

DOI: 10.20103/j.stxb.202304040671

魏雨泉, 侯卓男, 柴胜阳, 王瑞红, 李欣彤, 李傲, 邵小明, 卢杰, 张新军. 冻融对色季拉山高寒森林土壤微生物群落结构的影响. 生态学报, 2024, 44(3): 1140-1151.

Wei Y Q, Hou Z N, Chai S Y, Wang R H, Li X T, Li A, Shao X M, Lu J, Zhang X J. Effects of freeze-thaw on soil microbial community structure in alpine forest of Mount Segrila. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1140-1151.

冻融对色季拉山高寒森林土壤微生物群落结构的影响

魏雨泉^{1,2}, 侯卓男¹, 柴胜阳¹, 王瑞红^{2,3}, 李欣彤¹, 李傲¹, 邵小明¹, 卢杰^{2,3}, 张新军^{2,3,*}

1 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193

2 西藏农牧学院高原生态研究所, 林芝 860000

3 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 林芝 860000

摘要: 高寒森林土壤是最脆弱的陆地碳库之一, 随着全球气候的变暖, 冻融格局受到影响, 这将导致土壤微生物群落结构发生变化进而影响土壤微生态过程。以西藏色季拉山不同海拔土壤为研究对象, 基于 16S rRNA 测序技术探究微生物群落结构及多样性对季节性冻融的响应。结果表明: 门水平上, 冻融现象并未改变土壤细菌和真菌群落的优势菌群, 变形菌门 (Proteobacteria)、放线菌门 (Actinobacteriota) 和酸杆菌门 (Acidobacteria) 为细菌群落的优势菌门, 担子菌门 (Basidiomycota) 和子囊菌门 (Ascomycota) 为真菌群落的优势菌门; 属水平上, 冻融前后微生物群落结构和组成差异较大, 且细菌群落受冻融影响更剧烈, 真菌群落受海拔影响更剧烈; OTU 水平上, 冻融使各海拔细菌群落和海拔 3500 m、4300 m 处真菌群落的 α -多样性有较大提升, 主要受黏粒和粉粒含量的影响; 冻融使微生物群落组成在不同海拔间差异增大, 且冻融前后的关键驱动因子不同, 冻融前主要受碳氮比、速效钾、碳酸盐、土壤含水率、黏粒和粉粒含量的影响, 冻融后主要受 pH 和有效磷的影响; 相比于细菌, 真菌群落结构的影响因素在海拔间的差异更大。本研究为深入理解气候暖化背景下不同海拔高寒森林土壤微生物对冻融的响应提供重要依据。

关键词: 冻融; 海拔; 细菌; 真菌; 群落多样性

Effects of freeze-thaw on soil microbial community structure in alpine forest of Mount Segrila

WEI Yuquan^{1,2}, HOU Zhuonan¹, CHAI Shengyang¹, WANG Ruihong^{2,3}, LI Xintong¹, LI Ao¹, SHAO Xiaoming¹, LU Jie^{2,3}, ZHANG Xinjun^{2,3,*}

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

2 Institute of Tibet Plateau Ecology, Tibet Agricultural & Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, China

3 Key Laboratory of Forest Ecology in Tibet Plateau, Ministry of Education, Nyingchi 860000, China

Abstract: Alpine forest soil is one of the most fragile terrestrial carbon pools, faces heightened vulnerability as a result of global climate warming. The intricate freeze-thaw pattern, influenced by rising temperatures, is expected to undergo modifications, consequently impacting the structure of soil microbial communities and disrupting essential soil microecological processes. To gain insights into these dynamics, this study employed 16S rRNA sequencing technology to examine the response of microbial community structure and diversity to seasonal freeze-thaw in soils at different elevations of Mount Segrila in Tibet. The findings of this study reveal that the occurrence of freeze-thaw events did not induce significant

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

收稿日期: 2023-04-04; **网络出版日期:** 2023-11-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zxjun_126abc@126.com

shifts in the dominant bacterial and fungal groups at the phylum level. The prevailing bacterial groups identified were Proteobacteria, Actinobacteriota, and Acidobacteria, while the dominant fungal phyla were Basidiomycota and Ascomycota. At the genus level, notable variations were observed in the microbial community structure and composition before and after freeze-thaw events. Interestingly, bacterial communities exhibited greater susceptibility to freeze-thaw, while the fungal community displayed a heightened sensitivity to changes in elevation. Furthermore, this study explored the impact of freeze-thaw events on the alpha-diversity of microbial communities at different elevations. At the operational taxonomic units level, the results indicated a significant increase in bacterial community diversity across all elevations, as well as in the fungal community at elevations of 3500 m and 4300 m. The increase in diversity was primarily influenced by the clay and silt content within the soil matrix. Additionally, the study revealed that the differences in microbial community composition became more pronounced at varying elevations, with distinct driving factors identified before and after freeze-thaw events. Prior to freeze-thaw, factors such as C/N, available potassium, CO_3^{2-} , soil moisture, clay and silt content played significant roles in shaping the microbial community. Conversely, after freeze-thaw events, pH and available phosphorus emerged as the main influencing factors. Compared with bacteria, the influence factors of fungal community structure were more different between elevations. The comprehensive understanding gained from this study on the response of soil microorganisms to freeze-thaw events in alpine forests at different elevations holds profound implications. As the threat of climate change looms, comprehending the intricate relationships between environmental factors and microbial communities becomes increasingly imperative to predict and mitigate the potential consequences on ecosystem stability. This study provides an important basis for further understanding the response of soil microorganisms to freeze-thaw in alpine forests at different elevations under the background of climate warming.

