

DOI: 10.20103/j.stxb.202208222403

李伊凡, 王俊伟, 陈永豪, 何柄枚, 拉琼. 西藏岗巴拉山土壤细菌多样性海拔分布格局及其驱动因子. 生态学报, 2024, 44(2): 712-722.

Li Y F, Wang J W, Chen Y H, He B M, La Q. Elevation distribution pattern and driving factors of soil bacterial diversity on Mount Gangbala, Xizang, China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(2): 712-722.

西藏岗巴拉山土壤细菌多样性海拔分布格局及其驱动因子

李伊凡^{1,2}, 王俊伟^{1,2}, 陈永豪¹, 何柄枚¹, 拉琼^{1,2,*}

1 西藏大学生态环境学院青藏高原生物多样性与生态环境保护教育部重点实验室, 拉萨 850000

2 西藏雅尼湿地生态系统定位观测研究站, 林芝 860000

摘要:高原山地是对全球气候变化最为敏感的脆弱生态系统之一, 研究高原山地土壤细菌群落沿海拔变化特征, 对于揭示受气候变化和人为干扰的山地微生物群落结构和功能有十分重要的科学意义。研究以西藏岗巴拉山作为研究对象, 运用 Illumina MiSeq 高通量测序技术, 基于精细样方尺度分析了岗巴拉山沿海拔梯度土壤细菌群落组成和多样性的变化特征及其驱动因子。结果表明: 岗巴拉山土壤细菌共包含 36 门 125 纲 307 目 477 科 838 属 1878 种, 将 12 个海拔带分为高中低 3 组 (低海拔从 3800—4100 m、中海拔从 4200—4500 m、高海拔从 4600—4900 m), 中海拔总分类操作单元 (OTU) 数最多, 特有 OTU 数最少, 土壤细菌群落丰富度随海拔升高呈单峰趋势, 但其特异性随海拔呈 U 型分布格局。岗巴拉山土壤细菌群落中的优势菌门是放线菌门、酸杆菌门、变形菌门、绿弯菌门、疣微菌门和芽单胞菌门等, 土壤细菌群落 Shannon 多样性指数随海拔升高而逐渐减小, 而 Simpson 多样性指数在高海拔最高, Chao 指数随海拔升高呈单峰变化趋势。主坐标分析 (PCoA) 表明土壤细菌群落结构在不同海拔梯度上存在显著差异, 且低海拔土壤细菌群落组内也存在显著差异。冗余分析 (RDA) 表明海拔、pH、总氮、总磷和有机碳对土壤细菌群落结构有显著影响, 与环境因子相关性分析表明海拔、pH、总氮、总磷和有机碳与土壤细菌群落结构显著相关, 曼特尔检验表明 pH 和海拔是影响土壤细菌群落的关键因素。岗巴拉山土壤细菌多样性沿海拔梯度呈单调下降趋势, pH 是影响土壤细菌群落沿海拔变化特征的关键环境因子, 总氮、总磷和有机碳也是影响土壤细菌群落的重要环境因子。

关键词:岗巴拉山; 土壤细菌; 多样性; 海拔; 理化因子

Elevation distribution pattern and driving factors of soil bacterial diversity on Mount Gangbala, Xizang, China

LI Yifan^{1,2}, WANG Junwei^{1,2}, CHEN Yonghao¹, HE Bingmei¹, LA Qiong^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Biodiversity and Environment on the Qinghai-Tibetan Plateau, (Tibet University), Ministry of Education, Lhasa 850000, China

2 Yani Wetland Ecosystem Positioning Observation and Research Station, Nyingchi 860000, China

Abstract: Plateau mountains are one of the most sensitively fragile ecosystem to global climate change. Studying the characteristics of plateau mountain soil bacterial communities along the elevational gradient is of great scientific significance for revealing the structure and function of mountain microbial communities affected by global change. In this study, the characteristics and driving factors of soil bacterial community composition and diversity along the elevational gradient on the Mount Gangbala were analyzed based on the fine quadratic scale by using Illumina MiSeq high-throughput sequencing technology. The results showed that the soil bacteria of Mount Gangbala contained a total of 36 phyla, 125 classes, 307 orders, 477 families, 838 genera, and 1878 species. The 12 elevation belts were divided into 3 groups of low, middle and

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31760127)

收稿日期: 2022-08-22; 网络出版日期: 2023-10-18

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

high (low altitude 3800—4100 m, middle altitude 4200—4500 m, high altitude 4600—4900 m). The total Operational Taxonomic Unit (OTU) number at middle altitude was the largest, but the number of unique OTU at middle altitude was the least. The richness of soil bacterial communities showed a unimodal trend with the increase of altitude, but the specificity of soil bacterial communities showed a U-shaped distribution pattern with the increase of altitude. The dominant phyla of the soil bacterial community in the Mount Gangbala are Actinobacteriota, Proteobacteria, Acidobacteriota, Chloroflexi, Verrucomicrobiota, Gemmatimonadota, etc. The Shannon diversity index of soil bacterial community gradually decreased with the increase of altitude, and was lowest at high altitude; while the Simpson diversity index was highest at high altitude, and the Chao index showed a unimodal trend with the increase of altitude. Principal co-ordinate analysis (PCoA) showed that there were significant differences in soil bacterial community structure along the altitude gradient, and there were also significant differences within the low-altitude soil bacterial community group. The redundancy analysis (RDA) showed that altitude, pH, total nitrogen, total phosphorus, and organic carbon had significant effects on soil bacterial community structure. Correlation analysis with environmental factors showed that altitude, pH, total nitrogen, total phosphorus, and organic carbon were significantly correlated with soil bacterial community structure. Mantel test showed that pH and altitude were the critical factors affecting soil bacterial community. Soil bacterial diversity on the Mount Gangbala showed a monotonous decreasing gradient along the elevation gradient, while pH was the key environmental factor affecting the characteristics of soil bacterial changes along the elevational gradient, and total nitrogen, total phosphorus and organic carbon were also important environmental factors affecting soil bacterial community.

Key Words: Mount Gangbala; soil bacterial; diversity; altitude; physicochemical factors

山地不仅是青藏高原陆地生态系统中最重要的一部分,也是对全球气候变化的敏感地区^[1]。生物多样性海拔梯度分布格局一直是生态学研究热点之一,在山地生态系统中,植被、气候和土壤等环境条件随海拔梯度发生显著变化,是研究生物多样性海拔梯度分布格局和对环境变化响应的理想场所^[2-4]。在高原山地生态系统中,细菌是土壤微生物中数量最大、种类最多、功能最多样的类群,它们在土壤的形成、凋落物的分解、土壤养分循环中起到非常重要的作用^[5]。揭示山地土壤细菌群落海拔分布格局可以加深对山地生态系统中沿环境梯度土壤细菌群落结构及其影响因子关系的理解,对保护规划和利用山地微生物多样性资源有重要意义^[6]。

山地土壤细菌群落海拔梯度呈现不同的变化特征^[6-9],已有学者在不同区域开展了大量的有关山地土壤细菌海拔分布格局及其影响因子的研究,发现土壤细菌多样性既有沿海拔梯度单峰分布和单调下降的格局特征,也有跟海拔不相关的研究结果^[3,9-10]。另有研究发现除了海拔,其它环境因子如土壤 pH、土壤磷、氮和碳含量等土壤理化因子对于土壤细菌群落丰富度和多样性也有显著影响^[11-14],Cui 等发现在贡嘎山不同海拔峨眉冷杉根际与块状土壤中,土壤细菌群落多样性沿海拔梯度有显著差异,土壤温度、碳氮比是影响贡嘎山土壤细菌群落多样性的关键环境因子^[15]。已有研究发现高原山地土壤细菌群落组成与多样性沿海拔梯度有显著差异^[13],然而关于青藏高原重要生态带雅鲁藏布江流域山地生态系统土壤细菌多样性随海拔梯度变化及其影响因子的研究仍较为缺乏。

