($P<0.05$)

2.3 不同海拔梯度根际/非根际土壤微生物及功能群的冗余分析

RDA 分析表明(图 3、4),实线箭头代表不同微生物类群,虚线箭头代表各环境因子;虚线与实线之间的夹角代表各环境因子与土壤微生物之间的相关性;其海拔间的差异可用连线的长短来表示。结果可得,根际土壤中,细菌和真菌主要受到速效氮、有机碳和全氮的影响,非根际土壤中细菌则与有机碳和土壤温度有关,真菌为速效氮和全氮;放线菌在根际和非根际土壤中变化不大,主要受土壤温度和电导率的影响。微生物功能群中,根际土壤固氮菌和氨化细菌主控因子为速效氮和有机碳,非根际土壤则为有机碳、pH 和土壤温度。硝化细菌在根际土壤中主要受到全磷和全氮的影响,非根际土壤中则为土壤全磷、pH 和脲酶。

2.4 不同海拔梯度根际/非根际土壤微生物、功能群与环境因子的通径分析

通过 RDA 分析后筛选出对土壤微生物和功能群影响较大的环境因子:土壤温度、有机碳、全氮、全磷、速效氮、pH、脲酶和电导率。为探究这 8 个环境因子对土壤微生物及功能群影响的重要性大小,对其进行通径分析。结果表明(图 5),在 3 个海拔梯度上,三大类土壤微生物影响因子各不相同,土壤温度、全磷和电导率对根际土壤细菌有负效应,其他环境因子均表现为正效应,非根际土壤中温度和有机碳对细菌的影响较大;根际土壤中真菌决策系数速效氮>有机碳>全氮,非根际土壤则为速效氮>全氮>有机碳,表明不论根际还是非根际土壤,速效氮对真菌正效应作用较大,此外全磷决策系数最小,说明其对真菌限制作用较大;放线菌在根际和非根际土壤中较为相似,土壤电导率和温度对放线菌生长有促进作用,而有机碳和速效氮则起到了限制作用,但是根际土壤中决策系数均高于非根际土壤,表明土壤电导率、温度、有机碳和速效氮在根际土壤中对其影响较大。微生物功能群中,固氮菌和氨化细菌较为相似,根际土壤决策系数速效氮>有机碳>全氮,且表现为正效应,而土壤温度和电导率为主要限制因素,非根际土壤中主要受到土壤温度和有机碳的影响;根际土壤中硝化细菌全磷决策系数最大,全氮决策系数最小,海拔 3500 m 上决策系数分别为 1.125 和 -0.626,表明其主要受全磷和全氮的影响,非根际土壤中 pH 决策系数最大,土壤脲酶决策系数最小,说明非根际土壤硝化细菌主要受 pH 和脲酶的影响。

3 讨论

土壤微生物作为影响地球化学循环的重要因子,不仅对改变土壤理化性质和促进植物生长发育具有重要意义,同时还能够作为土壤中养分的储存库参与土壤中的养分循环,因此是指示土壤发育状况和养分循环的重要指标^[19]。在高寒草甸生态系统中,根际土壤微生物的群落结构对外界资源的变化具有耐受性和灵敏性,能够准确并迅速反应土壤微域的变化状况,是衡量土壤健康的重要指标之一^[20]。本研究,随着海拔不断升高,细菌和真菌在根际和非根际土壤中数量均不断增加,且在根际土壤中数量均大于非根际土壤(表 2),这可