Key Words: freeze-thaw; elevation; bacteria; fungi; community diversity

近年来,全球气候变暖极大地影响了陆地生态系统的冬季积雪深度和土壤冻结时间^[1]。青藏高原作为全球气候变化的敏感地区,升温现象尤为突出,远高于平均增温水平^[2]。以唐古拉山脉为界,冬春季节下西藏地区升温最为显著,尤其在高海拔地区^[3],对色季拉山高寒土壤的冻融事件产生了强烈影响。冻融事件发生频率和强度的细微变化都会对土壤的生物化学循环产生影响,主要作用于土壤微生物区系、微生物量和活性等方面,使微生物群落组成和结构发生变化^[4]。最近的研究发现微生物在维持生态系统稳定性方面发挥着重要作用^[5],包括微生物群落对资源的利用、 β -多样性对生态系统功能的改善等^[6-7]。因此,深入研究土壤微生物对气候变化的响应具有重要意义。

调节土壤微生物活性的三个重要因子,即温度、湿度和基质质量,均受到土壤冻融的限制^[8-9],导致微生物在冻结期处于低活性或休眠状态^[10]。当冻土融化时,这些调节因子不再受限,微生物的活性逐渐恢复^[11]。此外,土壤冻融会破坏植物凋落物和细根^[12-13]、破坏团聚体的结构^[14]、使微生物细胞裂解或死亡^[15],释放出可供活体微生物利用的营养物质^[16]。Watanabe 等^[17]在日本北部阔叶林通过原位实验来模拟气候变暖所导致的积雪变少时,发现土壤冻融循环次数增加,土壤含水率和可溶性有机碳有所增加; Sorensen 等^[18]对美国北部森林模拟增温和冻融循环频率增加时,发现增温无法弥补冻融导致的土壤有机碳和有机氮的损失。然而,目前的研究多集中在冻融对土壤养分和理化性质的影响,对气候暖化背景下冻融过程中存活的微生物群落组成和结构是否发生变化及其影响因素,还没有明确的结论。冻融对高海拔的气候敏感地区土壤微生物群落的影响尚不清楚。

因此,基于全球气候变暖的背景下,本研究对西藏色季拉山冻融前后的高寒森林土壤进行取样,从 5 个海拔进行分析,测定土壤理化性质,结合高通量测序技术,探究冻融前后土壤微生物的群落组成和结构变化、解析细菌和真菌群落在冻融事件影响下的不同响应,揭示微生物群落与土壤理化性质的关系,进而全面了解土壤微生物群落对冻融事件的响应。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于西藏自治区林芝地区的色季拉山(29°10'N—30°15'N, 93°12'E—95°35'E), 海拔超过4100 m, 整体呈西南-东北走向。根据气象资料显示, 色季拉山全年平均气温为5℃, 相对湿度为73%, 年降水量为866 mm, 降水多在4—10月。土壤为酸性棕壤, 主要植被有急尖长苞冷杉林(*Abies georgei*)、方枝柏(*Juniperus saltuaria*)、康定柳(*Salix paraplesia*)和高山杜鹃(*Rhododendron simsii*)等。

1.2 样品采集

野外采样分别于2020年12月(冻结后期)、2021年4月(融冻后期)进行, 选取5个海拔3500 m、3700 m、3900 m、4100 m、4300 m作为研究位点, 土壤采样信息见表1。每个位点设置一个10 m×10 m的样方, 在样方的对角线上确定3个取样点采集0—10 cm的表层土壤, 冻融前后在同一取样点采样, 将每个位点的3个土样混合为一个土壤样品, 两次取样在5个海拔共得到10份样品, 密封保存, 用冷藏箱转移至实验室。土壤样品一部分风干后常温保存, 另一部分放入-80℃冰箱保存, 用于土壤微生物测序。

表1 色季拉山高寒森林土壤采样位点

Table 1 Collection site of soil from alpine forests of the Serra mountains

海拔/m Elevation	纬度(N) Latitude	经度(E) Longitude	生境类型 Habitat type	平均气温 Mean temperature/℃		平均积雪深度 Mean snow depth/mm	
				2020年12月	2021年4月	2020年12月	2021年4月
4300	29°37'	94°37'	林下	3.79	9.68	149.06	30.42
4100	29°38'	94°42'	林下	3.86	9.71	194.98	59.24
3900	29°34'	94°34'	林下	3.89	9.71	89.60	12.13
3700	29°33'	94°33'	林下	3.89	10.17	63.33	5.96
3500	29°33'	94°33'	林下	4.61	10.33	61.07	5.11

1.3 土壤理化性质测定

利用烘干法测定土壤含水率, pH计测定土壤酸碱度, 元素分析仪测定土壤有机碳和全氮, 碳酸氢钠提取后用抗坏血酸/钼酸盐试剂法测定土壤有效磷, 乙酸铵萃取-火焰光度法测定土壤速效钾, 吸管法测定土壤机械组成, 通过测定对土壤进行HCl处理后释放的CO₂体积来确定碳酸盐含量。

1.4 土壤微生物DNA提取及测序

利用FastDNA® Spin Kit for Soil试剂盒(MP, Biomedicals, Santa Ana, Carlsbad, CA, United States)提取土壤DNA。在ABI GeneAmp® 9700 PCR热循环仪(ABI, CA, United States)上, 用细菌16S rRNA基因的引物对338F(5'-ATCCCTACGGGGGGGAGGCAG-3')和806R(5'-GGATTACHVGGGTWTCTAAT-3')以及真菌ITS1区域的引物ITS1F(5'-CTGCTCATTTAGGGAAGTAA-3')和ITS2R(5'-GTGCGTTCCTTCATCGATGC-3')对每个样品的纯化DNA进行PCR扩增。使用AxyPrep DNA凝胶提取试剂盒(Axygen Biosciences, Union City, CA, United States)收集随后的PCR产物, 测序工作由上海美吉生物医药科技有限公司完成。然后在Illumina MiSeq PE300平台/NovaSeq PE250平台(Illumina, San Diego, United States)上进行配对测序, 这是根据标准协议完成的。测序后, USEARCH(版本8.0.1623)使用>97%作为共享同一性阈值进行了操作分类单元(OTU)分配, OTU的代表性序列被分配用于分类分析。

1.5 数据分析

使用Microsoft Excel 2019初步整理数据, 使用R 4.0.2对数据进行分析及作图。

2 结果分析

2.1 微生物群落组成

冻融前后共有可检测出细菌门类为36、真菌门类为15。根据物种注释结果, 冻融前后土壤细菌和真菌群

落在门水平相对丰度排名的前 10 位的物种如图 1 所示。在细菌群落中,优势物种为变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteriota)和酸杆菌门(Acidobacteriota),其中相对丰度值最高的是变形菌门(Proteobacteria),除冻融前 3700 m 海拔处丰度超过 50%,在冻融前后其余各海拔的丰度均超过 25%;在真菌群落中,占绝对优势的物种为担子菌门(Basidiomycota)和子囊菌门(Ascomycota),二者的丰度在海拔间差异较大。结果表明,冻融对细菌和真菌群落的优势菌门种类没有影响,真菌群落优势菌门丰度较细菌群落受海拔影响更大。