本研究以西藏雅鲁藏布江中游流域的岗巴拉山为研究区,沿海拔梯度采用样方法采集海拔 3800—4900 m 范围内 72 个样方的土壤样品,运用 Illumina MiSeq 高通量测序技术,以期揭示基于精细样方尺度下的岗巴拉山土壤细菌多样性与群落组成沿海拔梯度变化规律,并评价海拔梯度下的土壤细菌群落结构与多样性对其他土壤特征生态因子的响应关系。研究有助于揭示青藏高原完整山体土壤细菌群落垂直分布格局特征及其驱动因素,能够更好的理解高原山地土壤细菌沿海拔梯度的群落结构与资源组成特征,进一步充实山地微生物多样性分布格局研究理论,为保护管理和合理利用极端环境微生物战略资源提供科学依据和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区岗巴拉山($29^{\circ}19'—29^{\circ}25'N, 90^{\circ}61'—90^{\circ}64'E$)位于西藏自治区山南市贡嘎县与浪卡子县的分界线处(图1),毗邻羊卓雍湖,是雅鲁藏布江流域中游的典型山地生态系统。岗巴拉山呈北东-南西走向,北陡南缓,呈灌丛草原景观,其主要植被类型为高寒草甸、亚高山灌丛草甸、灌丛草原等,从山脚至山顶植被类型有显著变化,代表植物有高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、固沙草(*Orinus thoroldii*)、禾叶点地梅(*Androsace graminifolia*)、钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)、绢毛蔷薇(*Rosa sericea*)和散生栒子(*Cotoneaster divaricatus*)等,土壤类型为高山土^[16],气候为亚寒带高原、温带半干旱季风气候,干燥缺氧,降水集中于5—9月,年降水量363.4 mm,年均温 $2.9^{\circ}C$,年无霜期60 d左右^[17]。

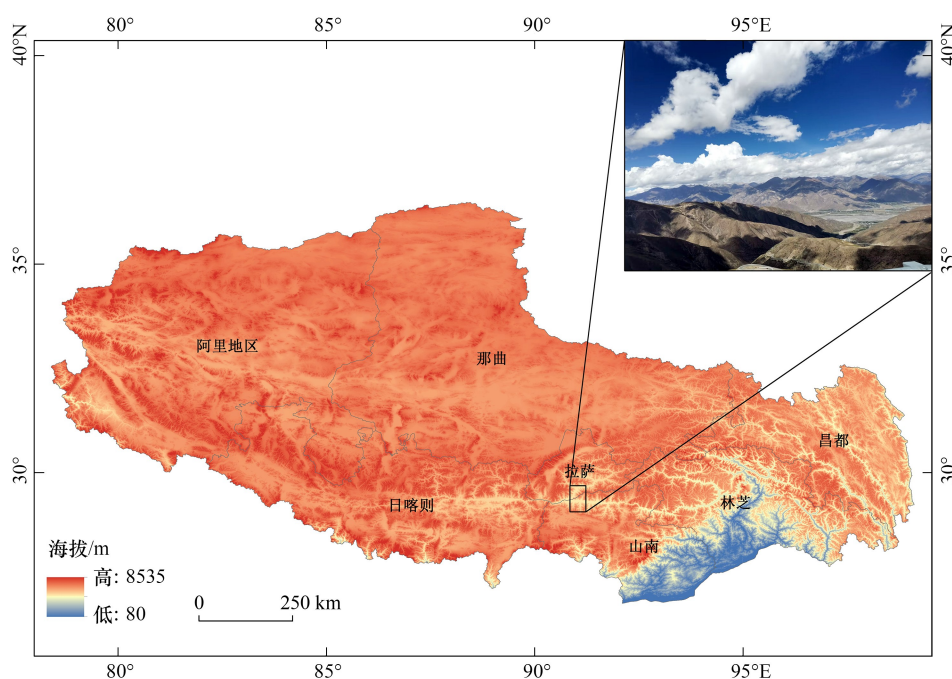


图1 研究区地理位置

Fig.1 Geographical location of the study area

1.2 土壤样品采集与处理

2020年9月,在岗巴拉山南坡海拔3800—4900 m每100 m为间隔(3800 m,3900 m,4000 m,4100 m,4200 m,4300 m,4400 m,4500 m,4600 m,4700 m,4800 m,4900 m)总计设置12个海拔样带,在每个海拔样带沿水平方向随机选取6个 $5\text{ m}\times 5\text{ m}$ 的样方作为重复,每个重复样方间隔不小于100 m,从山脚至山顶总计设置了72个样方,样方的设置尽可能远离道路和人为干扰过强的生境。按照梅花五点法在每个样方中采集(0—25 cm)土壤,并混合为一个样品,去除样品中的石块和动植物残体,一部分过筛后立即装入离心管中,迅速放入便携式冰箱,随后带回实验室置于 $-80^{\circ}C$ 冰箱,用于后续土壤微生物提取与测序^[18]。另一部分土壤样品带回实验室,自然风干后,研磨、过筛,用于测定土壤基础理化指标^[2]。

1.3 土壤理化性质测定

土壤理化性质参考《土壤农化分析》测定^[19],土壤有机碳(SOC)采用浓硫酸-重铬酸钾外加热法测定;有效磷(AP)用双酸(碳酸氢钠/氟化钠盐酸)浸提-钼锑抗比色法测定;土壤pH用电位法测定;土壤总氮(TN)用半微量凯氏定氮法测定;土壤碱解氮(AN)用碱解扩散法测定;总磷(TP)用酸溶-钼锑抗比色法测定。

1.4 土壤 DNA 提取和高通量测序

使用 E.Z.N.A. Soil DNA Kit 试剂盒 (OMEGA, 美国) 提取土壤总 DNA。采用引物 338F (5'-ACTCCTACG GGAGGCAGCAG-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 扩增土壤细菌 16S rRNA 基因 V3-V4 区。聚合酶链式反应 (PCR) 反应体系为 20 μ L: 5 $\times$ FastPfu 缓冲液 4 μ L, 2.5mmol/L dNTPs 2 μ L, 正负向引物各 (5 μ mol/L) 0.8 μ L, FastPfu 聚合酶 0.4 μ L, DNA 模板 1 μ L。PCR 扩增程序为: 95 $^{\circ}$ C 预变性 3 min; 27 个循环 (95 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s); 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min。扩增后用 2% 琼脂糖凝胶回收 PCR 产物, 用 AxyPrep DNA 凝胶回收试剂盒 (Axygen Biosciences, 美国) 纯化, Tris _ HCl 洗脱, 2% 琼脂糖电泳检测。PCR 产物用 QuantiFluorTM-ST 蓝色荧光定量系统 (Promega, 美国) 检测定量。在上海美吉生物医药科技有限公司进行 Illumina Miseq 高通量测序。原始序列经过质控后, 使用 UPARSE7.1 以 97% 的相似性作为阈值划分分类操作单元 (OTUs), 基于 Silva 数据库 (SSU128) 进行比对, 得到每个 OTU 对应的物种分类信息。

