



# 干旱区高寒湿地逆行演替下土壤微生物群落结构的研究

谢姆西努尔·图尔贡<sup>1,2</sup>, 张经博<sup>1,2</sup>, 董正武<sup>1,3</sup>, 马晓东<sup>1,3</sup>, 刘隋赞昊<sup>1,2\*</sup>

- 1 新疆师范大学生命科学学院, 新疆 乌鲁木齐 830054
- 2 新疆特殊环境物种保护与调控生物实验室, 新疆 乌鲁木齐 830054
- 3 新疆特殊环境物种多样性应用与调控重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830054

谢姆西努尔·图尔贡, 张经博, 董正武, 马晓东, 刘隋赞昊. 干旱区高寒湿地逆行演替下土壤微生物群落结构的研究[J]. 微生物学报, 2023, 63(4): 1603-1617.

TUERGONG Xiemuxinur, ZHANG Jingbo, DONG Zhengwu, MA Xiaodong, LIU Suiyunhao. The soil microbial community structure under retrogressive succession of an alpine wetland in the arid area[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(4): 1603-1617.

**摘要:** 【目的】探究高寒湿地逆行演替对土壤性质与微生物群落结构的影响。【方法】以新疆巴音布鲁克天鹅湖高寒湿地为研究对象, 依托逆行演替典型样带(沼泽-沼泽化草甸-草甸), 利用高通量测序技术分析各演替区土壤微生物群落结构。【结果】高寒湿地逆行演替改变了土壤微生物在分类操作单元(operational taxonomic unit, OTU)水平上的物种组成, 致使草甸区的微生物 ACE、Chao1、Simpson、Shannon 多样性指数显著低于沼泽区和沼泽化草甸区( $P < 0.05$ ); 随着演替发生, 变形菌门(*Proteobacteria*)、酸杆菌门(*Acidobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、子囊菌门(*Ascomycota*)的相对丰度均减少, 放线菌门(*Actinobacteria*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadetes*)、担子菌门(*Basidiomycota*)、被孢霉门(*Mortierellomycota*)的相对丰度增加; 主坐标法分析(principal coordinates analysis, PCoA)排序分析显示, 土壤微生物群落各逆行演替都出现不同程度的离散趋势, 其中草甸区中物种离散较大, 而沼泽化草甸和沼泽区却都表现出一定的聚集性; 进一步的冗余分析(redundancy analysis, RDA)表明, 在土壤微生物门和属水平上, 土壤有机碳、土壤含水量、土壤容重和微生物量氮、微生物量碳是影响微生物优势菌门的关键因子。【结论】高寒湿地逆行演替导致土壤微生物群落多样性降低, 使群落结构由富营养型菌群向寡营养型菌群演变。

**关键词:** 干旱区高寒湿地; 逆行演替; 土壤微生物; 群落结构

资助项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金(2020D01B39)

This work was supported by the Natural Science Foundation of Xinjiang Uygur Autonomous Region (2020D01B39).

\*Corresponding author. E-mail: liusuiyunhao@foxmail.com

Received: 2022-09-08; Accepted: 2022-12-05; Published online: 2022-12-23

# The soil microbial community structure under retrogressive succession of an alpine wetland in the arid area

TUERGONG Xiemuxinur<sup>1,2</sup>, ZHANG Jingbo<sup>1,2</sup>, DONG Zhengwu<sup>1,3</sup>, MA Xiaodong<sup>1,3</sup>, LIU Suiyunhao<sup>1,2\*</sup>

1 School of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, Xinjiang, China

2 Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, Urumqi 830054, Xinjiang, China

3 Xinjiang Key Laboratory of Special Environment Biodiversity Application and Regulation, Urumqi 830054, Xinjiang, China

**Abstract: [Objective]** To explore the effects of retrogressive succession of the alpine wetland of Bayanbulak Swan Lake in Xinjiang on soil properties and microbial community structure by relying on the typical transect of retrogressive succession (swamp-swamped meadow-meadow). **[Methods]** The soil microbial community structure was analyzed by high-throughput sequencing. **[Results]** The retrogressive succession of the alpine wetland changed the species composition of soil microorganisms at the operational taxonomic unit (OTU) level. The ACE, Chao1, Simpson, and Shannon diversity indexes of soil microorganisms in the meadow area were lower than those in the swamp area and the swamped meadow area ( $P < 0.05$ ). With the occurrence of succession, the relative abundance of *Proteobacteria*, *Acidobacteria*, *Bacteroidetes*, and *Ascomycota* decreased, while that of *Actinobacteria*, *Gemmatimonadetes*, *Basidiomycota*, and *Mortierellomycota* increased. Principal coordinates analysis showed that soil microbial communities presented different degrees of dispersion at each stage of retrogressive succession. The species dispersion in the meadow area was larger than that in the swamped meadow and swamp areas where a certain degree of aggregation appeared. Further, the redundancy analysis indicated that soil organic carbon, soil water content, soil bulk density, microbial biomass nitrogen, and microbial biomass carbon were the key factors affecting the dominant microbial phyla and genera. **[Conclusion]** The retrogressive succession of the alpine wetland decreased the soil microbial community diversity and led to the transition from eutrophic to oligotrophic community.

**Keywords:** alpine wetland in arid area; retrogressive succession; soil microorganisms; community structure

高寒湿地是具有高寒气候背景，分布在海拔 3 000 m 以上的特殊湿地类型，其地处气候变化的敏感区和生态脆弱区<sup>[1]</sup>，在区域气候调节、水土保持和维持生物多样性等方面发挥着重要的生态功能，此外该区域常年低温，有机碳矿化作用较弱，能够固持的单位碳储量远超其他生态系统<sup>[2]</sup>。近年来，我国多处高寒湿地

均受到不同程度的气候变化和人类活动的严重影响<sup>[3]</sup>。现阶段针对逆行演替进程的研究主要依托其典型演替序列(沼泽-沼泽化草甸-草甸-秃斑化草甸)<sup>[4]</sup>，多数学者发现高寒湿地由沼泽向草甸逆行演替的进程中会导致土壤有机碳迅速矿化、土壤养分急剧流失，进而导致土壤质量整体下降，继而出现植被退化和系统生产力降低

等生态问题<sup>[5]</sup>。土壤微生物是生态系统演替的先锋者和重要驱动力之一<sup>[6]</sup>,其群落结构变化能够作为表征生境与生物演变的重要指征<sup>[7]</sup>。多数研究表明在高寒湿地不同逆行演替阶段的土壤微生物群落结构有显著差异,林春英等<sup>[8]</sup>发现黄河源湿地的退化会降低微生物群落的多样性。李飞等<sup>[9]</sup>在对玛曲地区不同类型的高寒湿地和高寒草甸进行分析时发现,随退化程度的加深,土壤微生物总体活性呈先升高后降低。段鹏等<sup>[10]</sup>针对青藏高原高寒湿地退化过程中土壤微生物群落功能多样性进行研究,随高寒湿地退化,土壤微生物群落结构存在显著差异,并认为该差异性与土壤理化性质有密切关系。目前,高寒湿地的研究主要集中在湿地类型、湿地退化机制及有机碳氮变化的研究<sup>[11-12]</sup>,而关于高寒湿地逆行演替对土壤微生物群落结构的影响却很少,有关我国西北干旱区对流域生态系统稳定发挥重要功能的高寒湿地更是了解甚少。新疆巴音布鲁克天鹅湖高寒湿地位于新疆天山山脉中段的高山盆地间,湿地核心区是中国唯一的国家级天鹅保护区,夏季冰川融水经流湿地涵养后先汇入开都河,再补给到我国最大内陆淡水湖——博斯腾湖,其在维护新疆中天山及巴州干旱区生态平衡方面发挥着生态安全屏障的重要功能<sup>[13]</sup>。本研究运用空间代替时间的方法,依托高寒湿地典型演替序列,采用微生物高通量测序技术,分析各演替区土壤微生物多样性及群落结构变化特征,探讨湿地逆