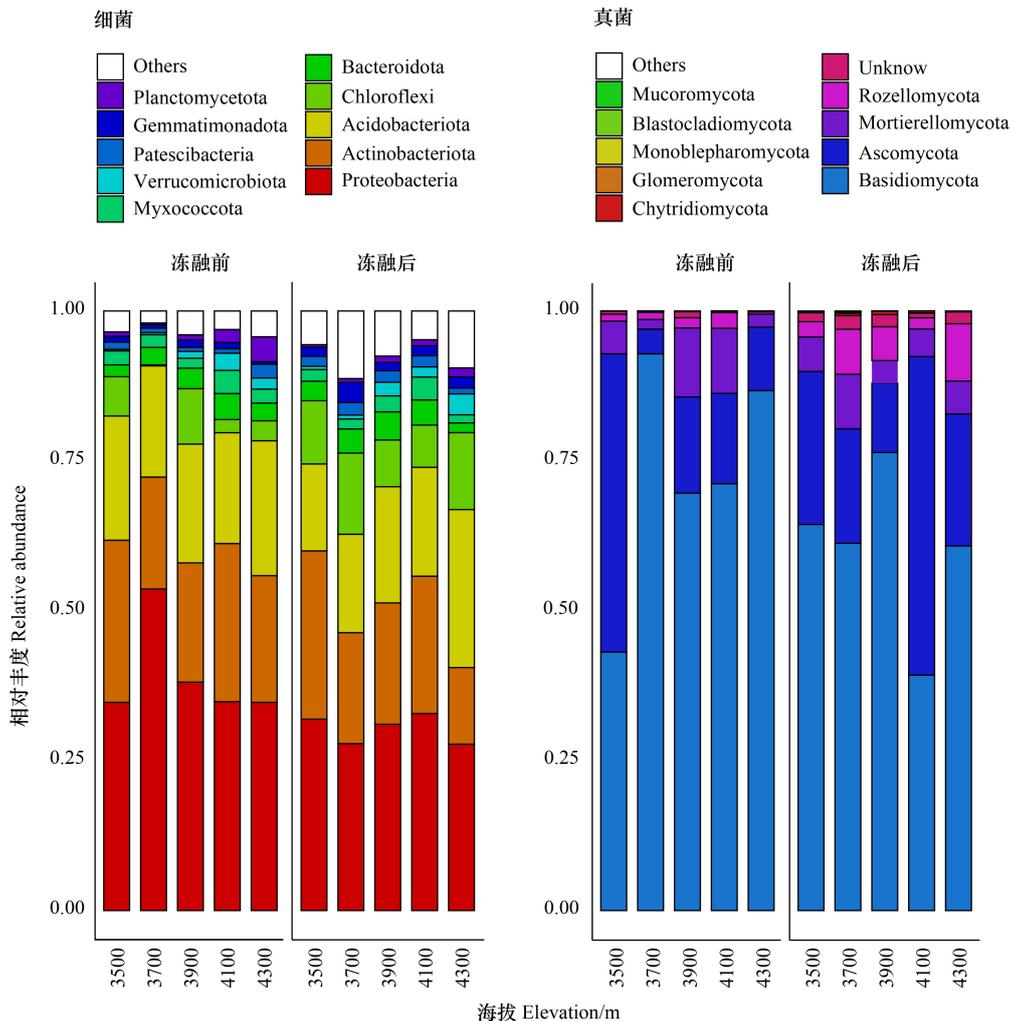


图 1 冻融前后细菌和真菌门水平群落组成

Fig.1 Phylum level community composition of bacteria and fungi before and after freeze-thaw

freeze:冻融前;thaw:冻融后;Others:其他所有的门;Planctomycetota:浮霉菌门;Gemmatimonadota:芽单胞菌门;Patescibacteria:骸骨细菌门;Verrucomicrobiota:疣微菌门;Myxococcota:粘球菌门;Bacteroidota:拟杆菌门;Chloroflexi:绿弯菌门;Acidobacteriota:酸杆菌门;Actinobacteriota:放线菌门;Proteobacteria:变形菌门;Mucoromycota:黏孢子菌门;Blastocladiomycota:芽枝霉门;Monoblepharomycota:单毛壶菌门;Glomeromycota:球囊菌门;Chytridiomycota:壶菌门;Unknow:未识别出的门;Rozellomycota:罗兹菌门;Mortierellomycota:被孢霉门;Ascomycota:子囊菌门;Basidiomycota:担子菌门

根据细菌和真菌群落中相对丰度排名前 15 属之间的差异性,对冻融前后各海拔的微生物群落进行聚类分析,如图 2 所示。在细菌群落中,冻融前海拔 4100 m 和 4300 m、3500 m 和 3900 m 聚为一支,并与 3700 m 同属一类;冻融后海拔 3900 m 和 4100 m 聚为一支,并与 3500 m、3700 m、4300 m 同属一类。在真菌群落中,冻融前后海拔 3500 m 聚为一支;冻融前海拔 3900 m 和 4100 m、3700 m 和 4300 m 聚为一支;冻融后海拔

3700 m、3900 m 聚为一支,与 4100 m、4300 m 同属一类。说明在属水平上,不同海拔的细菌群落在冻融前后各聚为一类,而海拔和冻融并没有使真菌群落产生明显聚类关系,所以细菌群落组成较真菌群落组成受冻融影响更大。

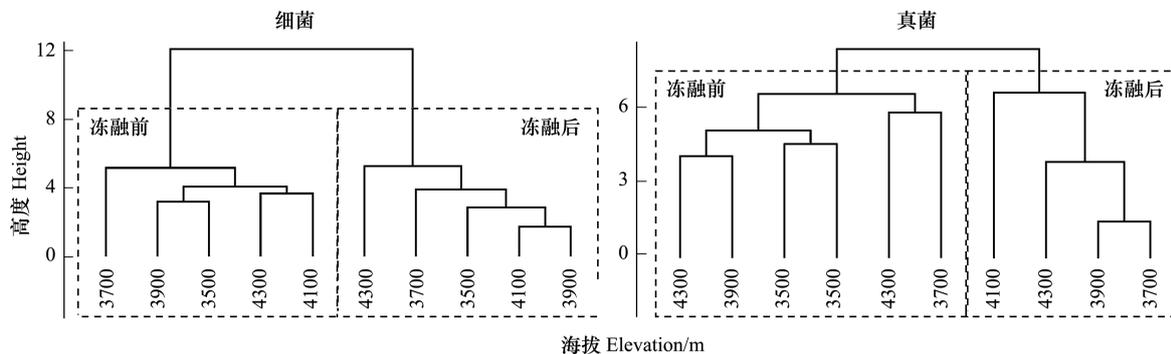


图 2 冻融前后细菌和真菌在属水平上的聚类分析

Fig.2 Cluster heatmaps of bacteria and fungi at genus level before and after freeze-thaw