1.5 数据分析

利用 MOTHUR 软件计算不同随机抽样下的土壤细菌群落 Alpha 多样性指数, 包括 Shannon 多样性指数、Simpson 多样性指数和 Chao 指数。使用 *T* 检验来检验不同海拔分组土壤细菌群落 Alpha 多样性指数差异。利用主坐标分析 (PCoA) 明确海拔对土壤细菌群落结构的影响。使用单因素方差分析进行不同海拔土壤理化因子差异检验 (Tukey HSD 检验)。通过方差膨胀系数 (VIF) 方差膨胀因子分析评估环境因子的多重共线性, 通过冗余分析 (RDA) 来探究环境因子对土壤细菌群落的影响。使用 Pearson 相关性分析与曼特尔检验分析土壤细菌与环境因子的关系。统计分析通过 Excel 与 R 软件的 Vegan、ggplot2 等程序包下的多个函数完成。

2 结果与分析

2.1 岗巴拉山海拔梯度下的土壤细菌群落组成

本研究采取的 72 个土壤样品共计得到 3324442 条序列, 根据 97% 的相似度共划分成 8914 个 OTU (物种)。测序的覆盖度指数为 94.01%—95.72%, 表明所比对的序列涵盖了绝大部分土壤样品中的细菌序列。经过分类发现岗巴拉山土壤细菌样品中总共包含 36 门 125 纲 307 目 477 科 838 属 1878 种 8914 个 OTU, 将 12 个海拔带分为 3 组, 分别是低海拔 (3800—4100 m)、中海拔 (4200—4500 m)、高海拔 (4600—4900 m)。低海拔共有 7157 个 OTU (图 2), 中海拔共有 7397 个 OTU, 高海拔共有 6704 个 OTU; 低海拔特有的 OTU 有 693 个, 中海拔特有的 OTU 有 269 个, 高海拔特有的 OTU 有 538 个, 岗巴拉山土壤细菌群落特异性随海拔呈 U 型分布格局。

在分类得到 36 个细菌门分类单元中, 相对丰度大于 3% 的优势细菌门有 6 个, 分别是放线菌门 (Actinobacteriota)、酸杆菌门 (Acidobacteriota)、变形菌门 (Proteobacteria)、绿弯菌门 (Chloroflexi)、疣微菌门 (Verrucomicrobiota) 和芽单胞菌门 (Gemmatimonadota)。在所有样方中 (图 3), 放线菌门 (Actinobacteriota) 的相对丰度 (平均相对丰度 = 35.91%) 最高; 其次是酸杆菌门 (Acidobacteriota, 18.01%)、变形菌门 (Proteobacteria, 17.05%)、绿弯菌门 (Chloroflexi, 12.42%)、疣微菌门 (Verrucomicrobiota, 3.65%)、和芽单胞菌门 (Gemmatimonadota, 3.08%)。放线菌门的相对丰度随海拔升高显著降低; 变形菌门的相对丰度随海拔升高显著增加。

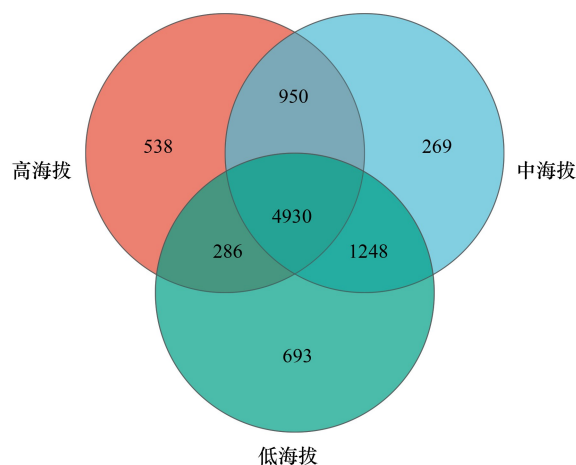


图 2 不同海拔土壤细菌群落物种组成韦恩图

Fig.2 Venn diagram of soil bacterial community species composition at different altitudes