行演替对土壤微生物群落的影响,以期为干旱区湿地的退化监测、恢复治理和生态健康评价提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

该研究区位于中国新疆维吾尔自治区和静县(42°40′–43°00′N, 83°40′–84°35′E)的巴音布鲁克天鹅湖高寒湿地,巴音布鲁克高寒湿地总面积1 300多 km<sup>2</sup>,海拔2 300–3 042 m;年平均气温约4.6 °C;年平均降水量和蒸发量分别为273 mm和1 250 mm,属于典型高寒气候。湿地水源主要来自冰雪融水和地下水补给,为开都河和孔雀河的源流区。

### 1.2 试验设计和土壤样品采集

#### 1.2.1 样地设置

在参照国内外湿地景观分类研究的基础上<sup>[4,9-10]</sup>,以巴音布鲁克高寒湿地长期定位监测点的典型逆行演替样带为试验区进行植被调查和土壤采样,根据水位变化特征、植被类型、土壤剖面结构将湿地演替样带依次划分为:沼泽区-沼泽化草甸区-草甸区(表1),研究区水文、植被、土壤结构特征,见图1。

#### 1.2.2 土壤样品采集

于2021年8月,选择高寒湿地生长季中地上生物量最大、微生物活性最高的时期进行土壤样品的采集,在不同演替区(沼泽-沼泽化草甸-草甸)典型植被下随机设置5处划定1 m×1 m的样方,

表1 试验区概况

Table 1 Study area conditions

Research area	Hydrological situation	Vegetation situation	Species number	Aboveground biomass (g/m)	Coverage (%)
Swamp	High surface water level	<i>Carex rhynchophysa</i>	6	86.00±7.05	36.00
Swamped meadow	Surface seasonal ponding	<i>Carex melanantha</i>	15	116.00±11.34	67.00
Meadow	No ponding on the surface	<i>Carex microglochin</i>	8	41.00±4.08	30.00

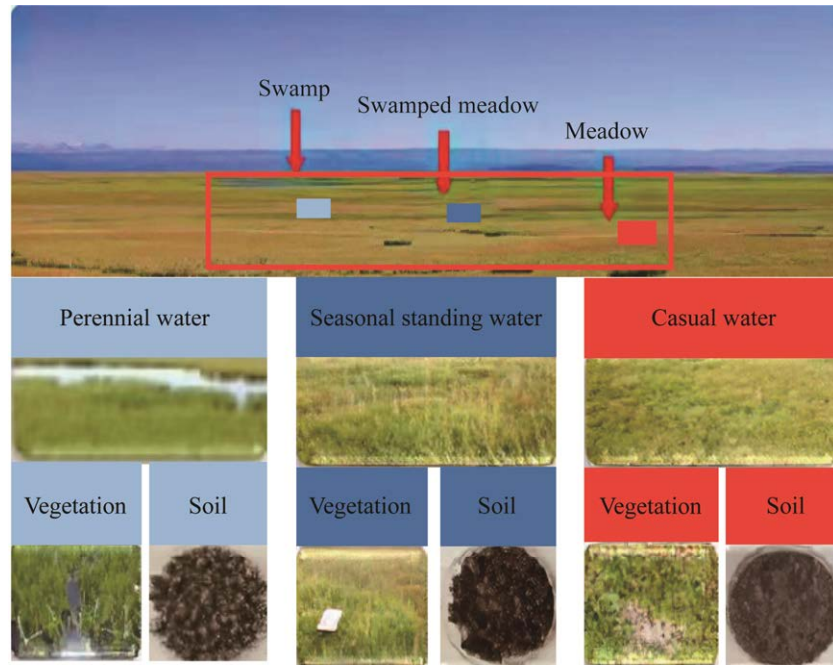


图 1 研究区水文、植被、土壤结构特征示意图

Figure 1 Schematic diagram of hydrology, vegetation and soil structure in the study area.

样方内采用 S 点法在 0–20 cm 土层利用整体挖掘法采集土样，采集好的土壤样品装入无菌袋带回实验室，一部分自然风干用于土壤理化性质的测定，另一部分放于–80 °C 冰箱中用于土壤微生物多样性测定。

### 1.3 测定方法

#### 1.3.1 土壤理化性质测定

土壤理化性质测定方法参照《土壤农业化学分析方法》<sup>[14]</sup>，土壤 pH 采用 pH 计法测定；采用烘干恒量法(105 °C)测定土壤相对含水量；土壤容重采用环刀法测定；土壤有机碳采用重铬酸钾加热法；利用总氮含量采用凯氏定氮法；土壤全磷采用钼锑抗比色法测定；土壤微生物碳氮采用氯仿熏蒸法。

#### 1.3.2 土壤总 DNA 提取及测序

细菌 16S rRNA 基因(V3+V4)区域引物：正向引物 5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3'；反向引物 5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3'<sup>[15]</sup>。

真菌 ITS1 区域引物：正向引物 5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3'；反向引物 5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3'<sup>[16]</sup>。本研究中所有样品的测序和生物信息服务均在北京百迈客生物科技有限公司 Illumina HiSeq 2500 平台完成。

### 1.4 数据分析

使用 Microsoft Excel 2010 对土壤理化性质和多样性指数数据进行处理，使用 SPSS19.0 统计软件进行单因子方差分析(analysis of variance, ANOVA)，使用 R 4.0.2 对数据进行分析及作图，用 Origin 软件包绘制微生物群落丰度图；用 vegan 2.5.6 进行冗余分析(redundancy analysis, RDA)；借助 Mothur (v 1.30)进行主坐标法分析(principal coordinates analysis, PCoA)。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同逆行演替下土壤理化性质特征

由表 2 可见，随逆行演替的发生(沼泽-沼泽

**表 2 湿地不同演替阶段土壤理化性质**

**Table 2 Physical and chemical properties of soil in different succession stages of wetland**

Index	Swamp	Swamped meadow	Meadow
pH	6.92±0.04c	7.68±0.30b	8.5±0.12a
SWC (%)	95.74±1.68a	65.81±1.15b	41.38±1.96c
BD (g/cm)	0.74±0.02b	0.67±0.01c	1.17±0.07a
SOC (g/kg)	93.12±2.17b	128.58±0.56a	53.68±1.05c
TN (g/kg)	7.52±0.24b	10.05±1.06a	5.23±0.47c
TP (g/kg)	0.98±0.04b	1.34±0.18a	1.54±0.18a
MBC (mg/kg)	162.24±3.99c	549.56±15.23a	246.99±20.93b
MBN (mg/kg)	14.22±0.66b	9.04±0.39c	23.16±0.72a

Different lowercase letters indicate significant differences in mean values among different successions ( $P<0.05$ ); pH: pH value; SWC: Water content; BD: Bulk density; SOC: Organic carbon; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; MBC: Microbial carbon; MBN: Microbial nitrogen.