2.2 微生物群落多样性

冻融前后细菌和真菌群落的 α -多样性如图 3 所示。细菌群落的 Observed OTUs、Chao1、Shannon、Simpson 指数经过冻融在各个海拔均有较大幅度的提高,各指数在冻融前后的差异大于海拔间的差异,各指数在冻融前的最小值均出现在海拔 3700 m 处;真菌群落的 Observed OTUs、Chao1、Shannon、Simpson 指数经过冻融在海拔 3500 m 和 4300 m 处有较大幅度的提高、在海拔 3900 m 处有较小幅度的提升,各指数在海拔间的差异大于冻融前后的差异。说明细菌群落的 α -多样性受冻融影响大,真菌群落的 α -多样性受海拔影响大,细菌群落的 α -多样性较真菌群落在冻融后得到了更大提升。

由 PCA 分析(图 4)可知,土壤细菌群落在冻融前不同海拔间聚集性很大,而冻融现象增加不同海拔间细菌群落的离散性,且冻融前后不同海拔各点分布相距较远,具有较大的差异性;土壤真菌群落在冻融前除海拔 3900 m 外的其他海拔间聚集性较大,不同海拔各点总体分散程度较低,经过冻融在各海拔间分散得更为剧烈,但冻融前后海拔 3700 m、4100 m、4300 m 各点分布相距较近,具有一定的相似性。说明冻融对细菌群落的影响较真菌群落更为显著,海拔对真菌群落的影响较细菌群落更为显著。

2.3 土壤微生物群落差异性分析

LEfSe 分析可以判断冻融前后有显著差异的物种,如图 5 所示。细菌和真菌群落冻融前后在各类水平上(门、纲、目、科、属)有显著差异的分别为 76 种、27 种($P < 0.05$)。在不同海拔上,细菌群落在冻融前有粘球菌门(Myxococcota)1 个门、12 个属存在显著差异($LDA > 2$),冻融后有酸杆菌门(Acidobacteriota)和绿弯菌门(Chloroflexi)2 个门、13 个属存在显著差异($LDA > 2$);真菌群落在冻融前无显著差异,冻融后有 10 个属存在显著差异($LDA > 2$)。在门水平上,细菌群落冻融前粘球菌门(Myxococcota)富集、冻融后酸杆菌门(Acidobacteriota)和绿弯菌门(Chloroflexi)富集,而真菌群落不存在菌门的富集。说明冻融现象导致不同海拔间细菌群落差异性变大,冻融后的真菌群落受不同海拔影响更大。

2.4 土壤微生物群落与土壤理化性质的关系

由 Mantel 分析结果可得出微生物群落的 α -多样性与土壤理化性质的关系(图 6),细菌群落的 α -多样性指数均与 C/N 呈显著相关关系($P < 0.05$)、与黏粒和粉粒含量呈极显著相关关系($P < 0.01$),Shannon 指数还与碳酸盐呈显著相关关系($P < 0.05$);真菌群落的 Shannon、Simpson 指数与黏粒和粉粒含量呈显著相关关系($P < 0.05$),Chao1 指数还与速效钾呈显著相关关系($P < 0.05$)。说明黏粒和粉粒含量能显著影响细菌群落的 α -多样性($P < 0.01$)和真菌群落的多样性指数($P < 0.05$),显著影响微生物群落 α -多样性的因素($P < 0.05$)还有

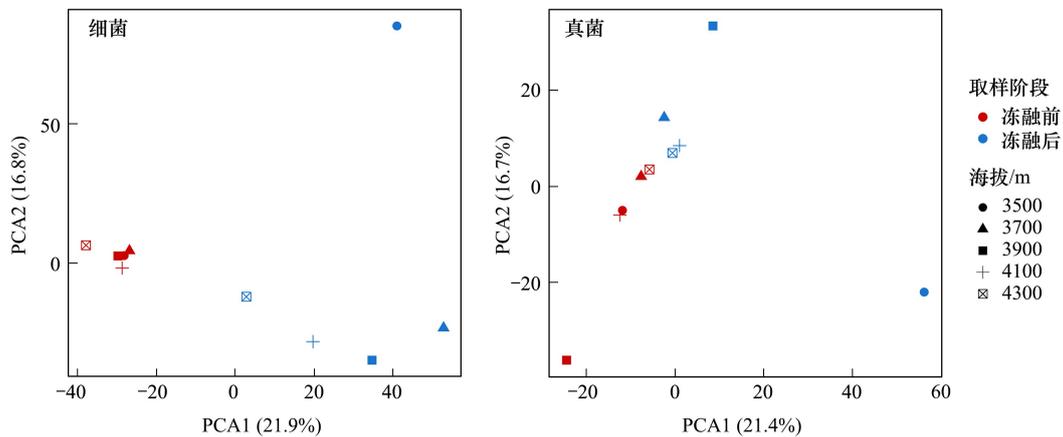


图4 冻融前后细菌和真菌群落组成的主成分分析

Fig.4 Principal component analysis of bacterial and fungal community before and after freeze-thaw

Elevation:海拔;Stage:取样阶段

各点均分布在二、三象限,主要受 pH 和有效磷的影响;冻融前后,海拔 3500 m 处主要受有效磷、速效钾的影响,海拔 3700 m 和 3900 m 处主要受 pH、碳酸盐、土壤含水率的影响,而海拔 4100 m 和 4300 m 处两个点分别呈近 180°的夹角。说明微生物群落在冻融前主要受 C/N、速效钾、碳酸盐、土壤含水率、黏粒和粉粒含量的影响,冻融后主要受 pH、有效磷的影响;相比于细菌,真菌群落结构的影响因素在海拔间的差异更大。

3 讨论

3.1 冻融对微生物群落组成和结构的影响

微生物是土壤生态系统的重要组成部分,对环境的变化十分敏感。土壤冻融会影响微生物的活动^[19],细菌和真菌群落也会根据极端或不断变化的环境来改变生活策略和生态位^[20],因此它们可能会对冻融产生不同的响应。冻融前后,细菌和真菌群落的优势菌门未发生变化,但不同海拔的微生物群落优势菌门丰度出现波动,尽管冻融会影响土壤的温度、湿度等指标,但与微生物群落组成之间没有显著相关性^[21];除海拔 3700 m 外,细菌群落优势菌门丰度基本不受海拔影响,但真菌群落优势菌门丰度在不同海拔间有较大差异,这是由于海拔也包含了降雪和太阳辐射等环境因子的变化,进而影响了物种的分布规律^[22]。由此可见,细菌群落优势菌门受冻融影响较大,真菌群落优势菌门受海拔影响较大。聚类分析也表明,不同海拔的细菌优势菌属在冻融前后各属一类,而真菌优势菌属无明显规律,受冻融影响不显著,可能受到海拔的影响。冻融可以提高土壤含水率,来支持细菌群落的活动和代谢^[23],而真菌群落更能适应土壤冻结期的相对干旱^[24],因此真菌群落受冻融影响不显著。这与研究结果相符,冻融显著提高了各海拔细菌群落的 α -多样性,而真菌群落的 α -多样性受海拔影响较冻融更大。