低海拔: 海拔 3800—4100 m, 中海拔: 海拔 4200—4500 m, 高海拔: 海拔 4600—4900 m

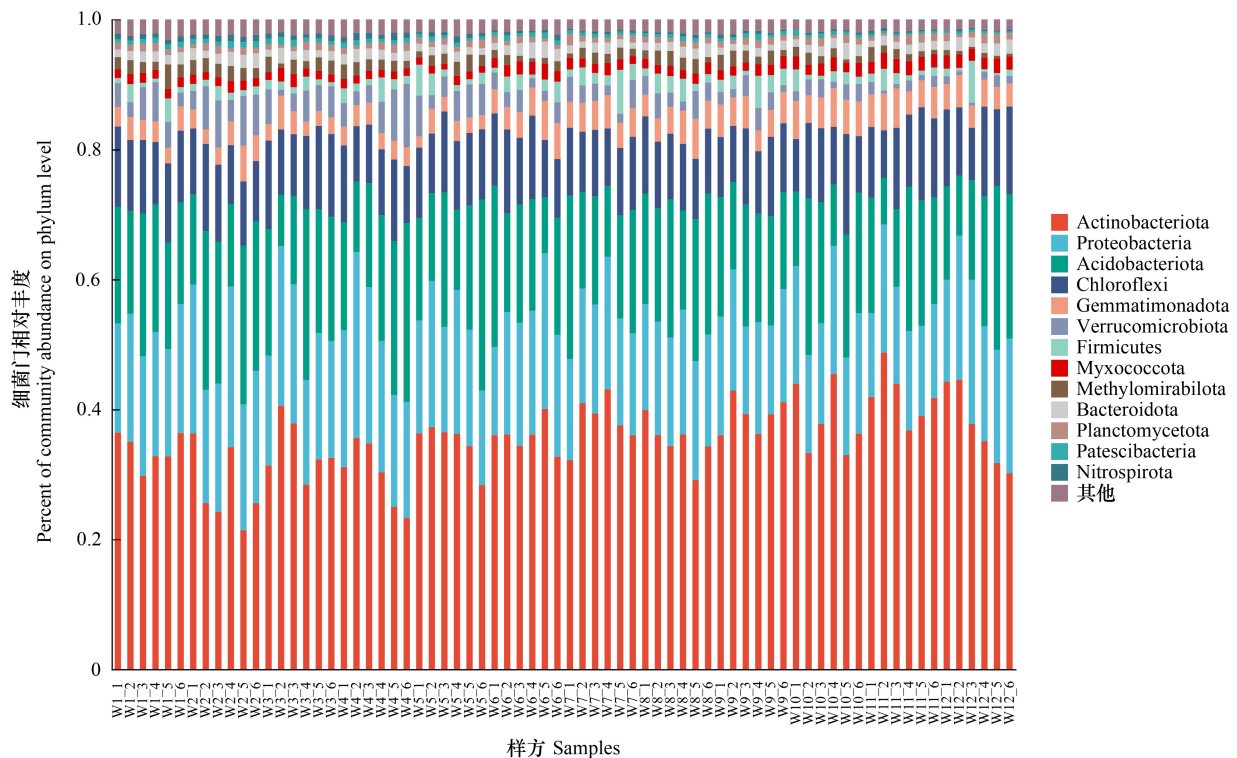


图3 不同海拔土壤细菌相对丰度

Fig.3 Relative abundance of soil bacteria at different altitudes

海拔 4900 m; W1-1—W1-6; 海拔 4800 m; W2-1—W2-6; 海拔 4700 m; W3-1—W3-6; 海拔 4600 m; W4-1—W4-6; 海拔 4500 m; W5-1—W5-6; 海拔 4400 m; W6-1—W6-6; 海拔 4300 m; W7-1—W7-6; 海拔 4200 m; W8-1—W8-6; 海拔 4100 m; W9-1—W9-6; 海拔 4000 m; W10-1—W10-6; 海拔 3900 m; W11-1—W11-6; 海拔 3800 m; W12-1—W12-6. Actinobacteriota: 放线菌门; Proteobacteria: 变形菌门; Acidobacteriota: 酸杆菌门; Chloroflexi: 绿弯菌门; Gemmatimonadota: 芽单胞菌门; Verrucomicrobiota: 疣微菌门; Firmicutes: 厚壁菌门; Myxococcota: 黏球菌门; Methyloirabiolota: 甲基单胞菌门; Bacteroidota: 拟杆菌门; Planctomycetota: 浮霉菌门; Nitrospirota: 硝化螺旋菌门

2.2 岗巴拉山海拔梯度下的土壤细菌群落多样性

岗巴拉山土壤细菌群落 Shannon 多样性指数在高

海拔最低(图4),并与低海拔和中海拔有显著差异,而低海拔与中海拔间并无显著差异。Simpson 多样性指数在高海拔最高(图5),并与低海拔和中海拔有显著差异,而低海拔与中海拔无显著差异。Chao 指数随海拔升高呈单峰变化趋势,在中海拔显著升高,而在低海拔和高海拔两端呈降低趋势(图6)。

2.3 岗巴拉山海拔梯度下的土壤细菌群落结构

海拔对岗巴拉山土壤细菌群落结构影响显著,从主坐标分析(PCoA)的结果(图7)可知,土壤细菌群落在PC1第一排序轴上明显分成3个区域,不同海拔分组间差异显著,说明不同海拔之间的土壤细菌群落组成和结构有显著差异,PC1解释变异量的42.83%,PCoA第二排序轴结果表明低海拔细菌群落组内也存在显著差异,PC2解释变异量7%。

2.4 岗巴拉山海拔梯度下的土壤理化性质差异

由表1可知,土壤有机碳(SOC)含量随海拔升高而增大,在海拔4800 m处含量最大为88.93 g/kg;在最低海拔3800 m含量最小为28.08 g/kg。土壤有效磷(AP)随海拔升高而减少,在海拔3800 m处含量最大为46.26 g/kg;在最高海拔4900 m含量最小为15.13 g/kg。土壤总氮(TN)含量随海拔升高而增大,土壤碱解氮(AN)含量随海拔升高先增加后减少,土壤碱解氮(AN)在海拔4600 m达到最大值0.46 g/kg;土壤总磷(TP)含量随海拔升高呈现先增加后减少的变化趋势,从海拔4700 m开始减少。土壤pH随海拔升高显著降低,海

拔 3800—4500 m 的土壤为中性土壤,海拔 4600—4900 m 的土壤为酸性土壤。

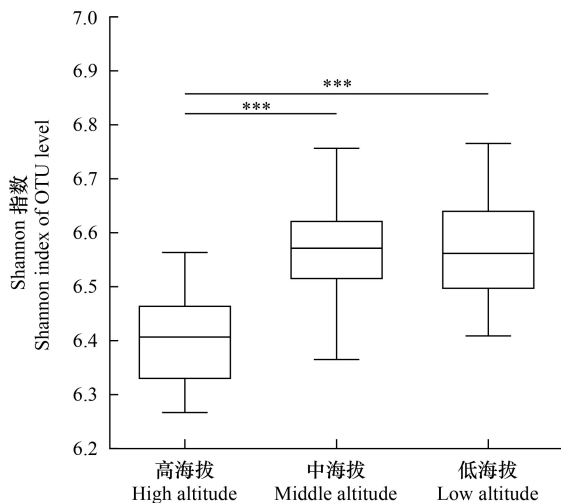


图 4 不同海拔土壤细菌群落 Shannon 指数组间差异

Fig.4 Differences between Shannon index groups of soil bacterial communities at different altitudes

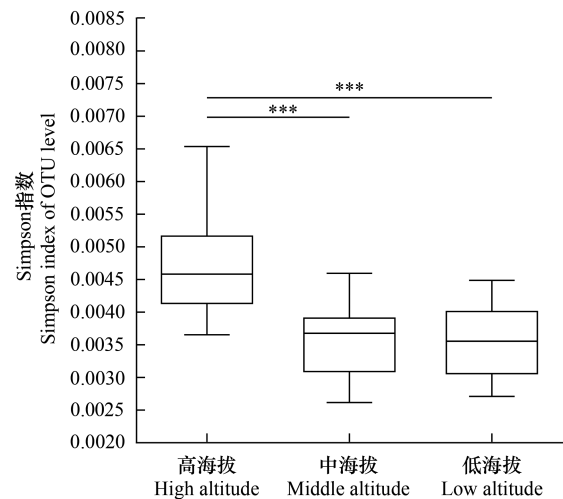


图 5 不同海拔土壤细菌群落 Simpson 指数组间差异

Fig.5 Differences between Simpson index groups of soil bacterial communities at different altitudes

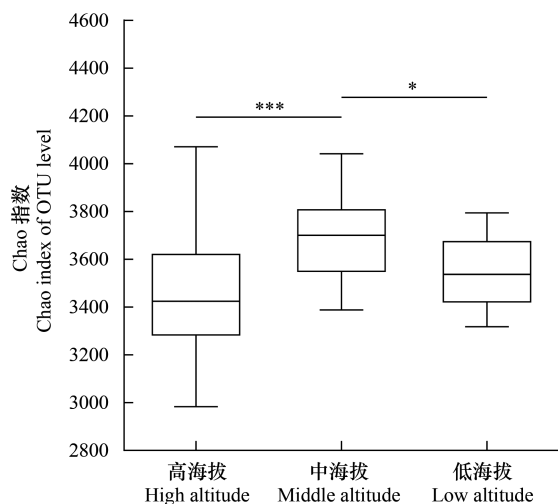


图 6 不同海拔土壤细菌群落 Chao 指数组间差异

Fig.6 Differences between Chao index groups of soil bacterial communities at different altitudes

* 表示不同分组间有显著差异, * 表示 $P < 0.05$, *** 表示 $P < 0.01$

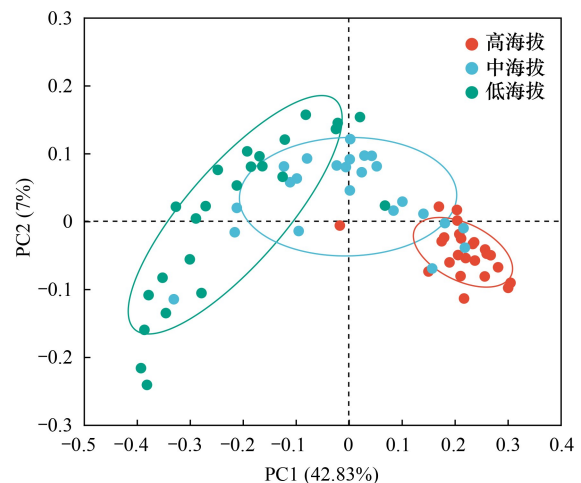


图 7 基于 Bray-Curtis 距离的不同海拔土壤细菌主坐标分析 (PCoA)