化草甸-草甸), 土壤相对含水量(soil water content, SWC) 表现为沿演替序列呈显著降低趋势 ( $P<0.05$ ), 而土壤 pH 和总磷(total phosphorus, TP) 含量表现为逐渐增加趋势, 且在草甸区的含量分别为 pH 8.5 和 TP 1.54 g/kg, 显著高于沼泽区和沼泽化化草甸区。土壤总有机碳(soil organic carbon, SOC)、总氮(total nitrogen, TN)、微生物碳(microbial carbon, MBC) 含量均表现为先升高后减少趋势, 沼泽化草甸区的含量最高, 其次是沼泽区, 最低为草甸区 ( $P<0.05$ )。土壤容重(bulk density, BD)、微生物氮(microbial nitrogen, MBN) 含量表现为先减少后增加趋势, 草甸区的含量显著高于沼泽区和沼泽化草甸区 ( $P<0.05$ )。

## 2.2 不同逆行演替土壤微生物群落分析

### 2.2.1 土壤微生物 OTUs 数量及微生物群落多样性

$\alpha$  多样性指数是基于分类操作单元(operational taxonomic unit, OTU)来刻画微生物群落丰富度和均匀度等多样性的综合指数。其中 Chao1 和 ACE 指数用来估算微生物的丰度, 数值越大说明群落丰富度越高; Shannon 和 Simpson 指数用来估算微生物群落的多样性, 数值越大说明

群落多样性越高。由表 3 可以看出, 细菌的 OTUs、ACE 指数和 Chao1 指数沿演替序列表现为先升高后降低趋势, 沼泽化草甸区的 OTUs 数量、ACE 指数、Chao1 指数显高于沼泽区和草甸区 ( $P<0.05$ )。真菌的 OTUs、ACE 指数、Chao1 指数表现为逐渐降低趋势, 沼泽区的 OTUs 数量、ACE 指数、Chao1 指数显高于沼

**表 3 土壤微生物多样性指数分析**

**Table 3 Analysis of soil microbial diversity index**

Index	Research area	Bacteria	Fungi
Total OTUs	Swamp	1 107.08b	500.61a
	Swamped meadow	1 267.61a	477.64b
	Meadow	946.41c	327.60c
ACE index	Swamp	1 193.13b	531.35a
	Swamped meadow	1 307.98a	497.16b
	Meadow	994.63c	352.62c
Chao1 index	Swamp	999.17b	537.04a
	Swamped meadow	1 336.05a	496.30b
	Meadow	833.61c	360.81c
Simpson index	Swamp	0.79b	0.90a
	Swamped meadow	0.99a	0.95a
	Meadow	0.34c	0.86b
Shannon-Wiener index	Swamp	5.78a	5.23b
	Swamped meadow	5.81a	5.81a
	Meadow	5.36b	4.3c

Different lowercase letters indicate significant differences in mean values among different successions ( $P<0.05$ ).

泽化草甸和草甸区( $P<0.05$ )。随着演替发生,细菌的 Simpson 指数和真菌的 Shannon 指数表现为先升高后降低趋势,3 个演替区之间有显著性差异( $P<0.05$ )。细菌的 Shannon 指数和真菌的 Simpson 指数虽表现为先升高后降低趋势,但在沼泽区和沼泽化草甸区中无显著差异( $P>0.05$ )。

### 2.2.2 土壤微生物在门水平上的相对丰富度

由图 2A 可见,平均相对丰度 $>1\%$ 的门有变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinobacteria*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadetes*)、酸杆菌门(*Acidobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、绿湾菌门(*Chloroflexi*)。其中,变形菌门(*Proteobacteria*)为主导菌门,随演替发生,与沼泽区和沼泽化草甸区相比,草甸区的变形菌门分别降低了 20.10%和 21.09%;芽单胞菌门和放线菌门呈逐渐增加趋势,酸杆菌门表现为先增加后降低的

趋势;拟杆菌门在沼泽和草甸区中所占比分别约 14.60%、13.36%,且均显著高于沼泽化草甸区( $P<0.05$ );各演替区真菌门水平相对丰度如图 2B 所示,平均相对丰度 $>1\%$ 的门有子囊菌门(*Ascomycota*)、担子菌门(*Basidiomycota*)、被孢霉门(*Mortierellomycota*),其中,以子囊菌门(*Ascomycota*)为主导菌门,与沼泽和沼泽化草甸区相比,草甸区的子囊菌门分别降低了 22.72%、25.95%,而担子菌门和被孢菌门均增加了 15.5%、12.41%和 7.62%、6.73%。

### 2.2.3 不同演替区细菌群落在纲、目、科、属分类水平上的组成

由图 3A–3D 可见,在纲水平上,与沼泽和沼泽化草甸区相比,草甸区的  $\delta$ -变形菌纲(*Deltaproteobacteria*)、 $\beta$ -变形菌纲(*Betaproteobacteria*)分别降低了 13.13%、12.76%和 10.81%、9.74%;

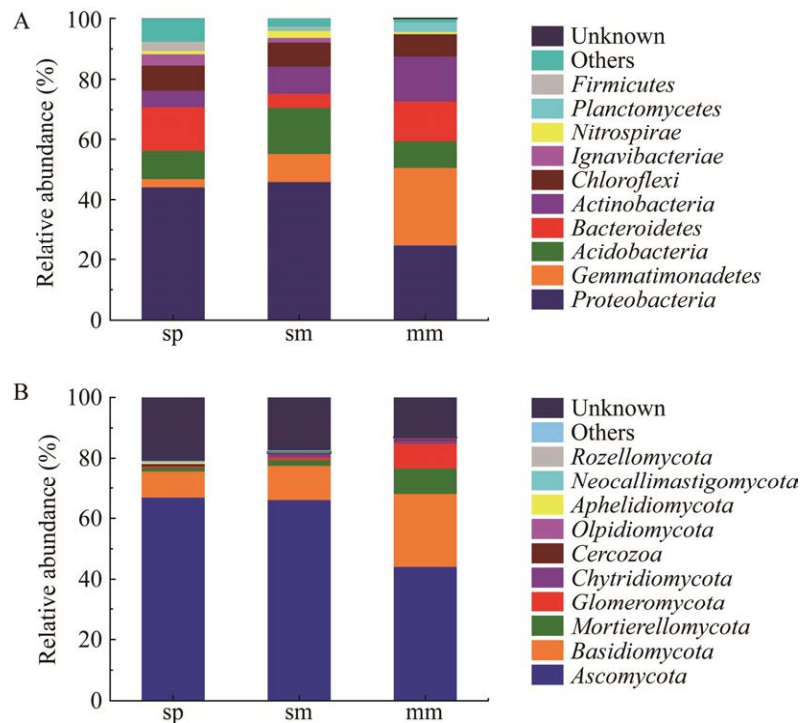


图 2 门水平物种分布柱状图

Figure 2 Column chart of species distribution at the level of phylum. A: Bacteria. B: Fungi. sp: Swamp area; sm: Swamped meadow area; mm: Meadow area.