PCA 和 LEfSe 分析均表明,冻融增加了微生物群落的差异性,且细菌群落的响应更为显著,这与大多数研究结果一致,因为真菌对温度和湿度的变化具有高度耐受性,并且能够适应寒冷条件^[25]。持续的全球气候变暖减少了北半球的积雪,冻融的频率和强度增加,强烈影响着土壤微生物群落的结构和功能,将会对气候变化产生不利影响^[26-28]。例如,冻融能够影响土壤的碳循环。Goulden 等^[29]指出,冻融时北方森林土壤有机质的分解较冻结期增加了十倍;Larsen 等^[30]发现,土壤微生物群落经过多次冻融后,由碳氮比较高的菌群向较低的方向转变,从而改变了其对土壤有机质的分解和固定能力;鲁博权等^[31]发现,冻融增加了土壤可溶性有机碳含量,降低了微生物量碳含量($P < 0.05$)。土壤碳素有效性的增加能够影响微生物在冬季的呼吸作用^[32],加剧全球气候变暖。尽管冻融改变了土壤微生物群落的生存环境,微生物也可以通过改变活性以及群落组成和结构,来适应土壤冻融频率和强度的增加,后续可对微生物群落的功能进一步剖析,深入了解微生物群落对

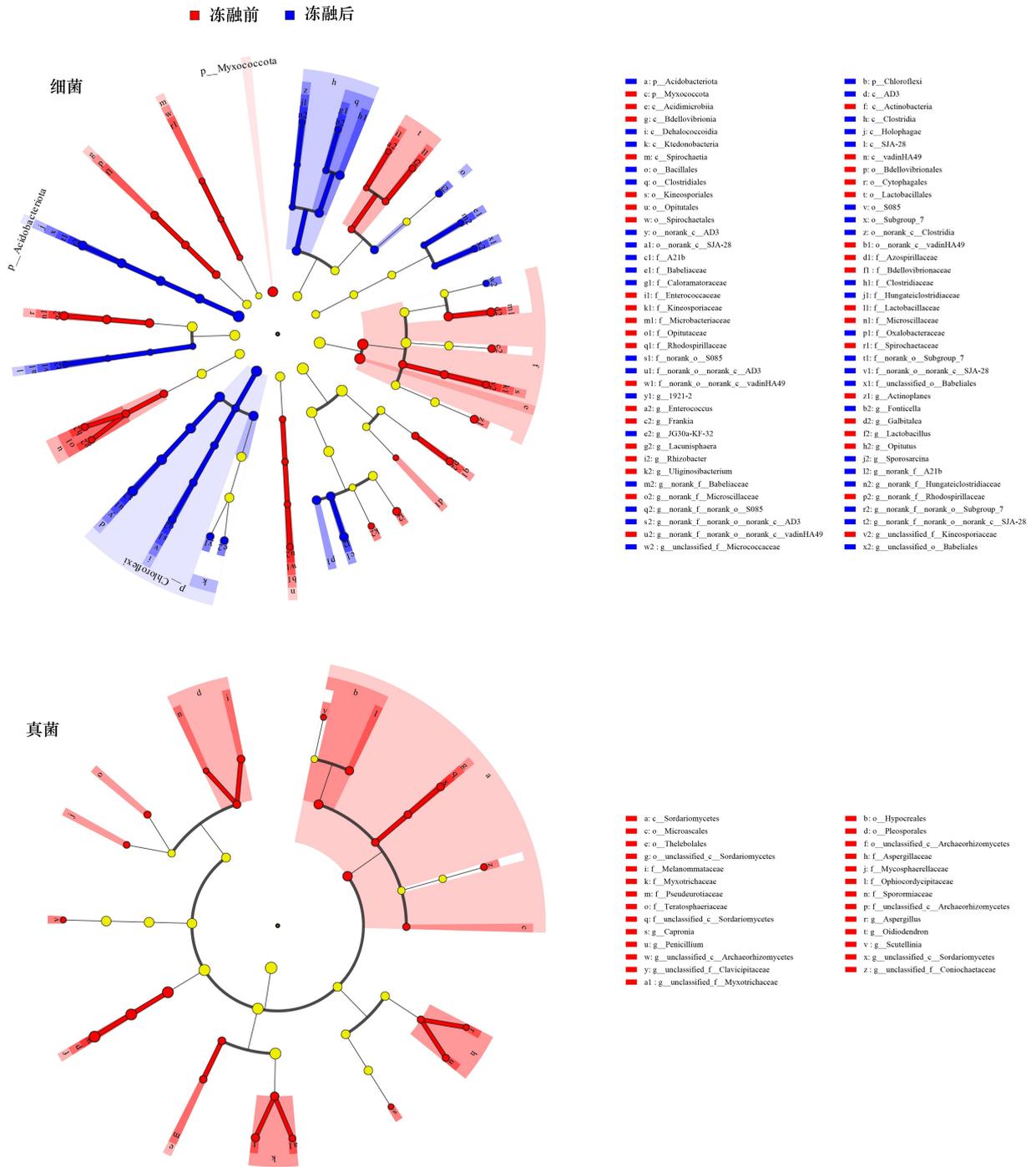


图5 冻融前后细菌和真菌群落 LefSe 分析

Fig.5 LefSe analysis of bacterial and fungal community before and after freeze-thaw

LefSe:线性判别分析 Linear discriminant analysis Effect Size;p:门;c:纲;o:目;f:科;g:属

冻融的响应。

3.2 冻融前后微生物群落与土壤理化性质的关系

冻融事件不仅会引起土壤温度、湿度等因素的变化,还会间接导致土壤结构的变化及养分的分布,从而改变土壤的理化性质^[9],进一步影响微生物的活性和生态位^[33]。在本研究中,细菌群落的 α-多样性对冻融的