Fig.7 Principal co-ordinates analysis (PCoA) of soil bacteria at different altitudes based on Bray-Curtis distance

2.5 土壤细菌群落结构与环境因子的关系

通过 VIF 方差膨胀因子分析(表 2)剔除多重共线性的环境因子便于后续分析。土壤细菌群落结构与土壤环境因子的冗余分析(RDA)结果表明(图 8),pH、海拔、总氮、土壤总磷、有效磷和有机碳对土壤细菌群落结构有显著影响,RDA 轴 1 和轴 2 分别解释变异量的 36.89%和 4.34%。土壤 pH 和有效磷与 RDA 轴 1 呈显著负相关,海拔、土壤总氮、总磷和有机碳与 RDA 轴 1 呈显著正相关。土壤 pH 与有效磷呈显著正相关,与土壤总氮、总磷、有机碳呈显著负相关;海拔与土壤总氮、总磷、有机碳呈显著正相关,与土壤 pH、有效磷呈显著负相关。土壤 pH 与海拔是影响岗巴拉山土壤细菌群落结构的关键因素。

表 1 不同海拔土壤理化性质

Table 1 Physicochemical properties of soil at different altitudes

海拔 Altitudes/m	有机碳 SOC/(g/kg)	有效磷 AP/(mg/kg)	总氮 TN/(g/kg)	碱解氮 AN/(g/kg)	总磷 TP/(g/kg)	土壤酸碱度 pH
4900	47.77±8.80bcd	15.13±4.70d	3.45±0.49abc	0.38±0.06bcd	0.62±0.08bc	6.44±0.24de
4800	88.93±36.34a	18.95±4.47cd	3.62±0.37bc	0.42±0.06abc	0.70±0.04a	6.23±0.08e
4700	46.43±9.71bcd	17.97±2.87cd	3.20±0.5bcd	0.37±0.08cde	0.67±0.03ab	6.39±0.13de
4600	58.21±16.57b	17.49±3.17cd	3.85±0.18a	0.46±0.03a	0.72±0.05a	6.30±0.05de
4500	54.02±16.77bc	17.16±3.36cd	3.93±0.73a	0.44±0.08ab	0.71±0.03a	6.40±0.19d
4400	43.27±23.08bede	17.67±6.90cd	2.92±0.79cde	0.30±0.10ef	0.58±0.10cd	6.77±0.33c
4300	43.27±20.03bede	17.86±4.57cd	2.73±0.43def	0.31±0.05e	0.58±0.05cd	6.91±0.12c
4200	36.96±8.72cde	26.51±4.60bc	2.85±0.30def	0.31±0.05e	0.62±0.03bc	6.91±0.23c
4100	49.70±16.64bcd	16.73±5.65cd	3.11±0.75bcd	0.32±0.10de	0.57±0.05cde	6.84±0.20c
4000	30.44±6.98d	20.59±9.51cd	2.36±0.59efg	0.23±0.07fg	0.51±0.11ef	7.18±0.21b
3900	30.73±11.61d	32.65±18.79b	1.93±0.32g	0.18±0.03g	0.46±0.05f	7.43±0.21a
3800	28.08±7.34e	46.26±12.06a	2.29±0.47fg	0.20±0.05g	0.54±0.03de	7.49±0.23a

同一列数据不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$) ;SOC:有机碳 Organic carbon; AP:有效磷 Available phosphorus; TN:总氮 Total nitrogen; AN:碱解氮 Alkali-hydrolyzable nitrogen; TP:总磷 Total phosphorus

表 2 环境因子的 VIF 值

Table 2 The VIF value of the environmental factor

环境因子 Environmental factors	有机碳 SOC	有效磷 AP	土壤酸碱度 pH	总氮 TN	总磷 TP	海拔 Elevation
方差膨胀系数 (VIF) 值 Variance Inflation factor value	1.94	1.71	7.14	4.68	4.14	4.30

环境因子与土壤细菌相关性 (图 9) 分析表明,土壤总磷、有效磷、总氮、碱解氮、有机碳、海拔和 pH 对土壤细菌群落组成有显著影响。土壤有机碳含量与放线菌门 (Actinobacteriota)、芽单胞菌门 (Gemmatimonadota) 呈显著负相关关系,与疣微菌门 (Verrucomicrobiota)、硝化菌门 (Nitrospirota)、Methylomirabilota 呈显著正相关关系。土壤有效磷含量与绿弯菌门 (Chloroflexi)、装甲菌门 (Armatimonadota)、Entotheonellaeota、浮霉菌门 (Planctomycetota) 呈显著正相关关系,与硝化菌门 (Nitrospirota)、疣微菌门 (Verrucomicrobiota)、Methylomirabilota 呈显著负相关关系。土壤 pH 与放线菌门 (Actinobacteriota)、芽单胞菌门 (Gemmatimonadota)、Myxococcota 呈显著正相关关系,与疣微菌门 (Verrucomicrobiota)、硝化菌门 (Nitrospirota)、Methylomirabilota 呈显著负相关关系。土壤总磷、总氮、碱解氮和海拔与放线菌门 (Actinobacteriota)、芽单胞菌门 (Gemmatimonadota)、Entotheonellaeota、装甲菌门 (Armatimonadota) 呈显著负相关关系,与疣微菌门 (Verrucomicrobiota)、硝化菌门 (Nitrospirota)、Methylomirabilota 呈显著正相关关系;海拔与 Bdellovibrionot 呈显著正相关。土壤 pH、海拔和碳氮磷养分含量对酸杆菌门 (Acidobacteriota)、厚壁菌门 (Firmicutes)、拟杆菌门 (Bacteroidota) 均无显著影响。上述结果表明,土壤 pH、海拔和碳氮磷养分含量对放线菌门 (Actinobacteriota)、芽单胞菌门 (Gemmatimonadota)、硝化菌门 (Nitrospirota)、厚壁菌门 (Firmicutes) 等菌群均有显著影响。放线菌门

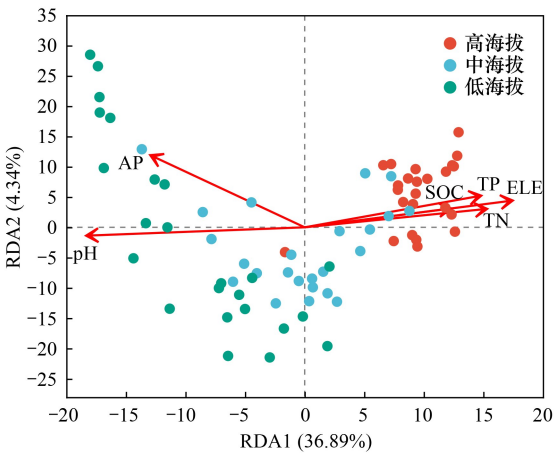


图 8 细菌群落结构与土壤环境因子的冗余分析 (RDA)
Fig. 8 Redundancy analysis (RDA) of bacterial community structure and soil environmental factors
SOC:有机碳 Organic carbon; AP:有效磷 Available phosphorus; TN:总氮 Total nitrogen; AN:碱解氮 Alkali-hydrolyzable nitrogen; TP:总磷 Total phosphorus; pH:土壤酸碱度; ELE:海拔 Elevation