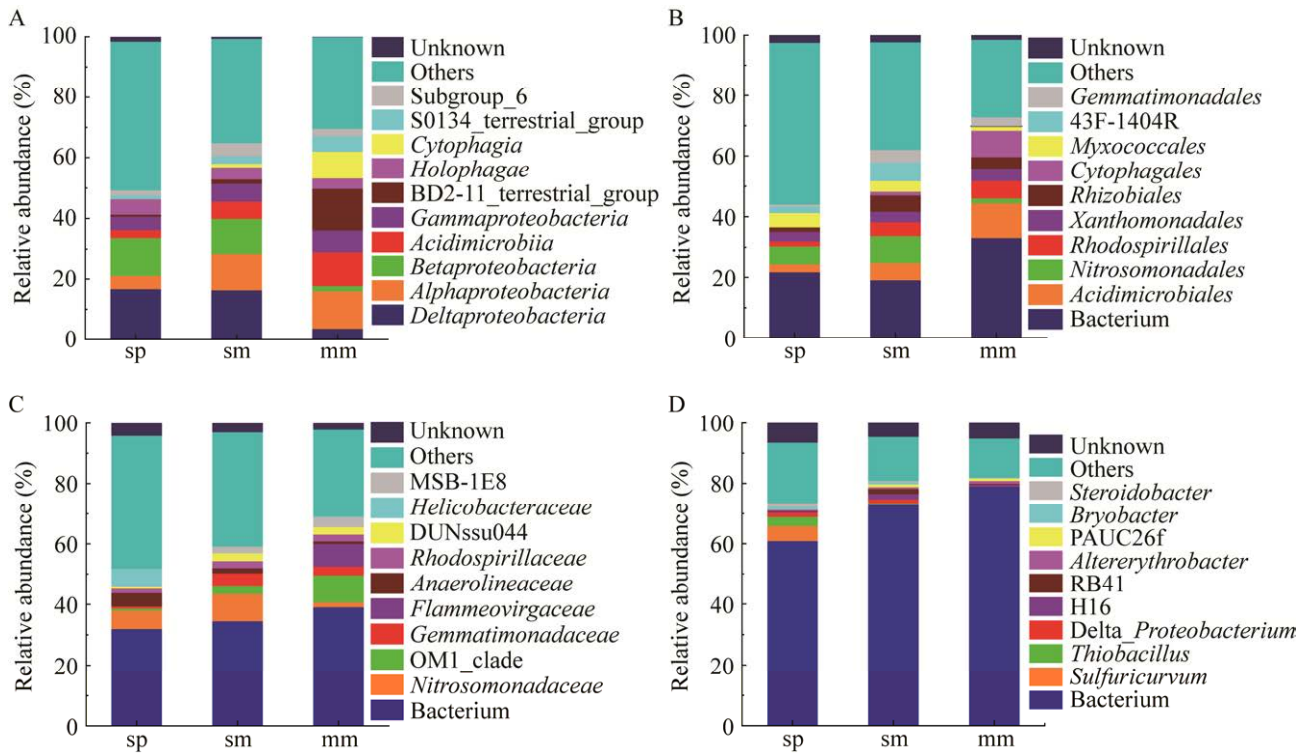


图 3 细菌群落中纲(A)、目(B)、科(C)和属(D)水平的相对丰度

Figure 3 The relative abundance of class (A), order (B), family (C) and genus (D) in bacterial communities. sp: Swamp area; sm: Swamped meadow area; mm: Meadow area.

而 BD2-11 菌纲、噬纤维菌纲(*Cytophaga*)分别增加了 12.95%、12.24%和 8.73%、7.58%。在目水平上, 草甸区的酸微菌目(*Acidimicrobiales*)、噬纤维菌目(*Cytophagales*)与沼泽和沼泽化草甸相比分别增加了 8.75%、5.67%和 8.73%、7.58%。在科水平上, 草甸区的亚硝化单胞菌科(*Nitrosomonadaceae*)、螺杆菌科 (*Helicobacteraceae*)、厌氧绳菌科 (*Anaerolineaceae*)群落相对占比在减少, 而 OMI 科和 *Flammeovirgaceae* 科则在增加; 属水平上, *Sulfuricurvum*、*Thiobacterium* 等属仅在沼泽和沼泽化草甸发现(图 3D)

### 2.2.4 不同演替区真菌群落在纲、目、科、属分类水平上的组成

由图 4A-4D 可见, 在纲水平上, 与沼泽和沼泽化草甸区相比, 草甸区的银耳纲(*Tremellomycetes*)、

球囊菌纲(*Glomeromycetes*)分别增加了 16.57%、15.76% 和 7.82%、7.34%; 而座囊菌纲 (*Dothideomycetes*)则分别减少 16.28%、6.31%。在目水平上, 沼泽区的孢腔菌目(*Pleosporales*)、*Cystofilobasidiales* 菌纲与沼泽化草甸和草甸相比分别增加了 7.8%、8.37%和 3.08%、3.12%; 而银耳目(*Tremellales*)则分别减少了 2.83%和 19.22%。在科水平上, 草甸区的银耳科 (*Tremellaceae*)、*Hypocreales* 科、被孢霉目 (*Mortierellaceae*)、球囊菌科(*Glomeraceae*)的相对占比在减少。在属水平上, 沼泽区的链格孢属(*Alternaria*)、绿僵菌属(*Metarhizium*)的相对占比在增加, 而草甸区的 *Naganishia* 属、被孢属 (*Mortierella*)、*Funneliformis* 属与沼泽和沼泽化草甸区相比在增加。

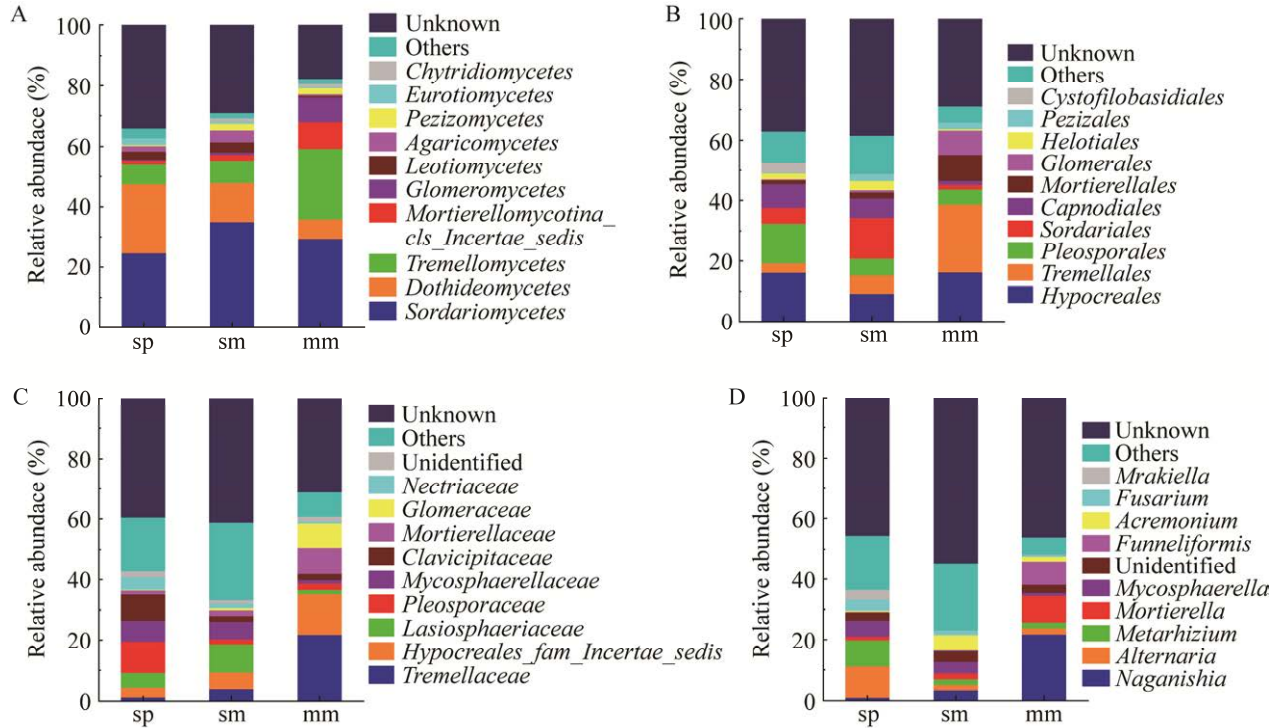


图 4 真菌群落中纲(A)、目(B)、科(C)和属(D)水平的相对丰度

Figure 4 The relative abundance of class (A), order (B), family (C) and genus (D) in fungi communities. sp: Swamp area; sm: Swamped meadow area; mm: Meadow area.

### 2.2.5 土壤微生物物种群落结构差异分析

PCoA 分析即主坐标分析,主要展现多个样品间的分类关系。在所采集的样品中细菌(图 5A)和真菌(图 5B)所示, PC1 和 PC2 两个主坐标轴累计解释了物种变异信息的 83.18%和 51.11%,它们在草甸区、沼泽化草甸区、沼泽区间都出现不同程度的离散趋势,其中草甸区中物种离散较大,而沼泽化草甸和沼泽区所采集的每个样品间(5 个重复)却都表现出一定的聚集性,说明土壤微生物群落结构在高寒湿地逆行演替进程中发生了显著改变。

## 2.3 土壤理化性质与微生物群落之间的相关性

### 2.3.1 土壤微生物多样性与土壤理化性质的关系

由表 4 可见,其中 ACE 指数、Chao1 指数与 pH、SWC、MBC 均呈显著相关( $P<0.05$ ),与

BD、SOC、TN、MBN 均呈极显著相关( $P<0.01$ )。Simpson 指数与 MBN 呈显著负相关( $P<0.05$ ),与 pH、SWC、BD、TP 均呈极显著正相关( $P<0.01$ )。Shannon 指数与 pH、SWC、BD、SOC、TP、TN、MBN 均呈极显著正相关( $P<0.01$ )。由表 5 可见,ACE 指数、Chao1 指数均与 pH、SWC、BD、SOC、TP、MBN 均呈极显著正相关( $P<0.01$ )。Shannon 指数与 BD、SOC、MBN 均呈显著相关( $P<0.05$ )。