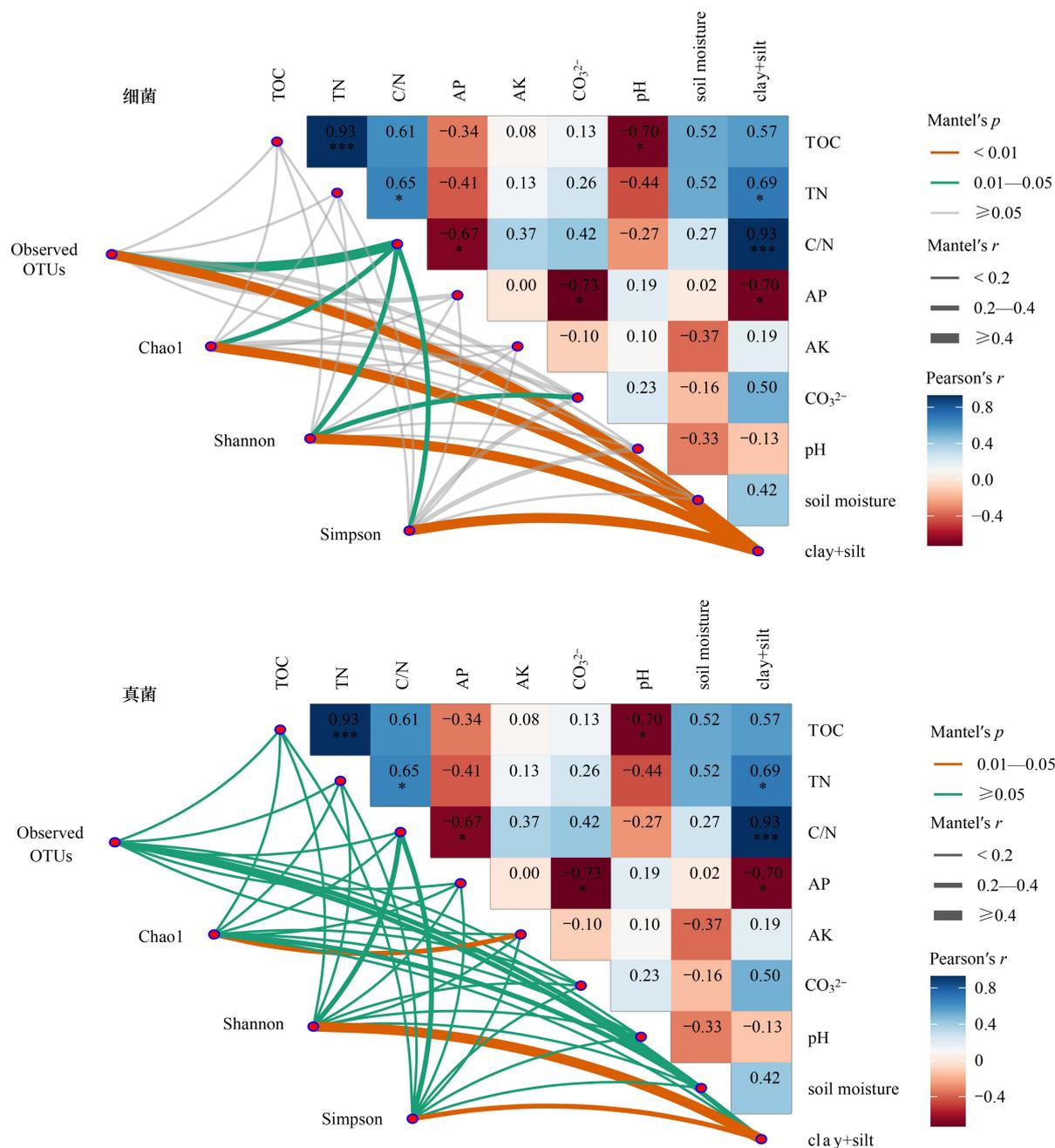


图 6 冻融前后细菌和真菌群落多样性与土壤理化性质的 Mantel 分析

Fig. 6 Mantel analysis of bacterial and fungal community diversity and soil physical-chemical properties before and after freeze-thaw

pH: 酸碱度; CO₃²⁻: 碳酸盐; AP: 有效磷; AK: 速效钾; clay+silt: 黏粒和粉粒; soil moisture: 含水率; TOC: 总有机碳; TN: 总氮; C/N: 碳氮比

反应强烈且受土壤 C/N 的显著影响 ($P < 0.05$), 可能因为冻融影响细菌群落对 C 和 N 的代谢功能。Broadbent 等^[34] 研究发现, 土壤微生物群落组成与 C 和 N 代谢功能密切相关, 因此全球变化因素引起的 C 和 N 代谢功能的变化可以很好地解释微生物群落结构的变化^[35]。与细菌群落相比, 真菌群落结构的变化更小, 这表明真菌群落对冻融事件有更强的抵抗能力^[36]。然而, 冻融引起的土壤物理结构变化对细菌群落 α -多样性 ($P < 0.01$) 和真菌群落多样性 ($P < 0.05$) 都有显著影响。研究表明, 冻融后土壤容重、水稳性团聚体均会下降^[37], 其主要原因是冻结过程中, 土壤中的水分子体积膨胀凝固成冰晶, 打破了颗粒间的联结, 不仅降低了土壤团聚体的水稳性, 还引起土壤中大分子量的有机质的氢键断裂^[38]。