(Actinobacteriota)、变形菌门(Proteobacteria)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)和厚壁菌门(Firmicutes)这些菌群主要起固氮和固碳作用。

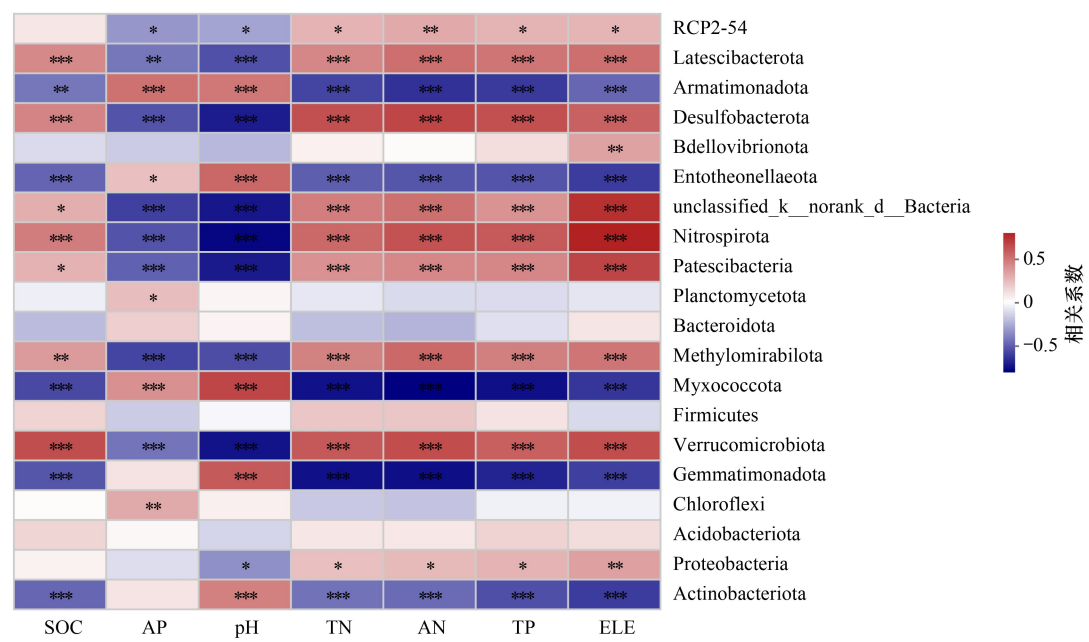


图 9 土壤环境因子与细菌群落相关性

Fig.9 Correlation of soil environmental factors with bacterial communities

* 表示环境因子与土壤细菌显著相关, * 表示 $P<0.05$, ** 表示 $P<0.01$, *** 表示 $P<0.001$

为探究环境因子与土壤细菌群落的关系,将与土壤细菌群落相关的 7 个环境因子进行曼特检验,结果表明 pH($r=0.8242, P=0.001$)是与岗巴拉山土壤细菌群落相关系数最强的环境因子(表 3),土壤理化性质也对岗巴拉山土壤细菌群落有显著影响。

表 3 土壤细菌群落受环境因子影响的曼特检验

Table 3 Mantel test of bacterial soil communities affected by environmental factors

环境因子 Environmental factors	有机碳 SOC	有效磷 AP	土壤酸碱度 pH	总氮 TN	碱解氮 AN	总磷 TP	海拔 ELE
相关系数(r) Correlation coefficient	0.4392	0.4476	0.8242	0.5970	0.7226	0.4653	0.7295
显著性(P) Significance	0.0010	0.0010	0.0010	0.0010	0.0010	0.0010	0.0010

3 讨论

3.1 海拔梯度下的土壤细菌群落组成与多样性

海拔是影响生物多样性分布格局的重要生态因子,生物群落结构和多样性分布格局通常受海拔升高引起的生境水热条件变化的影响^[20]。基于精细样方尺度分析的本研究结果表明岗巴拉山土壤细菌总 OTU 数在中海拔最多,说明土壤细菌群落丰富度在中海拔最高,在高海拔和低海拔降低,这与 Chao 指数分析结果相一致,这与海拔梯度变化引起的碱解氮和总磷含量变化有直接关系,碱解氮和总磷含量均在中海拔处最高(表 1),且与土壤细菌群落组成显著相关(图 9)。土壤细菌群落丰富度除了受这两个土壤理化因子的影响外,还受到随海拔升高而变化的土壤温度和湿度的影响,一般来说雅鲁藏布江中游流域山地生态系统中,通常表现出低海拔处由于相对温度升高土壤干燥,而高海拔处相对温度降低土壤湿度增加的生境特征。本研究结果也

表明在岗巴拉山土壤温度和湿度相对适中的中海拔土壤细菌群落丰富度最高,而相对低温潮湿的高海拔和相对温热干燥的低海拔区土壤细菌群落丰富度呈降低趋势,已有研究也发现土壤湿度是影响土壤细菌群落的关键因素^[21]。与此相反的是岗巴拉山土壤细菌群落特异性呈 U 型的垂向分异规律,土壤细菌特有 OTU 数在中海拔最少,而在高海拔和低海拔的两个极端环境中呈增多趋势,土壤特有细菌这一变化规律受到土壤 pH 影响,本研究中岗巴拉山土壤 pH 值随海拔增加呈减小的趋势,因此,土壤特有细菌在 pH 值相对适中的中海拔区数量最少,而在相对偏酸的山顶和相对偏碱的山脚数量增加, Ji 等在青藏高原土壤细菌的研究中也发现 pH 对土壤细菌群落中的特有细菌有显著影响^[22]。

另有研究发现放线菌门是青藏高原表层土壤的主要优势菌门,酸杆菌门在藏西南丰度较高,变形菌门在藏东丰度较高^[23],还有研究发现青藏高原湿地湖泊中放线菌门也是优势菌门^[24]。与上述研究结果相似,本研究也发现放线菌门是岗巴拉山土壤细菌群落中的优势菌门,另外还有酸杆菌门、变形菌门、绿弯菌门,这些优势菌门在土壤细菌群落中占比 83% 以上,这是放线菌门与变形菌门等都具有较强的适应能力^[9],对土壤碳、氮循环起重要作用,在群落中相对丰度大能够增强其适应极端环境(抗旱、抗寒等)的能力^[25]。岗巴拉山放线菌门的相对丰度随海拔升高显著减少,放线菌门丰度与土壤有机碳、总氮、总磷含量显著负相关(图 9),除受土壤养分影响外,海拔升高而引起的土壤温度降低,也可能导致放线菌含量减少^[26],张丹丹等在珠穆朗玛峰发现放线菌门主要存在于低海拔,且随海拔升高而减少,放线菌数量受冻结期影响^[7]。岗巴拉山变形菌门的相对丰度随海拔升高显著增加,是因为变形菌对低温有较强的适应性,在高海拔相对低温环境中有较强的竞争优势^[27-28]。