### 2.3.2 土壤微生物群落结构与土壤理化性质的关系

为研究干旱区高寒湿地逆行演替进程中土壤微生物群落对土壤理化性质变化的响应规律,选取细菌和真菌群落中丰度前 10 的门(细菌:变形菌门 38.77%、芽单胞菌门 12.10%、酸杆菌门 11.24%、拟杆菌门 10.67%、放线菌



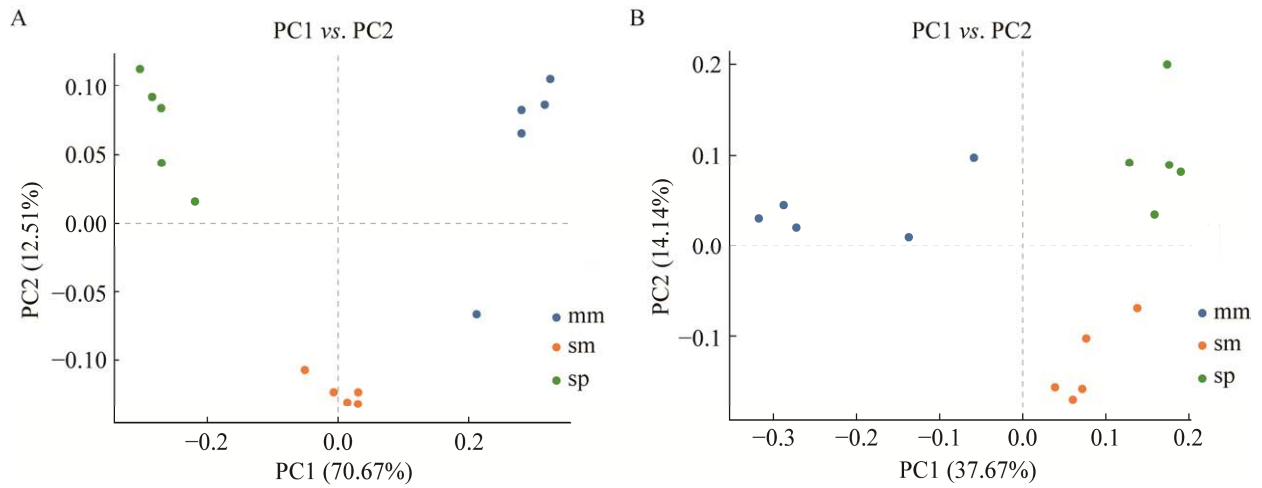


图 5 PCoA 分析图 A: 细菌. B: 真菌

Figure 5 PCoA analysis figure. A: Bacteria. B: Fungi. sp: Swamp area; sm: Swamped meadow area; mm: Meadow area.

表 4 土壤理化性质对土壤细菌群落多样性的影响

Table 4 Effects of soil physical and chemical properties on diversity of soil bacterial community

Index	pH	SWC	BD	SOC	TP	TN	MBC	MBN
ACE	-0.60*	0.55*	-0.93**	0.95**	-0.44	0.92**	0.60*	-0.93**
Chao1	-0.57*	0.52*	-0.92**	0.94**	-0.40	0.92**	0.62*	-0.95**
Simpson	-0.80**	0.73**	-0.70**	0.49	-0.78**	0.41	-0.05	-0.57*
Shannon	-0.75**	0.69**	-0.89**	0.80**	-0.66**	0.73**	0.32	-0.84**

\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ .

表 5 土壤理化性质对土壤真菌群落多样性的影响

Table 5 Effects of soil physical and chemical properties on diversity of soil fungi community

Index	pH	SWC	BD	SOC	TP	TN	MBC	MBN
ACE	-0.82**	0.83**	-0.83**	0.68**	-0.69**	0.63	0.10	-0.75**
Chao1	-0.81**	0.82**	-0.80**	0.66**	-0.67**	0.61	0.08	-0.73**
Simpson	-0.18	0.15	-0.41	0.48	-0.06	0.47	0.41	-0.49
Shannon	-0.34	0.33	-0.56*	0.58*	-0.21	0.57	0.38	-0.60*

\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ .

9.80%、绿湾菌门 7.88%、硝化菌门 1.85%、硝基螺旋菌门 1.37%、厚壁菌门 1.24%、浮霉菌门 1.21%；真菌：子囊菌门 57.70%、担子菌门 15.19%、被孢菌门 3.88%、球囊菌门 3.16%、壶菌门 0.74%、虫菌门 0.46%、油壶菌门 0.25%、新丽鞭毛菌门 0.20%、隐霉菌门 0.17%、隐真菌门 0.11%)和属水平类群分别与土壤理化性质进

行冗余(RDA)分析, 分析结果如图 6 所示, 细菌门水平 MBC、SWC 的射线较长, 表明其对门水平细菌群落结构影响较大, 变形菌门、硝基螺旋菌门、酸杆菌门、绿湾菌门投影在 MBC、TN、SOC 射线的正方向, 表明两变量集呈正相关, 而放线菌门、芽单胞菌门、浮霉菌门则投影在 TP、BD、pH、MBN 射线的正方向, 表明