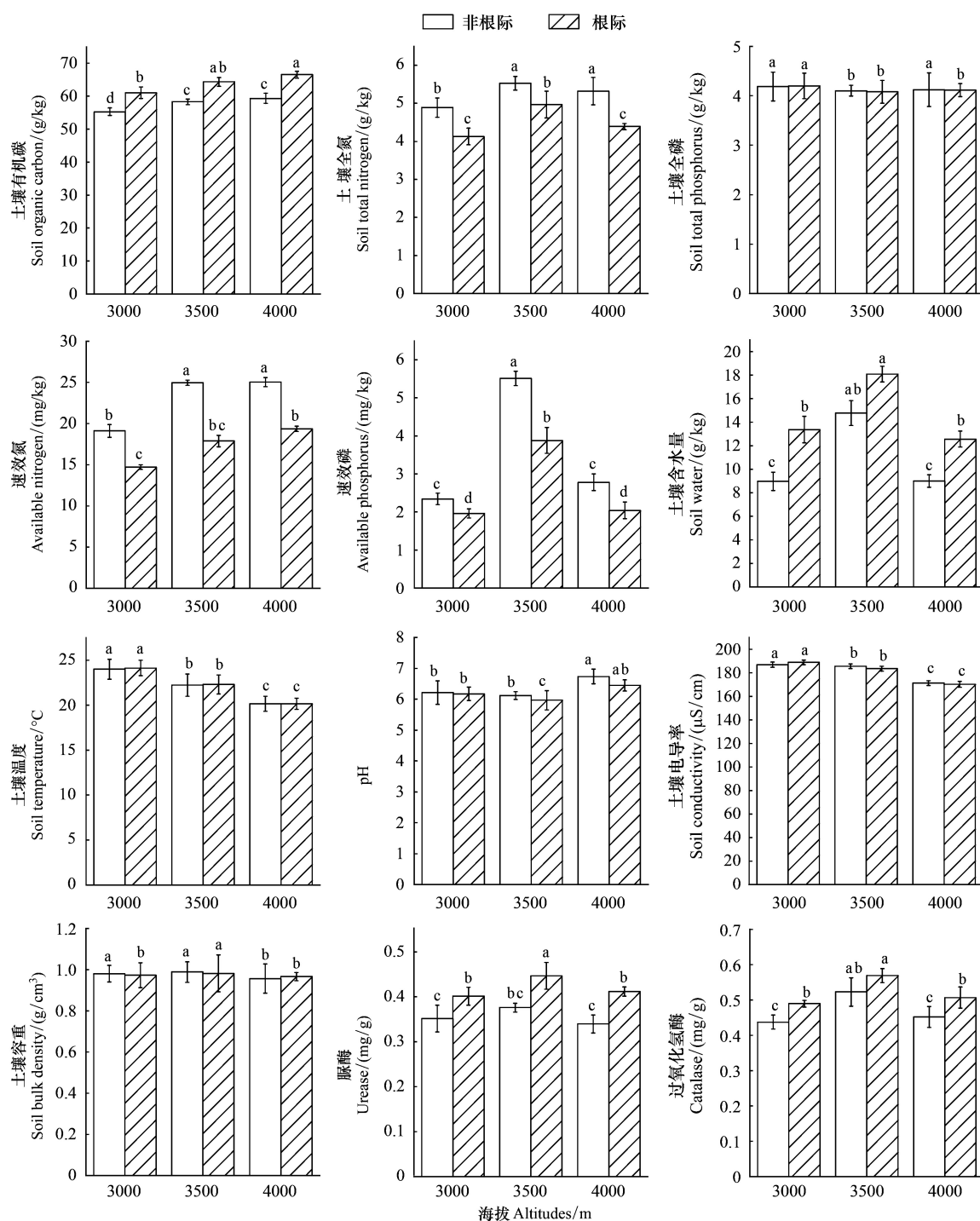


图2 不同海拔梯度土壤理化性质和酶活性的变化

Fig.2 Changes of soil physical and chemical properties and enzyme activities in different altitude gradients

能是因为黄帚橐吾对于环境条件的改变具有一定耐受性,随着海拔的升高,温度下降,物种丰富度降低,而黄帚橐吾种群数量则不断增加。加之其根系发达且集中,表层水分渗透力差,从而导致根际土含水量较高,适宜微生物的生长,因此细菌和真菌数量在根际土壤中高于非根际土^[21]。放线菌数量变化往往受到温度、湿度、海拔以及区域小气候等因素的影响,植物根系对放线菌数量变化的影响不显著^[22]。本文中,随着海拔不断升高,温度逐渐成为环境的主导性因素,放线菌数量也随之减小,在根际和非根际土壤中数量差异较小。土壤微