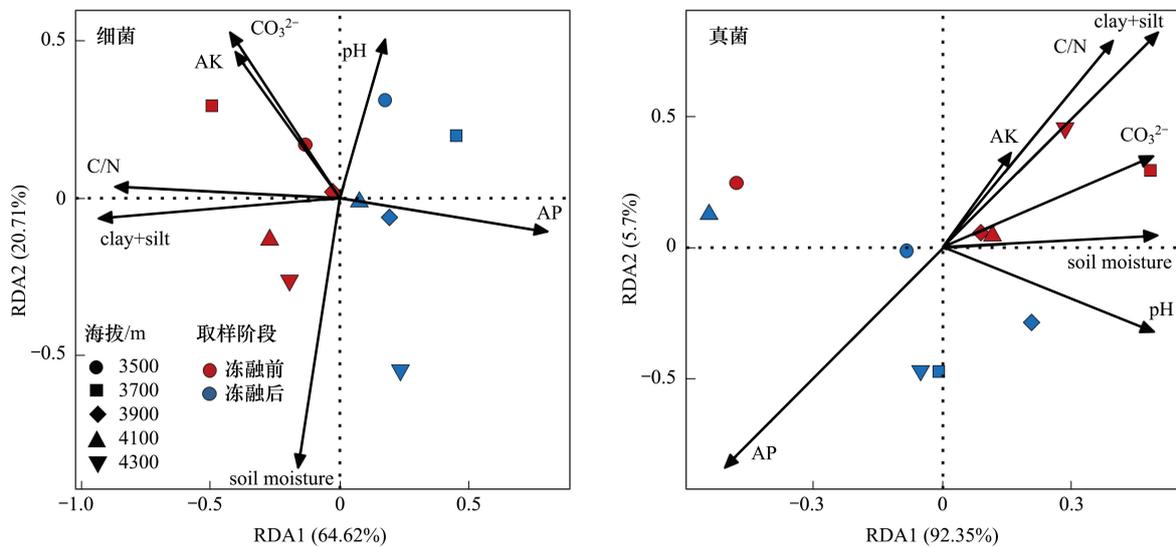


图 7 冻融前后细菌和真菌群落与土壤理化性质的冗余分析

Fig.7 Redundancy analysis of bacterial and fungal communities with physical-chemical properties before and after freeze-thaw

与大多数研究结果一致,本文发现冻融前的微生物群落结构与 C/N、土壤含水率、黏粒和粉粒含量等因素有关,表明水分、基质质量和稳定的物理结构是维持微生物群落活性的重要因素^[18];相比之下,冻融后微生物群落主要受 pH、有效磷影响,表明土壤养分有利于微生物群落在冻融后恢复活性和代谢功能^[39]。Perez-Mon 等^[22]发现,连续长期的冻融有利于寡营养的细菌群落存活,适应性强的真菌群落在冻融后仍普遍存在;Jurburg 等^[40]通过实验证明,冻融引起的扰动效应因土壤基质的重组而倍增;Han 等^[41]还发现,在黄土高原半干旱地区发生冻融事件后,土壤水分和有机质含量是土壤微生物群落快速恢复的关键因素。冻融前后,细菌群落结构在低海拔 3500 m、3700 m、3900 m 处和高海拔 4100 m、4300 m 处所受影响因素不同;真菌群落结构在低海拔 3500 m 处和低海拔 3700 m 和 3900 m 处所受影响因素也不同,且在高海拔 4100 m、4300 m 处分布差异很大。因此,土壤微生物群落在经历冻融事件后的恢复能力很大程度上取决于土壤水分和营养等基质条件,而不同海拔会导致冻融前后微生物群落结构的影响因素出现差异。研究结果进一步强调了冻融引起的土壤理化性质变化对微生物群落活性和恢复能力的复杂影响,以及用环境因素来解释微生物群落变化的必要性。

4 结论

本文利用高通量测序技术,研究季节性冻融对色季拉山高寒森林土壤微生物群落结构的影响。结果表明,冻融没有显著改变细菌和真菌群落的优势菌门;冻融较大幅度地提升了不同海拔细菌群落的 α -多样性,且冻融后细菌和真菌群落在海拔间分布的差异性增强;冻融导致的土壤理化性质变化不仅改变了微生物的群落结构,还对微生物群落丰富度和多样性产生影响,细菌群落较真菌群落更易受冻融影响。综上所述,冻融使不同海拔微生物群落间的差异性增强,细菌群落较真菌群落对冻融的响应更为剧烈、受土壤理化性质的影响更大,真菌群落较细菌群落受海拔影响更大,高寒森林土壤微生物群落不仅对气候变化具有高度敏感性,也可以作为环境变化的指示因子。

参考文献 (References):

- [1] Hamburg S P, Vadeboncoeur M A, Richardson A D, Bailey A S. Climate change at the ecosystem scale: a 50-year record in New Hampshire. *Climatic Change*, 2013, 116(3): 457-477.

- [2] Xia J Y, Chen J Q, Piao S L, Ciais P, Luo Y Q, Wan S Q. Terrestrial carbon cycle affected by non-uniform climate warming. *Nature Geoscience*, 2014, 7(3): 173-180.
- [3] 刘晓东, 侯萍. 青藏高原及其邻近地区近 30 年气候变暖与海拔高度的关系. *高原气象*, 1998, 17(3): 245-249.
- [4] 王艺璇, 仲秋维, 郑昕雨, 蔺吉祥, 赵艺, 王竞红. 冻融循环对土壤性状特征影响研究进展. *中国土壤与肥料*, 2022(10): 231-240.
- [5] Jansson J K, Hofmockel K S. Soil microbiomes and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(1): 35-46.
- [6] Mori A S, Isbell F, Seidl R. β -diversity, community assembly, and ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 2018, 33(7): 549-564.
- [7] Butler S, O'Dwyer J P. Stability criteria for complex microbial communities. *Nature Communications*, 2018, 9: 2970.
- [8] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220-227.
- [9] Ren J S, Song C C, Hou A X, Song Y Y, Zhu X Y, Cagle G A. Shifts in soil bacterial and archaeal communities during freeze-thaw cycles in a seasonal frozen marsh, Northeast China. *Science of the Total Environment*, 2018, 625: 782-791.
- [10] Mooshammer M, Hofhansl F, Frank A H, Wanek W, Hämmerle I, Leitner S, Schneckner J, Wild B, Watzka M, Keiblinger K M, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Decoupling of microbial carbon, nitrogen, and phosphorus cycling in response to extreme temperature events. *Science Advances*, 2017, 3(5): e1602781.
- [11] Williams C M, Henry H A L, Sinclair B J. Cold truths; how winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. *Biological Reviews*, 2015, 90(1): 214-235.
- [12] Campbell J L, Soccia A M, Templer P H. Increased nitrogen leaching following soil freezing is due to decreased root uptake in a northern hardwood forest. *Global Change Biology*, 2014, 20(8): 2663-2673.
- [13] Su M X, Kleineidam K, Schloter M. Influence of different litter quality on the abundance of genes involved in nitrification and denitrification after freezing and thawing of an arable soil. *Biology and Fertility of Soils*, 2010, 46(5): 537-541.
- [14] Xiao L, Zhang Y, Li P, Xu G C, Shi P, Zhang Y. Effects of freeze-thaw cycles on aggregate-associated organic carbon and glomalin-related soil protein in natural-succession grassland and Chinese pine forest on the Loess Plateau. *Geoderma*, 2019, 334: 1-8.
- [15] Song Y, Zou Y C, Wang G P, Yu X F. Altered soil carbon and nitrogen cycles due to the freeze-thaw effect: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 109: 35-49.
- [16] Koponen H T, Jaakkola T, Keinänen-Toivola M M, Kaipainen S, Tuomainen J, Servomaa K, Martikainen P J. Microbial communities, biomass, and activities in soils as affected by freeze thaw cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(7): 1861-1871.
- [17] Watanabe T, Tateno R, Imada S, Fukuzawa K, Isobe K, Urakawa R, Oda T, Hosokawa N, Sasai T, Inagaki Y, Hishi T, Toda H, Shibata H. The effect of a freeze-thaw cycle on dissolved nitrogen dynamics and its relation to dissolved organic matter and soil microbial biomass in the soil of a northern hardwood forest. *Biogeochemistry*, 2019, 142(3): 319-338.
- [18] Sorensen P O, Finzi A C, Giasson M A, Reinmann A B, Sanders-DeMott R, Templer P H. Winter soil freeze-thaw cycles lead to reductions in soil microbial biomass and activity not compensated for by soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 39-47.
- [19] Nikrad M P, Kerkhof L J, Häggblom M M. The subzero microbiome: microbial activity in frozen and thawing soils. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(6): fiv081.
- [20] Sendall K M, Reich P B, Zhao C M, Hou J H, Wei X R, Stefanski A, Rice K R, Rich R L, Montgomery R A. Acclimation of photosynthetic temperature optima of temperate and boreal tree species in response to experimental forest warming. *Global Change Biology*, 2015, 21(3): 1342-1357.
- [21] George S F, Fierer N, Levy J S, Adams B. Antarctic water tracks; microbial community responses to variation in soil moisture, pH, and salinity. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 616730.
- [22] Perez-Mon C, Frey B, Frossard A. Functional and structural responses of Arctic and alpine soil prokaryotic and fungal communities under freeze-thaw cycles of different frequencies. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 982.
- [23] Monteux S, Weedon J T, Blume-Werry G, Gavazov K, Jassey V E J, Johansson M, Keuper F, Olid C, Dorrepaal E. Long-term *in situ* permafrost thaw effects on bacterial communities and potential aerobic respiration. *The ISME Journal*, 2018, 12(9): 2129-2141.
- [24] Guhr A, Borken W, Spohn M, Matzner E. Redistribution of soil water by a saprotrophic fungus enhances carbon mineralization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(47): 14647-14651.
- [25] Manzoni S, Schimel J P, Porporato A. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology*, 2012, 93(4): 930-938.
- [26] Sulkava P, Huhta V. Effects of hard frost and freeze-thaw cycles on decomposer communities and N mineralisation in boreal forest soil. *Applied Soil Ecology*, 2003, 22(3): 225-239.
- [27] Schimel J, Balser T C, Wallenstein M. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology*, 2007, 88(6):