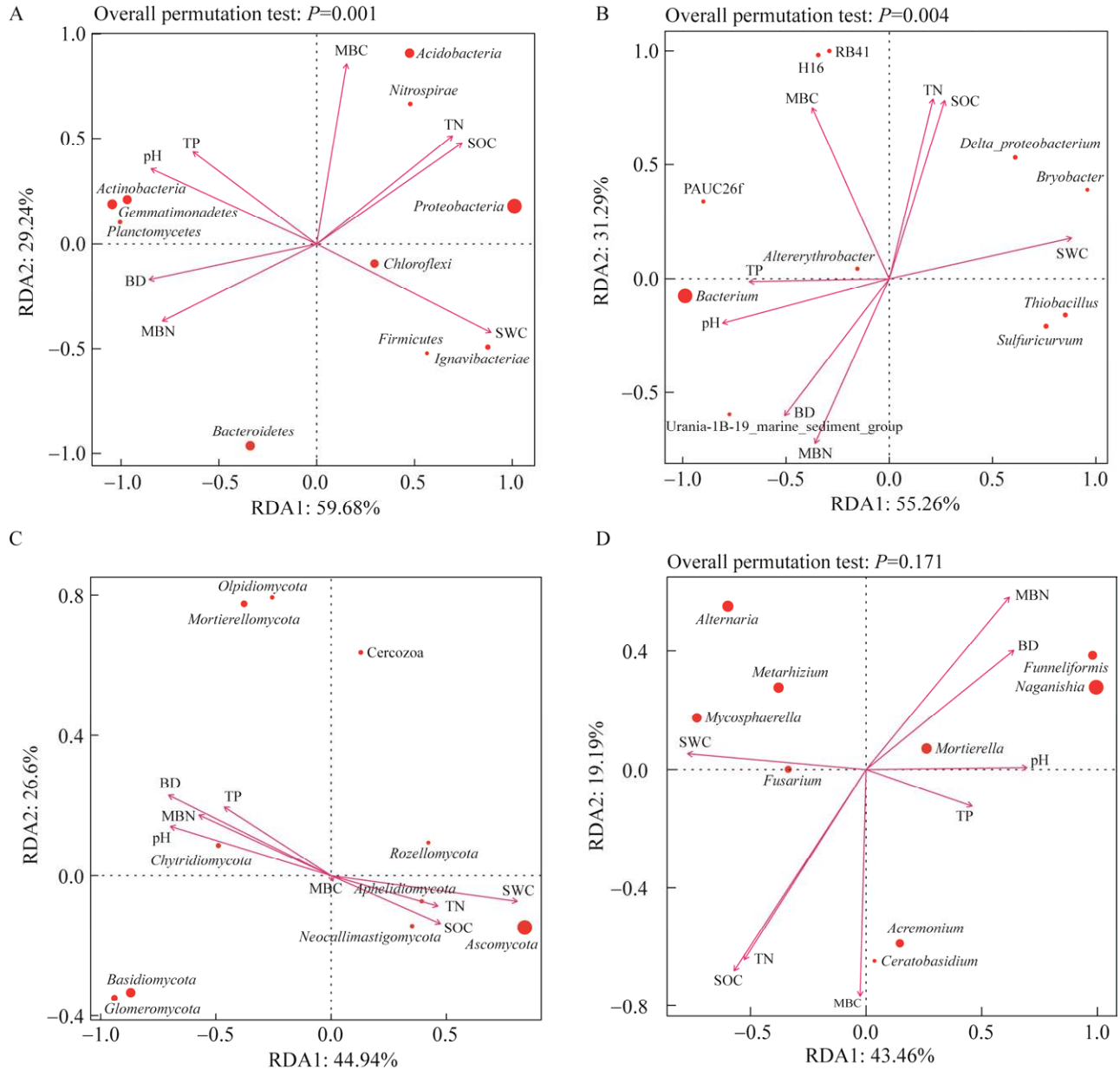


图 6 土壤微生物群落结构与土壤理化性质的 RDA 分析

Figure 6 Result from RDA to explore the relationship between the bacterial diversity and soil properties. A: Community structure at the phylum level of bacteria. B: Community structure at the genus level of bacteria. C: Community structure at the phylum level of fungi. D: Community structure at the genus level of fungi. SOC represents organic carbon; TN represents total nitrogen; MBC represents microbial carbon; MBN represents microbial nitrogen; BD represents bulk density; SWC represents soil water content; PH represents pH value; TP represents total phosphorus. Red arrows indicate soil physical and chemical factors, big red dots indicate community species with high microbial abundance, and small red dots indicate community species with low microbial abundance.

两变量集呈正相关。细菌属水平 MBN、MBC、SWC 的射线较长,表明其对细菌属水平群落结构影响较大。*Bryobacter*、RB41、H16、 $\delta$ -变形菌属投影在 SWC、SOC、TN、MBC 射线的正方向,表明两变量集呈正相关。PAUC26f、*Altererythrobacter*、*Urania-1B-19*、*Bacterium* 等菌属投影在 TP、pH、BD、MBN 射线的正方向,表明两变量集呈正相关, *Thiobacillus*、*Sulfuricurvum* 投影在其负方向,表明二者呈负相关。真菌门水平 BD、SWC 的射线较长,表明其对真菌门水平群落结构影响较大。子囊菌门、隐霉菌门、新丽鞭毛菌门、隐真菌门投影在 MBC、SOC、SWC、TN 射线的正方向;而壶菌门、油壶菌门、被孢菌门、虫菌门、担子菌门、球囊菌门投影在 BD、TP、MBN、MBC、pH 射线的正方向,表明这 4 对变量集呈正相关。真菌属水平 MBN、MBC、SOC 的射线较长,表明其对真菌属水平结构影响较大。*Naganishia*、*Mortierella*、*Funneliformis* 菌属投影在 MBN、BD、pH、TP 射线的正方向, *Acremonium*、*Ceratobasidium* 菌属投影在 MBC、TN、SOC 正方向, *Fusarium*、*Mycosphaerella*、*Metarhizium* 菌属投影在 SWC、SOC、TN 的正方向,表明这几对变量集呈正相关。

### 3 讨论

#### 3.1 不同逆行演替阶段下高寒湿地微生物多样性变化

在本研究中,草甸区的土壤细菌和真菌群落多样性显著低于沼泽区和沼泽化草甸区,表明干旱区高寒湿地从沼泽至草甸的演替进程改变了土壤细菌和真菌的群落构成,降低了该系统微生物生态环境的稳定性,这与邵颖等<sup>[17]</sup>的研究结果相一致。其他学者对我国多处高寒湿

地土壤微生物群落调查发现,变形菌门、放线菌门、酸杆菌门、拟杆菌门、芽单胞菌门、硝化螺旋菌门和厚壁菌门是高寒湿地的细菌主要群类,子囊菌门、担子菌门、是真菌主要群类,本研究中的主要微生物类群与上述研究基本一致<sup>[17-22]</sup>,说明高寒湿地生态系统的微生物类群构成具有一定的相似性<sup>[23]</sup>。其中变形菌门和芽单胞菌门在巴音布鲁克高寒湿地土壤细菌群落中为优势菌群,也是随逆行演替发生变化较大的类群,变形菌门群落占比从沼泽区的 44.9%下降至草甸区的 24.8%,芽单胞菌门从沼泽区的 2.72%增加至草甸区的 25.7%。说明变形菌门对资源丰富的富营养环境有一定偏好性,芽单胞菌门与之相反,对资源贫瘠的寡营养环境有偏好性<sup>[24]</sup>。放线菌门和芽单胞菌门的变化趋势相同,从常年积水的沼泽区占比 5.44%增加至较为干旱的草甸区的 14.77%,其原因可能是作为革兰氏阳性菌的放线菌细胞壁主要由肽聚糖、磷酸盐等组成,较为坚韧,能够适应干旱环境<sup>[24]</sup>。促进碳循环的酸杆菌门和参与亚硝酸盐氧化的硝化螺旋菌门在逆行演替进程中的占比变化同土壤总有机碳和总氮含量的变化相吻合。

真菌亚群落中子囊菌门为优势菌门,其占比随演替序列呈降低趋势,这是由于其为腐生营养型,偏好高有机质环境,而随着演替发生,土壤有机碳减少,矿化作用增加,从而导致子囊菌门的急剧降低。担子菌门和被孢霉门以及球囊菌门呈增加的趋势,这是因为担子菌门对难分解碳的利用能力较强,对低养分环境的适应能力比较强<sup>[25]</sup>。被孢霉门喜欢通气性较好的土壤条件,能分解木质素、纤维素和半纤维素,并利用土壤中的多糖类物质进行生长代谢<sup>[26]</sup>,进而归还至土壤有机质库、补偿因逆行演替而流失的养分。在没有水体流动干扰的草甸区,

球囊菌门能够更好地在根系附着形成丛枝菌根以提高植物对养分的吸收<sup>[27]</sup>。

虽然细菌高于真菌，但随着逆行演替的发生，真菌多样性指数的下降比率快于细菌，这说明高寒湿地演替对真菌微生物的影响较大，可能会导致其恢复至稳定结构所需的时间更久。

### 3.2 土壤理化性质对湿地微生物多样性的影响

干旱区高寒湿地逆行演替由气候变化和冻土消融引起，再叠加过度放牧，进而加剧了此进程。土壤水分减少是其最直观的表现，也是造成土壤理化性质变化的主要驱动因子，但本研究中土壤有机碳、总氮并没有像土壤相对含水量一样表现出逐渐降低的线性变化，而是和地上生物量、植被盖度一样表现出“M”型变化(表 1)，这即是干旱区高寒湿地有别于平原湿地的沼泽区生产力最大的特点。我国西北干旱区的高寒湿地植物生长季极短(5–8 月)，其中季节性淹水的沼泽化草甸，多数湿生和中生植物能够在此生存(表 1)，为抵御地表径流而形成地草根层和凋亡后形成地枯落物归还到土壤中，又因低温致使有机碳能够被其大量固持，因此具有最高的生产力和生物物种多样性。