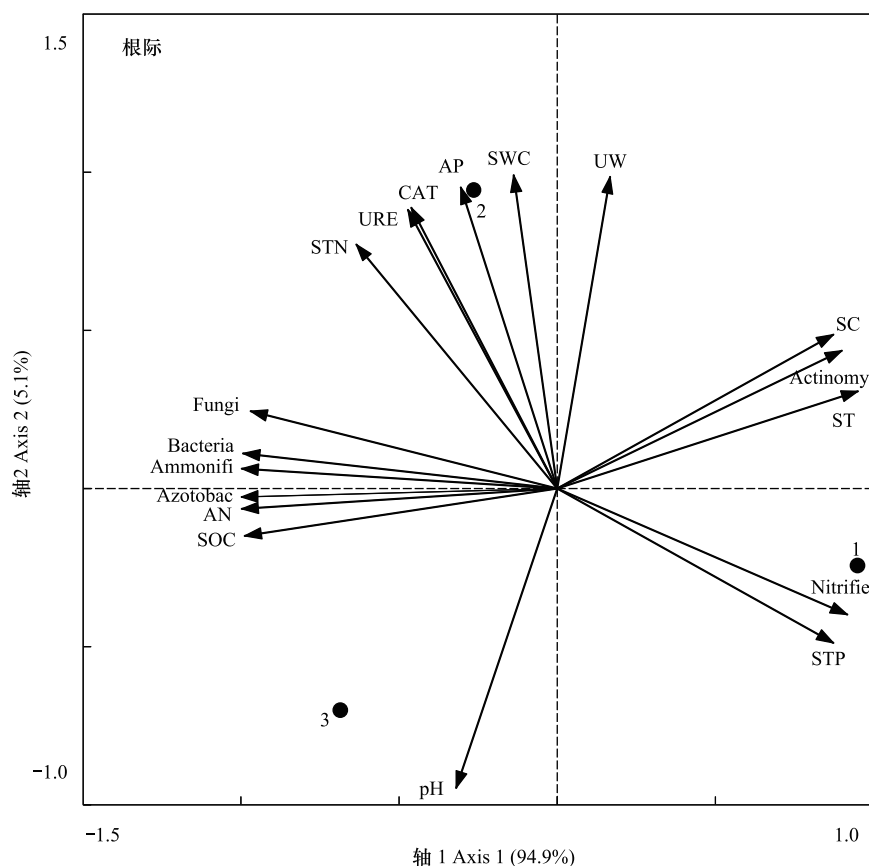


图3 根际土壤微生物及功能群与环境因子的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis of rhizosphere soil microorganism, functional group and environmental factors

SWC:土壤含水量 Soil water content;SOC:有机碳 Soil organic carbon;STN:全氮 Soil total nitrogen;STP:全磷 Soil total phosphorus;AP:速效磷 Available phosphorus;AN:速效氮 Available nitrogen;ST:土壤温度 Soil temperature;SC:土壤电导率 Soil conductivity;UW:容重 Soil bulk density; URE:脲酶 Urease;CAT:过氧化氢酶 Catalase

生物功能群指执行着同一种功能的相同或不同形态的土壤微生物,与土壤碳、氮循环密切相关。本文中,固氮菌和氨化细菌较为相似,其数量随着海拔不断升高而增加,且根际土壤数量大于非根际。这可能是因为黄帚橐吾种群通过促进微生物的铵化速率,使其快速生长以维持自身发育所需的养分,当海拔不断升高,黄帚橐吾种群数量也递增,因此固氮菌和氨化细菌数量不断增加,且根际土壤中数量大于非根际^[23]。硝化细菌数量则表现为非根际土壤大于根际土壤,随海拔升高呈“V型”变化,在海拔3500 m时最少。这可能是因为海拔3500 m上物种丰富度最高,物种数量过多导致不同植物种群之间竞争较为严重,因此硝化细菌在此海拔上数量最少。此外,硝化细菌属自养需氧型细菌,根际土壤含氧量低而有利于硝化细菌生长,使得非根际土壤数量大于根际土壤^[24]。