1386-1394.

- [28] Cavicchioli R, Ripple W J, Timmis K N, Azam F, Bakken L R, Baylis M, Behrenfeld M J, Boetius A, Boyd P W, Classen A T, Crowther T W, Danovaro R, Foreman C M, Huisman J, Hutchins D A, Jansson J K, Karl D M, Koskella B, Mark Welch D B, Martiny J B H, Moran M A, Orphan V J, Reay D S, Remais J V, Rich V I, Singh B K, Stein L Y, Stewart F J, Sullivan M B, van Oppen M J H, Weaver S C, Webb E A, Webster N S. Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 2019, 17(9): 569-586.
- [29] Goulden M L, Wofsy S C, Harden J W, Trumbore S E, Crill P M, Gower S T, Fries T, Daube B C, Fan S, Sutton D J, Bazzaz A, Munger J W. Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw. *Science*, 1998, 279(5348): 214-217.
- [30] Larsen K S, Jonasson S, Michelsen A. Repeated freeze-thaw cycles and their effects on biological processes in two Arctic ecosystem types. *Applied Soil Ecology*, 2002, 21(3): 187-195.
- [31] 鲁博权, 臧淑英, 孙丽. 冻融作用对大兴安岭典型森林土壤活性有机碳和氮矿化的影响. *环境科学学报*, 2019, 39(5): 1664-1672.
- [32] Lipson D A, Monson R K. Plant-microbe competition for soil amino acids in the alpine tundra: effects of freeze-thaw and dry-rewet events. *Oecologia*, 1998, 113(3): 406-414.
- [33] Haei M, Rousk J, Ilstedt U, Öquist M, Bååth E, Laudon H. Effects of soil frost on growth, composition and respiration of the soil microbial decomposer community. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(10): 2069-2077.
- [34] Broadbent A A D, Snell H S K, Michas A, Pritchard W J, Newbold L, Cordero I, Goodall T, Schallhart N, Kaufmann R, Griffiths R I, Schloter M, Bahn M, Bardgett R D. Climate change alters temporal dynamics of alpine soil microbial functioning and biogeochemical cycling via earlier snowmelt. *The ISME Journal*, 2021, 15(8): 2264-2275.
- [35] Zhou Z H, Wang C K, Luo Y Q. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. *Nature Communications*, 2020, 11: 3072.
- [36] Gao D C, Hagedorn F, Zhang L, Liu J, Qu G F, Sun J F, Peng B, Fan Z Z, Zheng J Q, Jiang P, Bai E. Small and transient response of winter soil respiration and microbial communities to altered snow depth in a mid-temperate forest. *Applied Soil Ecology*, 2018, 130: 40-49.
- [37] Kurylyk B L, Watanabe K. The mathematical representation of freezing and thawing processes in variably-saturated, non-deformable soils. *Advances in Water Resources*, 2013, 60: 160-177.
- [38] Bing H, Ma W. Laboratory investigation of the freezing point of saline soil. *Cold Regions Science and Technology*, 2011, 67(1/2): 79-88.
- [39] Bragazza L, Robroek B, Jassey V, Arif M, Marchesini R, Guglielmin M, Cannone N. Soil microbial community structure and enzymatic activity along a plant cover gradient in *Victoria Land* (continental *Antarctica*). *Geoderma*, 2019, 353: 144-151.
- [40] Jurburg S D, Nunes I, Breyndrod A, Jacquiod S, Priemé A, Sørensen S J, Van Elsas J D, Salles J F. Legacy effects on the recovery of soil bacterial communities from extreme temperature perturbation. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1832.
- [41] Han C L, Gu Y J, Kong M, Hu L W, Jia Y, Li F M, Sun G J, Siddique K H M. Responses of soil microorganisms, carbon and nitrogen to freeze-thaw cycles in diverse land-use types. *Applied Soil Ecology*, 2018, 124: 211-217.