土壤理化性质是影响土壤微生物群落结构变化的直接因子，多数研究发现土壤微生物多样性主要受 pH、有机碳、全氮、含水量和容重等因素影响。本研究 RDA 分析表明，SOC、TN、SWC 和 MBC 与大部分优势菌门呈显著正相关( $P < 0.05$ )，这与王艳发等<sup>[28]</sup>的研究结果基本一致。高寒湿地逆行演替致使土壤容重增大(表 2)，高容重会降低土壤孔隙度、改变通气状况，进而直接对土壤微生物的微生物环境产生影响，伴随含水量下降，土壤含氧量增加，有机碳矿化作用增强，继而对土壤微生物活动尤其是碳循环产生影响<sup>[29-30]</sup>。多数研究表明<sup>[31]</sup>，土壤有机碳的

变化与微生物变化密切相关，通常土壤有机碳含量越高，土壤微生物丰度越高，这与本研究中的发现一致，如酸杆菌门随演替序列的变化趋势与有机碳含量变化极度耦合。因此土壤有机碳含量较高的沼泽化草甸区能够给予微生物更多的养分，招募更多微生物定殖，从而促进微生物生长发育，提高物质循环速率<sup>[32]</sup>。而随着高寒湿地演替至草甸阶段，土壤中的含水量降低(表 2)，养分匮乏，仅能满足植物生长所需，阻碍了多数微生物的养分获取，从而影响其生长发育和繁殖，导致多样性降低。

故而高寒沼泽湿地的细菌和真菌中绝大部分菌属与碳氮循环功能有关，在本研究中随演替发生，细菌和真菌相对丰度在逐渐减少，但各优势菌群对土壤主要理化性质的响应存在差异性，可能的原因是随着逆行演替发生，土壤有机碳和全氮虽整体水平下降，但作为补偿效应，土壤 C/N 比例在逐步升高，促使土壤微生物活动更加频繁，加速有机碳分解<sup>[33]</sup>，进而能够招募被孢霉门、球囊菌门等能够促进碳氮循环的功能微生物类群。

总体来说高寒湿地逆行演替下土壤微生物群落结构差异明显，演替频繁，证明了微生物群落对环境变化的响应是迅速的，也体现出不同的微生物类群在应对湿地土壤理化性质具有不同的生存策略<sup>[34]</sup>。本研究对高寒湿地逆行演替过程中微生物群落的结构和多样性演变特征进行了定量化研究，今后还需进一步从“植物群落-湿地土壤-土壤微生物功能”的视野去解析微生物群落对逆行演替的响应机制。

## 4 结论

高寒湿地逆行演替对微生物群落产生了影响，并且对真菌亚群落多样性的影响强于细菌亚群落。高寒湿地演替致使细菌亚群落、真菌

亚群落由富营养型为主的类群演变为寡营养型为主的类群。作为抵抗高寒湿地逆行演替的补偿机制, 演替区寡营养型类群中能够提高有机质归还效率以及能与植物共生提高其养分利用率的功能类群在迅速增加。

## 参考文献

- [1] LIU YW, XU-RI, XU XL, WEI D, WANG YH, WANG YS. Plant and soil responses of an alpine steppe on the Tibetan Plateau to multi-level nitrogen addition[J]. *Plant and Soil*, 2013, 373(1): 515-529.
- [2] MA K, ZHANG Y, ANG S. Spatial distribution of soil organic carbon in the Zoige alpine wetland, northeastern Qinghai-Tibet Plateau[J]. *CATENA*, 2016, 144: 102-108.
- [3] WU PF, ZHANG HZ, CUI LW, WICKINGS K, FU SL, WANG CT. Impacts of alpine wetland degradation on the composition, diversity and trophic structure of soil nematodes on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 837.
- [4] 刘永红, 房保柱, 高磊, 李丽, 王爽, 蒋宏忱, 李文均. 巴里坤盐湖退化区土壤微生物群落结构及生态功能分析[J]. *微生物学报*, 2022, 62(6): 2053-2073.  
LIU YH, FANG BZ, GAO L, LI L, WANG S, JIANG HC, LI WJ. Community structure and ecological functions of soil microorganisms in the degraded area of Barkol Lake[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(6): 2053-2073 (in Chinese).
- [5] 刘峰, 高云芳, 李秀启. 我国湿地退化研究概况[J]. *长江大学学报(自然科学版)*, 2020, 17(5): 84-89, 8.  
LIU F, GAO YF, LI XQ. The research survey of wetland degradation in China[J]. *Journal of Yangtze University (Natural Science Edition)*, 2020, 17(5): 84-89, 8 (in Chinese).
- [6] LOVETT GM, REINERS WA, OLSON RK. Cloud droplet deposition in subalpine balsam fir forests: hydrological and chemical inputs[J]. *Science*, 1982, 218(4579): 1303-1304.
- [7] FEENEY DS, CRAWFORD JW, DANIELL T, HALLETT PD, NUNAN N, RITZ K, RIVERS M, YOUNG IM. Three-dimensional microorganization of the soil-root-microbe system[J]. *Microbial Ecology*, 2006, 52(1): 151-158.
- [8] 林春英, 李希来, 张玉欣, 孙华方, 李成一, 金立群, 杨鑫光, 刘凯. 黄河源区高寒沼泽湿地土壤微生物群落结构对不同退化的响应[J]. *环境科学*, 2021, 42(8): 3971-3984.  
LIN CY, LI XL, ZHANG YX, SUN HF, LI CY, JIN LQ, YANG XG, LIU K. Responses of different degradation stages of alpine wetland on soil microbial community in the Yellow River source zone[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(8): 3971-3984 (in Chinese).
- [9] 李飞, 刘振恒, 贾甜华, 李珊珊, 白彦福, 郭灿灿, 王惟惟, 孔猛, 张涛, Iqbal Awais, 周华坤, 贾宇, 尚占环. 高寒湿地和草甸退化及恢复对土壤微生物碳代谢功能多样性的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(17): 6006-6015.  
LI F, LIU ZH, JIA TH, LI SS, BAI YF, GUO CC, WANG WW, KONG M, ZHANG T, IQBAL A, ZHOU HK, JIA Y, SHANG ZH. Functional diversity of soil microbial community carbon metabolism with the degradation and restoration of alpine wetlands and meadows[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(17): 6006-6015 (in Chinese).
- [10] 段鹏, 张永超, 王金贵, 王婷, 赵之重. 青藏高原高寒湿地退化过程中土壤微生物群落功能多样性特征[J]. *草地学报*, 2020, 28(3): 759-767.  
DUAN P, ZHANG YC, WANG JG, WANG T, ZHAO ZZ. Functional diversity of soil microbial communities during degradation of alpine wetlands in Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(3): 759-767 (in Chinese).
- [11] LI XL, XUE ZP, GAO J. Dynamic changes of plateau wetlands in Madou County, the Yellow River source zone of China: 1990–2013[J]. *Wetlands*, 2016, 36(2): 299-310.
- [12] 林春英, 李希来, 李红梅, 孙海松, 韩辉邦, 王启花, 金立群, 孙华方. 不同退化高寒沼泽湿地土壤碳氮和贮量分布特征[J]. *草地学报*, 2019, 27(4): 805-816.  
LIN CY, LI XL, LI HM, SUN HS, HAN HB, WANG QH, JIN LQ, SUN HF. Distribution and storage of soil organic carbon and nitrogen in alpine wetland under different degradation succession[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(4): 805-816 (in Chinese).
- [13] CHMURA GL, ANISFELD SC, CAHOON DR, LYNCH JC. Global carbon sequestration in tidal, saline wetland soils[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, 17(4): 55-63.
- [14] 蔡立佳, 徐永刚, 宇万太, 胡宝柱, 吴亚西. 下辽河平原杨树连栽对土壤养分、微生物生物量和酶活性的影响[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(2): 337-343.  
CAI LJ, XU YG, YU WT, HU BZ, WU YX. Effects of continuous planting poplar on the soil nutrient contents,