随着海拔不断升高,气温逐渐降低,降水在一定范围内增加,使得不同海拔上其生境也各不相同,并对土壤理化性质产生影响^[25]。本研究中,随着海拔逐渐升高,土壤温度、全磷和电导率呈递减的趋势,在根际和非根际土壤中变化不显著。这是因为海拔4000 m时坡度较大(表1),土壤侵蚀现象较为严重,使得土壤全磷含量减少,同时由于人为因素干扰减少,土壤盐渍化也随之降低,因此电导率含量随海拔升高而递减^[26]。土壤有机碳和速效氮则逐渐增加,这是因为降雨量随着海拔升高而增加,加快了植被生物量的积累,土壤有机碳分解速率加快,因此其含量也逐渐增加^[27]。根际土壤速效氮、全氮含量低于非根际土壤,这也与石国玺研究结果一致^[28]。根际土壤脲酶与过氧化氢酶活性均大于非根际,且呈“倒V”变化趋势(图2),这可能是因为根际土壤对于酶活性生长起促进作用,同时3500 m海拔土壤有机质和全氮含量最高,使得土壤酶活性达到了

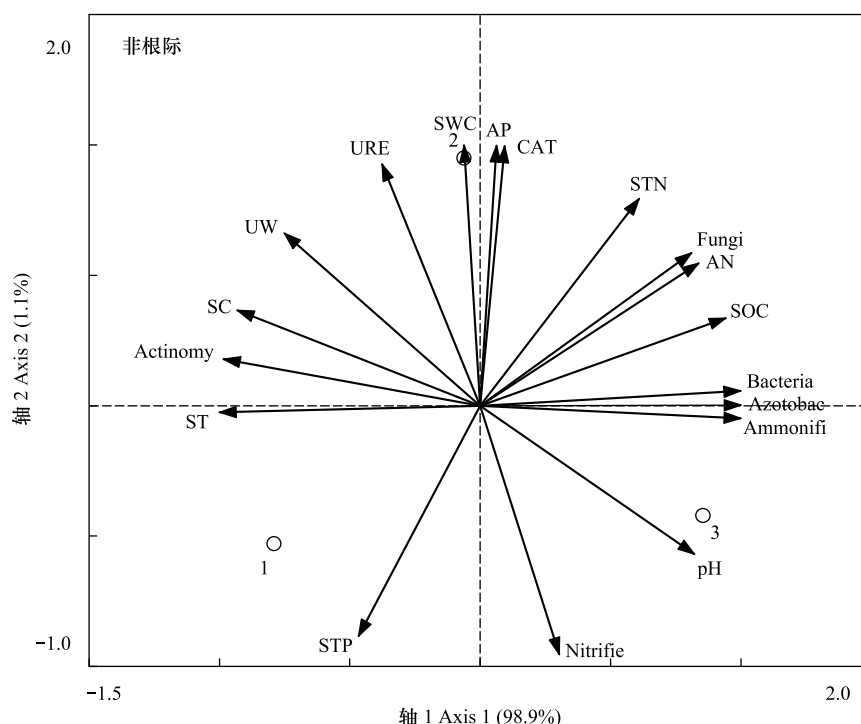


图4 非根际土壤微生物及功能群与环境因子的冗余分析

Fig.4 Redundancy analysis of non-rhizosphere soil microorganism, functional group and environmental factors