岗巴拉山土壤细菌 Shannon 多样性指数与 Simpson 多样性指数沿海拔梯度呈不同的变化趋势,土壤细菌群落 Shannon 多样性指数在高海拔最低,而 Simpson 多样性指数在高海拔最高。Shannon 多样性侧重于物种丰富度,而 Simpson 更侧重于不同物种的相对均匀度。由此可知,岗巴拉山土壤细菌多样性在高海拔处最低,在低海拔处最高,其多样性随海拔升高呈单调下降趋势,这与 Wang 等在西藏色季拉山开展的研究结果相一致,在 6 个不同海拔土壤微生物群落中,土壤细菌群落多样性随海拔升高而降低,海拔对色季拉山土壤细菌群落多样性有显著影响^[29]。土壤细菌群落多样性还受到不同植被类型的影响,因为植物不仅是土壤细菌营养物质和能量的重要来源^[9],也是影响土壤细菌多样性海拔分布格局的关键因子^[30],岗巴拉山高海拔区以高寒草甸植被类型为主,而低海拔区主要以亚高山灌丛草原为主,这一不同植被类型影响了土壤细菌群落的丰富度。岗巴拉山土壤细菌群落多样性海拔分布格局的形成,还受到沿海拔梯度的土壤温度变化的影响,如土壤温度降低促使土壤理化性质发生变化,进一步导致土壤细菌群落多样性降低^[31]。

3.2 海拔梯度下影响土壤细菌群落分布格局的其它环境因子

引起山地土壤微生物群落变化的因素很多,除了海拔和植被类型外,还有土壤理化因子^[32-35]。本研究中,岗巴拉山土壤有机碳和总氮含量随海拔升高而增大,碱解氮和总磷含量随海拔升高先增大后减小,pH 和有效磷随海拔升高而减小,土壤理化性质对土壤细菌群落有显著影响,土壤碳、氮、磷含量受土壤温度与植被类型的影响,随海拔升高土壤温度降低,土壤微生物活性降低,其分解碳氮磷元素的速率也会降低,有利于土壤养分的累积^[36],有效磷是土壤磷中可以被植物吸收利用的磷,有效磷含量变化受地上植物变化的主要影响,还受到土壤微生物群落的影响,向前胜等在不同海拔梯度西北小檗生境土壤微生物的研究中发现土壤速效磷含量随海拔升高而减少^[9],Li 等研究发现贡嘎山土壤细菌群落结构和多样性对土壤养分含量有显著影响^[37],还有研究发现,随海拔升高,参与土壤碳循环的细菌相对丰度增大对于土壤有机碳的含量有显著影响^[38]。与本研究结果不同,斯贵才等以色季拉山的森林土壤为研究对象,分析了 3700—4100 m 的 5 个海拔梯度土壤理化性质、pH 随海拔的变化,发现色季拉山土壤理化性质与 pH 沿海拔梯度并没有显著的变化特征^[39],这是受采样海拔梯度大小的影响^[29,39]。本研究发现岗巴拉山土壤细菌群落结构与海拔、理化因子之间有显著相关性(图 9),土壤细菌群落组成与多样性受土壤 pH 的显著影响,其中,海拔和 pH 对土壤细菌群落影响最大(图 8),这可能是由于不同细菌对生存环境的 pH 要求不同^[40],pH 对土壤细菌群落中的广布种

和特有种有显著影响,不同细菌受其影响程度不同,且 pH 还可以通过直接或间接影响其它土壤理化因子来影响土壤细菌群落^[41]。Yuan 等也发现念青唐古拉山南坡不同海拔的土壤细菌群落多样性主要受 pH 的影响^[42],还有研究发现 pH 是影响青藏高原湖泊细菌群落结构与多样性的关键环境因子^[43]。

土壤氮、磷、碳氮比等理化因子在不同生态系统中对微生物群落的影响有显著差异,Cui 等发现总氮含量影响亚甲贡山的细菌与真菌生物量比值^[44],还有研究发现森林生态系统中土壤碳氮比对土壤微生物群落有显著影响^[45]。本研究,土壤 pH 是影响岗巴拉山土壤细菌群落组成与多样性的关键环境因子,土壤碱解氮、总氮、总磷与有机碳也是影响岗巴拉山土壤细菌群落组成与多样性的重要环境因子(图 8),pH 是影响高寒地区土壤微生物群落的重要环境因子^[41],岗巴拉山土壤碳氮磷含量与土壤细菌群落中的优势菌群有显著相关性,对土壤细菌在不同海拔的分布和相对丰度有显著影响,土壤细菌在土壤生态系统物质循环和能量流动中起关键作用,同时其分布又受到土壤类型、营养物质、环境条件的限制,海拔升高引起的气候因子和植被类型变化会影响土壤养分含量,也直接或间接地影响土壤细菌群落分布^[9,15]。岗巴拉山不同海拔土壤细菌群落组成有显著差异,且土壤理化性质对不同细菌的影响有显著差异(图 9),不同海拔土壤环境因子的差异影响了土壤细菌群落组成与结构。在山地生态系统中,土壤细菌群落沿海拔的变化不能简单的解释为对海拔的响应,海拔的变化会造成气候、地上植物、地下微生物、土壤环境因子的变化^[28],海拔引起的土壤理化因子变化不同程度上影响着土壤微生物群落,岗巴拉山土壤细菌群落结构与多样性是受海拔与多种土壤理化因子共同影响产生的结果。

4 结论

在精细样方尺度下,西藏岗巴拉山土壤细菌群落结构与多样性沿海拔梯度有显著变化,土壤细菌群落多样性随海拔呈单调下降分布格局特征;土壤细菌群落的特异性呈 U 型的垂向分异规律,除海拔外,土壤细菌群落结构受土壤 pH、碳和氮含量影响。海拔与土壤总氮、总磷、有机碳正相关,与 pH、有效磷负相关。总之,海拔和 pH 是影响岗巴拉山土壤细菌群落结构与多样性的关键环境因子。

参考文献 (References):

- [1] Zhao X, Wang J F, Wang Y, Lü X, Liu S F, Zhang Y B, Guo Z H, Xie Z, 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*, 2020, 11: 407-418.
- [2] 刘旻霞,李博文,孙瑞弟,张娅娅,宋佳颖,张国娟,徐璐,穆若兰. 高寒草甸黄芩属种群根际/非根际土壤可培养微生物群落特征. *生态学报*, 2021, 41(12): 4853-4863.
- [3] 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*, 2008, 105(supplement_1): 11505-11511.
- [4] Kerfahi D, Dong K, Yang Y, Kim H, Takahashi K, Adams J. Elevation trend in bacterial functional gene diversity decouples from taxonomic diversity. *CATENA*, 2021, 199: 105099.
- [5] 安前东,徐梦,张旭博,焦克,张崇玉. 西藏色季拉山垂直植被带土壤细菌群落组成及功能潜势. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2147-2157.
- [6] 厉桂香,马克明. 土壤微生物多样性海拔格局研究进展. *生态学报*, 2018, 38(5): 1521-1529.
- [7] 张丹丹,张丽梅,沈菊培,旺姆. 珠穆朗玛峰不同海拔梯度上土壤细菌和真菌群落变化特征. *生态学报*, 2018, 38(7): 2247-2261.
- [8] Li J B, Li C N, Kou Y P, Yao M J, He Z L, Li X Z. Distinct mechanisms shape soil bacterial and fungal co-occurrence networks in a mountain ecosystem. *FEMS Microbiology Ecology*, 2020, 96(4): fiae030.
- [9] 向前胜,张登山,孙奎,王宁. 高寒地区不同海拔梯度西北小檗生境土壤微生物群落结构及多样性分析. *西北植物学报*, 2021, 41(6): 1036-1050.
- [10] Fierer N, McCain C M, Meir P, Zimmermann M, Rapp J M, Silman M R, Knight R. Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals. *Ecology*, 2011, 92(4): 797-804.
- [11] Shen C C, Xiong J B, Zhang H Y, Feng Y Z, Lin X G, Li X Y, Liang W J, Chu H Y. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 204-211.
- [12] Ren L J, Jeppesen E, He D, Wang J J, Liboriussen L, Xing P, Wu Q L. pH influences the importance of niche-related and neutral processes in lacustrine bacterioplankton assembly. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(9): 3104-3114.
- [13] Shu W S, Huang L N. Microbial diversity in extreme environments. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(4): 219-235.