- microbial biomass, and enzyme activities in lower reaches of Liaohe River Plain, Northeast China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(2): 337-343 (in Chinese).
- [15] WANG Y, SHENG HF, HE Y, WU JY, JIANG YX, TAM NFY, ZHOU HW. Comparison of the levels of bacterial diversity in freshwater, intertidal wetland, and marine sediments by using millions of illumina tags[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(23): 8264-8271.
- [16] KÖLJALG U, NILSSON RH, ABARENKOV K, TEDERSOO L, TAYLOR AFS, BAHRAM M, BATES ST, BRUNS TD, BENGTSSON-PALME J, CALLAGHAN TM, DOUGLAS B, DRENKHAN T, EBERHARDT U, DUEÑAS M, GREBENC T, GRIFFITH GW, HARTMANN M, KIRK PM, KOHOUT P, LARSSON E, et al. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi[J]. *Molecular Ecology*, 2013, 22(21): 5271-5277.
- [17] 徐润宏, 谭梅, 刘泽华, 朱锦福. 高寒湿地土壤微生物区系组成对氮添加的响应[J]. *生态科学*, 2022, 41(1): 120-128.
- XU RH, TAN M, LIU ZH, ZHU JF. Response of microbial flora to nitrogen addition in alpine wetlands[J]. *Ecological Science*, 2022, 41(1): 120-128 (in Chinese).
- [18] 邵颖, 曹四平, 刘长海, 罗梦娇. 基于高通量测序的南泥湾湿地土壤细菌多样性分析[J]. *干旱区资源与环境*, 2019, 33(2): 158-163.
- SHAO Y, CAO SP, LIU CH, LUO MJ. Bacterial diversity in soils of Nanniwan wetland based on high-throughput sequencing[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2019, 33(2): 158-163 (in Chinese).
- [19] XU SQ, WANG YD, GUO CC, ZHANG ZG, SHANG YT, CHEN Q, WANG ZL. Comparison of microbial community composition and diversity in native coastal wetlands and wetlands that have undergone long-term agricultural reclamation[J]. *Wetlands*, 2017, 37(1): 99-108.
- [20] 赵萌, 印春生, 厉成伟, 钟胜财, 于克锋, 方淑波. MiSeq 测序分析围垦后海三棱藨草湿地土壤微生物群落多样性的季节变化[J]. *上海海洋大学学报*, 2018, 27(5): 718-727.
- ZHAO M, YIN CS, LI CW, ZHONG SC, YU KF, FANG SB. Using MiSeq sequencing to analyze seasonal soil microbial community dynamics in reclaimed *Scirpus mariqueter* coastal wetlands[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2018, 27(5): 718-727 (in Chinese).
- [21] 王鹏, 陈波, 张华. 基于高通量测序的鄱阳湖典型湿地土壤细菌群落特征分析[J]. *生态学报*, 2017, 37(5): 1650-1658.
- WANG P, CHEN B, ZHANG H. High throughput sequencing analysis of bacterial communities in soils of a typical Poyang Lake wetland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(5): 1650-1658 (in Chinese).
- [22] 尹晓雷, 陈桂香, 王纯, 王晓彤, 阳祥, 王维奇. 互花米草入侵对河口湿地土壤真菌群落结构及多样性影响[J]. *环境科学学报*, 2020, 40(6): 2186-2194.
- YIN XL, CHEN GX, WANG C, WANG XT, YANG X, WANG WQ. Effects of *Spartina alterniflora* invasion on soil fungi community structure and diversity in estuarine wetland[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2020, 40(6): 2186-2194 (in Chinese).
- [23] 宣丽霞, 戴文芳, 郁维娜, 周素明, 欧昌荣, 熊金波. 有机污染物对杭州湾海域浮游细菌群落的影响[J]. *环境科学*, 2018, 39(8): 3640-3648.
- XUAN LX, DAI WF, YU WN, ZHOU SM, OU CR, XIONG JB. Effects of organic pollutants on the bacterioplankton community in Hangzhou Bay[J]. *Environmental Science*, 2018, 39(8): 3640-3648 (in Chinese).
- [24] ZHENG CY, WANG GH, LIU JJ, SONG CC, GAO HX, LIU XB. Characterization of the major capsid genes (g23) of T4-type bacteriophages in the wetlands of Northeast China[J]. *Microbial Ecology*, 2013, 65(3): 616-625.
- [25] MA AZ, ZHUANG XL, WU JM. *Ascomycota* members dominate fungal communities during strawresidue decomposition in arable soil[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66146.
- [26] 陈力力, 刘金, 李梦丹, 张立钊, 邹应斌, 黄敏. 水稻-油菜双序列复种免耕、翻耕土壤真菌多样性[J]. *激光生物学报*, 2018, 27(1): 60-68, 59.
- CHEN LL, LIU J, LI MD, ZHANG LZ, ZOU YB, HUANG M. Diversity of filamentous fungus community in paddy fields with different tillage methods[J]. *Acta Laser Biology Sinica*, 2018, 27(1): 60-68, 59 (in Chinese).
- [27] 张胜男, 闫德仁, 黄海广, 胡小龙. 短期封育对科尔沁沙地榆树疏林土壤微生物群落结构的影响[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(9): 2860-2867.
- ZHANG SN, YAN DR, HUANG HG, HU XL. Effects of short-term fencing on soil microbial community structure in *Ulmus pumila* scattered woodland of

- Horqin Sandy Land[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(9): 2860-2867 (in Chinese).
- [28] 王艳发, 魏士平, 崔鸿鹏, 苏新, 祝有海, 卢振权, 胡非, 李来鹏, 张帅, 刘晖. 青藏高原冻土区土壤垂直剖面中微生物的分布与多样性[J]. 微生物学通报, 2016, 43(9): 1902-1917.  
WANG YF, WEI SP, CUI HP, SU X, ZHU YH, LU ZQ, HU F, LI LP, ZHANG S, LIU H. Distribution and diversity of microbial community along a vertical permafrost profile, Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Microbiology China, 2016, 43(9): 1902-1917 (in Chinese).
- [29] 徐飞, 蔡体久, 杨雪, 琚存勇, 唐庆明. 三江平原沼泽湿地垦殖及自然恢复对土壤细菌群落多样性的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(22): 7412-7421.  
XU F, CAI TJ, YANG X, JU CY, TANG QM. Effect of cultivation and natural restoration on soil bacterial community diversity in marshland in the Sanjiang Plain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(22): 7412-7421 (in Chinese).
- [30] 文东新, 杨宁, 杨满元. 衡阳紫色土丘陵坡地植被恢复对土壤微生物功能多样性的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(8): 2645-2654.  
WEN DX, YANG N, YANG MY. Effects of re-vegetation on soil microbial functional diversity in purple soils at different revegetation stages on sloping-land in Hengyang, Hunan Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(8): 2645-2654 (in Chinese).
- [31] HU YJ, XIANG D, CHEN FL, CHEN YL, HAO ZP, ZHANG X, CHEN BD. Soil organic carbon and soil structure are driving microbial abundance and community composition across the arid and semi-arid grasslands in northern China[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 77: 51-57.
- [32] 左平, 欧志吉, 姜启昊, 刘明. 江苏盐城原生滨海湿地土壤中的微生物群落功能多样性分析[J]. 南京大学学报(自然科学), 2014, 50(5): 715-722.  
ZUO P, OU ZJ, JIANG QW, LIU M. Function diversity of soil microbial communities in original coastal wetlands, Yancheng, Jiangsu Province[J]. Journal of Nanjing University (Natural Sciences), 2014, 50(5): 715-722 (in Chinese).
- [33] 李振灵, 丁彦礼, 白少元, 李雪芬, 游少鸿, 解庆林. 潜流人工湿地基质结构与微生物群落特征的相关性[J]. 环境科学, 2017, 38(9): 3713-3720.  
LI ZL, DING YL, BAI SY, LI XF, YOU SH, XIE QL. Correlations between substrate structure and microbial community in subsurface flow constructed wetlands[J]. Environmental Science, 2017, 38(9): 3713-3720 (in Chinese).
- [34] DOLEŽAL J, YAKUBOV V, HARA T. Plant diversity changes and succession along resource availability and disturbance gradients in Kamchatka[J]. Plant Ecology, 2013, 214(3): 477-488.