高峰^[29]。

土壤微生物及功能群对环境因子的变化具有敏感性,根际和非根际土壤在微生物数量、酶活性、养分含量上存在明显的差异。冗余(RDA)分析发现,土壤微生物数量及功能群变化与环境因子的改变密切相关,土壤温度、有机碳、电导率、pH、全氮、全磷、速效氮及脲酶这8个环境因子是影响根际/非根际土壤微生物及功能群的主要因素(图3)。决策系数热图表明(图5),土壤温度、全磷和电导率对根际土壤细菌起负效应,其他环境因子均表现为正效应,非根际土壤中温度和有机碳对细菌的影响较大。这可能是因为细菌偏好生存在营养丰富、有机物易于分解的土壤中,随着海拔不断增加,植物种群对细菌的影响逐渐变小,温度成为环境的主导性因素,而黄帚橐吾种群根际和非根际土壤细菌数量也受到温度的影响而产生变化^[30]。根际土壤中真菌决策系数速效氮>有机碳>全氮,非根际则为速效氮>全氮>有机碳(图5);放线菌在根际和非根际土壤中较为相似,土壤电导率和温度对放线菌生长有促进作用,而有机碳和速效氮则起到了限制作用。这可能是因为黄帚橐吾种群在物种扩张的过程中,形成了只适合自身生长的微生物群落,而对于土壤中的真菌和放线菌影响较小,因此在根际和非根际土壤中影响真菌和放线菌的环境因子较为相似^[31]。微生物功能群中,固氮菌和氨化细菌较为相似,根际土壤决策系数速效氮>有机碳>全氮,且表现为正效应,而土壤温度和电导率为主要限制因素,非根际土壤中主要受到土壤温度和有机碳的影响(图5)。这可能是因为黄帚橐吾种群的生长与土壤氮含量有关,虽然根际土壤中氮含量低于非根际土壤,但是黄帚橐吾对土壤养分的限制有更高的耐受力,氮含量降低并未使其受到显著影响,因此根际土壤中速效氮对其仍表现为正效应且影响最大^[32]。海拔升高使得温度下降,降水减少,加之有机碳含量递增,因此非根际土壤中温度和有机碳是影响其数量变化的主要决策因子。根际土壤中硝化细菌受全磷和全氮的影响,非根际土壤中脲酶决策系数最小,表明非根际土壤硝化细菌主要受脲酶的影响。导致黄帚橐吾种群根际和非根际土壤中硝化细菌的影响因子不同的原因可能是较高的酶活性能够使底物更好的分解,使得根际土壤中的营养物质具有更高的可利用性,而脲酶活性在非根际土壤中较低,不利于硝化细菌的繁殖,因此是限制其生长的主要因素^[33]。