- [14] Bhattacharya P, Tiwari P, Rai I D, Talukdar G, Rawat G S. Edaphic factors override temperature in shaping soil bacterial diversity across an elevation-vegetation gradient in Himalaya. *Applied Soil Ecology*, 2022, 170: 104306.
- [15] Cui Y X, Bing H J, Fang L C, Wu Y H, Yu J L, Shen G T, Jiang M, Wang X, Zhang X C. Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2019, 338: 118-127.
- [16] 何柄枚, 王俊伟, 陈永豪, 李伊凡, 拉琼. 西藏岗巴拉山南坡种子植物区系特征与资源型分析. *高原科学研究*, 2022, 6(1): 32-39.
- [17] 张雪芹, 孙瑞, 朱立平. 藏南羊卓雍错流域主要湖泊水质状况及其评价. *冰川冻土*, 2012, 34(4): 950-958.
- [18] 宋贤冲, 郭丽梅, 田红灯, 邓小军, 赵连生, 曹继钊. 猫儿山不同海拔植被带土壤微生物群落功能多样性. *生态学报*, 2017, 37(16): 5428-5435.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [20] Wang J J, Hu A, Meng F F, Zhao W Q, Yang Y F, Soininen J, Shen J, Zhou J Z. Embracing mountain microbiome and ecosystem functions under global change. *New Phytologist*, 2022, 234(6): 1987-2002.
- [21] Ren C J, Zhang W, Zhong Z K, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Differential responses of soil microbial biomass, diversity, and compositions to altitudinal gradients depend on plant and soil characteristics. *Science of the Total Environment*, 2018, 610/611: 750-758.
- [22] Ji M K, Kong W D, Stegen J, Yue L Y, Wang F, Dong X B, Cowan D A, Ferrari B C. Distinct assembly mechanisms underlie similar biogeographical patterns of rare and abundant bacteria in Tibetan Plateau grassland soils. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(6): 2261-2272.
- [23] 刘怡萱, 曹鹏熙, 马红梅, 刘星. 青藏高原土壤微生物多样性及其影响因素研究进展. *环境生态学*, 2019, 1(6): 1-7.
- [24] 沈国平, 韩睿, 缪增强, 邢江娃, 李永臻, 王嵘, 朱德锐. 青藏高原 4 类典型水化学特征湖泊的细菌多样性差异及影响因素. *生物多样性*, 2022, 30(4): 88-102.
- [25] 吴晋元, 职晓阳, 李岩, 关统伟, 唐蜀昆, 徐丽华, 李文均. 云南江城和黑井盐矿沉积物未培养放线菌多样性比较. *微生物学通报*, 2008, 35(10): 1550-1555.
- [26] 赵鹏宇, 白雪, 燕平梅, 赵晓东, 武晓英, 柴宝峰. 华北落叶松林土壤细菌群落结构与表型的环境异质性响应. *林业科学*, 2021, 57(7): 101-110.
- [27] Zhang Q Q, Jian S L, Li K M, Wu Z B, Guan H T, Hao J W, Wang S Y, Lin Y Y, Wang G J, Li A H. Community structure of bacterioplankton and its relationship with environmental factors in the upper reaches of the Heihe River in Qinghai Plateau. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(2): 1210-1221.
- [28] 李世雄, 王彦龙, 王玉琴, 尹亚丽. 土壤细菌群落特征对高寒草甸退化的响应. *生物多样性*, 2021, 29(1): 53-64.
- [29] Wang J T, Cao P, Hu H W, Li J, Han L L, Zhang L M, Zheng Y M, He J Z. Altitudinal distribution patterns of soil bacterial and archaeal communities along Mt. Shigyla on the Tibetan Plateau. *Microbial Ecology*, 2015, 69(1): 135-145.
- [30] 褚海燕, 冯毛毛, 柳旭, 时玉, 杨腾, 高贵锋. 土壤微生物生物地理学:国内进展与国际前沿. *土壤学报*, 2020, 57(3): 515-529.
- [31] Ladau J, Shapton T J, Finucane M M, Jospin G, Kembel S W, O'Dwyer J, Koeppl A F, Green J L, Pollard K S. Global marine bacterial diversity peaks at high latitudes in winter. *The ISME Journal*, 2013, 7: 1669-1677.
- [32] 斯贵才, 王建, 夏燕青, 袁艳丽, 张更新, 雷天柱. 念青唐古拉山沼泽土壤微生物群落和酶活性随海拔变化特征. *湿地科学*, 2014, 12(3): 340-348.
- [33] Landesman W J, Nelson D M, Fitzpatrick M C. Soil properties and tree species drive β -diversity of soil bacterial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76: 201-209.
- [34] 杨媛媛. 藏东南高寒山区土壤微生物地理格局及空间分布预测[D]. 杭州: 浙江大学, 2019.
- [35] Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(3): 626-631.
- [36] Zech W, Senesi N, Guggenberger G, Kaiser K, Lehmann J, Miano T M, Miltner A, Schroth G. Factors controlling humification and mineralization of soil organic matter in the tropics. *Geoderma*, 1997, 79(1/2/3/4): 117-161.
- [37] Li J B, Shen Z H, Li C N, Kou Y P, Wang Y S, Tu B, Zhang S H, Li X Z. Stair-step pattern of soil bacterial diversity mainly driven by pH and vegetation types along the elevational gradients of Gongga Mountain, China. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 569.
- [38] Fazi S, Amalfitano S, Pernthaler J, Puddu A. Bacterial communities associated with benthic organic matter in headwater stream microhabitats. *Environmental Microbiology*, 2005, 7(10): 1633-1640.
- [39] 斯贵才, 袁艳丽, 王建, 夏燕青, 雷天柱, 张更新. 藏东南森林土壤微生物群落结构与土壤酶活性随海拔梯度的变化. *微生物学通报*, 2014, 41(10): 2001-2011.
- [40] Xia N, Xia X H, Liu T, Hu L J, Zhu B T, Zhang X T, Dong J W. Characteristics of bacterial community in the water and surface sediment of the Yellow River, China, the largest turbid river in the world. *Journal of Soils and Sediments*, 2014, 14(11): 1894-1904.
- [41] 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.
- [42] Yuan Y L, Si G, Wang J, Luo T, Zhang G X. Bacterial community in alpine grasslands along an altitudinal gradient on the Tibetan Plateau. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 87(1): 121-132.
- [43] Xiong J, Liu Y Q, Lin X G, Zhang H Y, Zeng J, Hou J, Yang Y P, Yao T, Knight R, Chu H. Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(9): 2457-2466.
- [44] Cui H J, Wang G X, Yang Y, Yang Y, Chang R Y, Ran F. Soil microbial community composition and its driving factors in alpine grasslands along a mountain elevational gradient. *Journal of Mountain Science*, 2016, 13(6): 1013-1023.
- [45] Höglberg M N, Höglberg P, Myrold D D. Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three?. *Oecologia*, 2007, 150(4): 590-601.