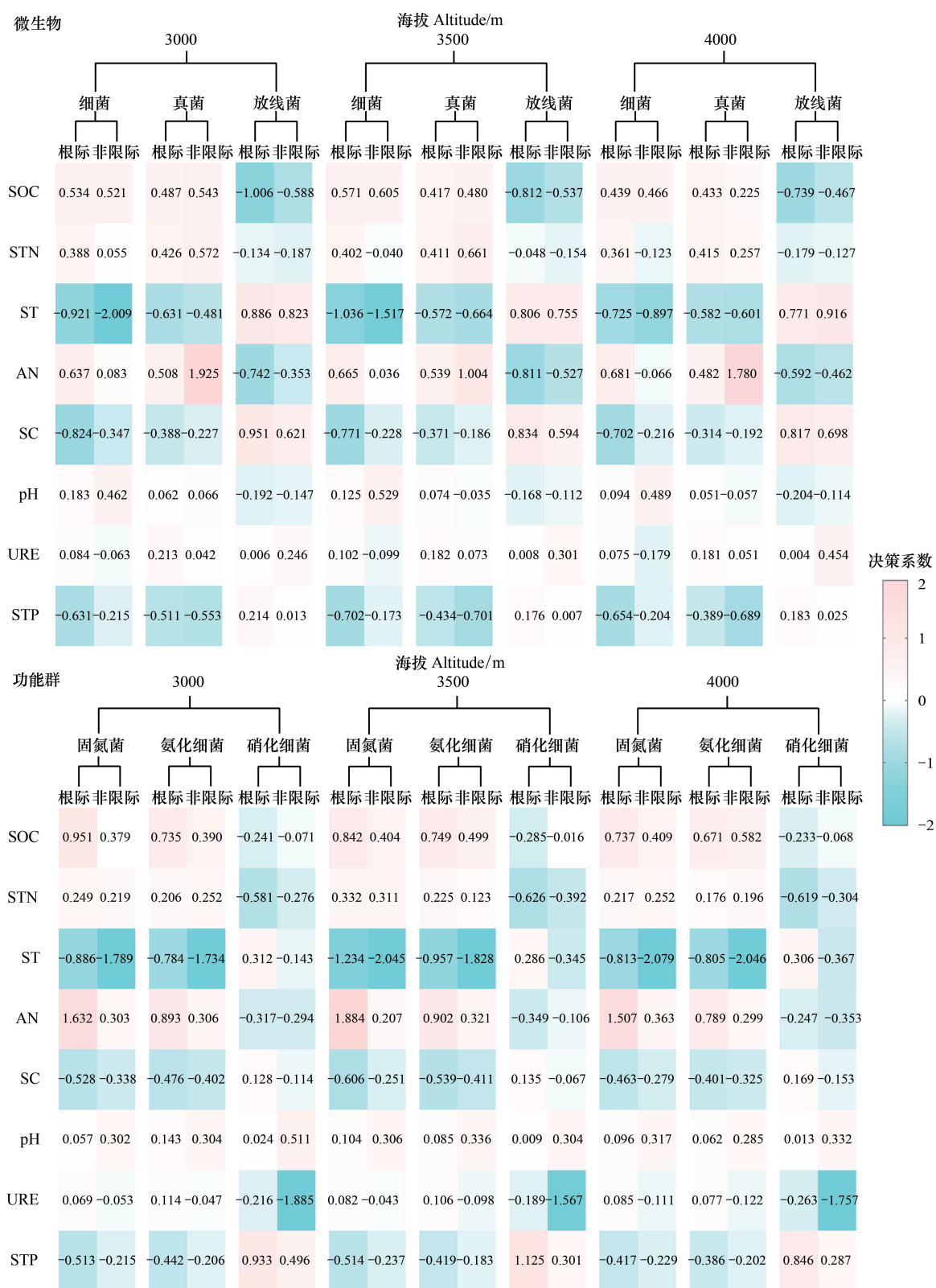


图 5 土壤微生物及功能群与环境因子决策系数热图

Fig.5 Soil microbial and environmental factors decision coefficient heat map

图中不同颜色代表决策系数不同,白色表示决策系数为0,蓝色代表决策系数为负,粉色代表决策系数为正;由白色向蓝色逐渐加深表示决策系数越小,由白色向粉色逐渐加深表示决策系数越大

4 结论

(1)随着海拔升高,细菌和真菌在根际和非根际土壤中数量均不断增加,且根际土壤大于非根际;放线菌数量则递减,在根际和非根际土壤中数量差异较小;固氮菌和氨化细菌数量随海拔升高递增,根际土壤数量大于非根际;硝化细菌数量则表现为非根际土壤大于根际土壤,随海拔升高呈“V型”变化。

(2)细菌在根际和非根际土壤中主要受土壤温度的影响,真菌则是速效氮,放线菌为有机碳和电导率;固氮菌和氨化细菌在根际土壤中的主导影响因素是速效氮,非根际土壤中为土壤温度,硝化细菌根际土壤主要受全磷的影响,非根际土壤则受到脲酶的限制。

(3)黄帚橐吾作为高寒草甸的优势毒草,对于土壤微生物的影响较大。除硝化细菌外,根际土壤微生物数量均高于非根际土壤,表明黄帚橐吾种群对土壤微生物生长起到促进作用。

参考文献 (References):

- [1] 宋贤冲, 王会利, 秦文弟, 邓小军, 田红灯, 谭一波, 王绍能, 曹继钊. 退化人工林不同恢复类型对土壤微生物群落功能多样性的影响. 应用生态学报, 2019, 30(3): 841-848.
- [2] Das S, Ganguly D, Mukherjee A, Chakraborty S, De T K. Soil urease activity of sundarban mangrove ecosystem, India. Advances in Microbiology, 2017, 7(8): 617-632.
- [3] Nicolitch O, Colin Y, Turpault M P, Uroz S. Soil type determines the distribution of nutrient mobilizing bacterial communities in the rhizosphere of beech trees. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 103: 429-445.
- [4] 杜滢鑫, 谢宝明, 蔡洪生, 唐璐, 郭长虹. 大庆盐碱地九种植物根际土壤微生物群落结构及功能多样性. 生态学报, 2016, 36(3): 740-747.
- [5] 伍文宪, 黄小琴, 张蕾, 杨潇湘, 黎怀忠, 刘勇. 十字花科作物根肿病对根际土壤微生物群落的影响. 生态学报, 2020, 40(5): 1532-1541.
- [6] 王颖, 宗宁, 何念鹏, 张晋京, 田静, 李良涛. 青藏高原高寒草甸不同海拔梯度下土壤微生物群落碳代谢多样性. 生态学报, 2018, 38(16): 5837-5845.
- [7] 单文俊, 邢亚娟, 闫国永, 韩士杰, 张军辉, 王庆贵. 长白山天然次生林土壤微生物量对氮沉降的响应. 生态学报, 2018, 38(17): 5996-6005.
- [8] 李君剑, 杜宏宇, 刘菊, 严俊霞, 李洪建. 关帝山不同海拔土壤碳矿化和微生物特征. 中国环境科学, 2018, 38(5): 1811-1817.
- [9] Zhao X, Wang J F, Wang Y, Lu X, Liu S F, Zhang Y B, Guo Z H, Xie Z K, Wang R Y. Influence of proximity to the Qinghai-Tibet highway and railway on variations of soil heavy metal concentrations and bacterial community diversity on the Tibetan Plateau. Sciences in Cold and Arid Regions, 2019, 11(6): 407-418.
- [10] Li Y F, Li Z W, Wang Z Y, Wang W L, Jia Y H, Tian S M. Impacts of artificially planted vegetation on the ecological restoration of movable sand dunes in the Mugetan Desert, northeastern Qinghai-Tibet Plateau. International Journal of Sediment Research, 2017, 32(2): 277-287.
- [11] Tori M. Terpenoid composition and base sequences of *Ligularia virgaurea* (Asteraceae) grown in the Hengduan mountain area in china and a comment on drawing structures. Chemical & Pharmaceutical Bulletin, 2016, 64(3): 193-206.
- [12] 宋梅玲, 王玉琴, 王宏生. 不同温度和水分胁迫对高寒草地毒杂草黄帚橐吾种子发芽的影响. 青海畜牧兽医杂志, 2020, 50(2): 43-48.
- [13] 陈悦, 吕光辉, 李岩. 独山子区优势草本植物根际与非根际土壤微生物功能多样性. 生态学报, 2018, 38(9): 3110-3117.
- [14] 沈萍. 微生物学实验(第三版). 北京: 高等教育出版社, 1999: 92-95.
- [15] 刘旻霞, 李瑞, 张灿, 李俐蓉, 车应弟. 兰州市南山季节性土壤微生物特征及影响因素. 中国环境科学, 2018, 38(7): 2722-2730.
- [16] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986: 294-297.
- [17] 袁志发, 宋世德. 多元统计分析(第二版). 北京: 科学出版社, 2009: 252-255.
- [18] 徐春华, 张华, 张兰, 康雅茸. 基于通径分析的兰州北山三种典型植物光合作用影响因子. 生态学杂志, 2015, 34(5): 1289-1294.
- [19] 许森平, 任成杰, 张伟, 陈正兴, 付淑月, 刘伟超, 杨改河, 韩新辉. 土壤微生物生物量碳氮磷与土壤酶化学计量对气候变化的响应机制. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2445-2454.
- [20] Wu G L, Hu T M, Liu Z H. Trade-off of sexual and asexual recruitment in a dominant weed *Ligularia virgaurea* (Maxim.) in alpine grasslands (China). Polish Journal of Ecology, 2010, 58(1): 81-86.
- [21] 孟苗婧, 郭晓平, 张金池, 赵友朋, 吴家森, 叶立新, 瞿承伟, 刘胜龙. 海拔变化对凤阳山针阔混交林地土壤微生物群落的影响. 生态学报, 2018, 38(19): 7057-7065.

- [22] 徐方继, 李桂鼎, 李沁元, 陈秀, 姜成林, 姜怡. 怒江大峡谷怒江州段土壤放线菌多样性. 微生物学通报, 2018, 45(2): 250-265.
- [23] Shi X M, Li X G, Wu R M, Yang Y H, Long R J. Changes in soil biochemical properties associated with *Ligularia virgaurea* spreading in grazed alpine meadows. Plant and Soil, 2011, 347(1/2): 65-78.
- [24] Nishu S D, Park S, Ji Y, Han I, Key J, Lee T K. The effect of engineered PLGA nanoparticles on nitrifying bacteria in the soil environment. Journal of Industrial and Engineering Chemistry, 2020, 84: 297-304.
- [25] 谭一波, 申文辉, 田红灯, 付孜, 叶建平, 郑威, 黄善琪. 猫儿山不同海拔植物群落树木构型差异及其影响因子. 应用生态学报, 2019, 30(8): 2614-2620.
- [26] Du B M, Kang H Z, Pumpanen J, Zhu P H, Yin S, Zou Q, Wang Z, Kong F Q, Liu C J. Soil organic carbon stock and chemical composition along an altitude gradient in the Lushan Mountain, subtropical China. Ecological Research, 2014, 29(3): 433-439.
- [27] 高静, Muhammad S, 岳琳艳, 何永涛, 斯确多吉, 张宪州, 孔维栋. 藏北高原草甸土壤固碳微生物群落特征随海拔和季节的变化. 生态学报, 2018, 38(11): 3816-3824.
- [28] 石国玺, 王文颖, 蒋胜竞, 成岗, 姚步青, 冯虎元, 周华坤. 黄帚橐吾种群扩张对土壤理化特性与微生物功能多样性的影响. 植物生态学报, 2018, 42(1): 126-132.
- [29] 赵盼盼, 周嘉聪, 林开森, 林伟盛, 袁萍, 曾晓敏, 苏莹, 徐建国, 陈岳民, 杨玉盛. 不同海拔对福建戴云山黄山松林土壤微生物生物量和土壤酶活性的影响. 生态学报, 2019, 39(8): 2676-2686.
- [30] Lin Y T, Whitman W B, Coleman D C, Shi S Y, Tang S L, Chiu C Y. Changes of soil bacterial communities in bamboo plantations at different elevations. FEMS Microbiology Ecology, 2015, 91(5): fiv033.
- [31] 马建国, 侯扶江, Bowatte S. 青藏高原高寒草甸有毒植物对土壤理化性质和土壤微生物丰度的影响. 草业科学, 2019, 36(12): 3033-3040.
- [32] Xie T P, Zhang G F, Zhao Z G, Du G Z, He G Y. Intraspecific competition and light effect on reproduction of *Ligularia virgaurea*, an invasive native alpine grassland clonal herb. Ecology and Evolution, 2014, 4(6): 827-835.
- [33] Wang J, Bao J T, Li X R, Liu Y B. Molecular ecology of *nifH* genes and transcripts along a chronosequence in revegetated areas of the Tengger desert. Microbial Ecology, 2016, 71(1): 150-163.