



# 碧塔海湿地不同水分梯度下土壤真菌群落结构及功能类群研究

刘会会<sup>1,2</sup>, 喻庆国<sup>1,2\*</sup>, 王行<sup>1,2</sup>, 李丽萍<sup>1,2</sup>, 张萌<sup>1,2</sup>, 李潇<sup>1,2</sup>, 张仲富<sup>1,2</sup>

1 西南林业大学湿地学院, 国家高原湿地研究中心, 云南 昆明 650224

2 云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室, 云南 昆明 650224

刘会会, 喻庆国, 王行, 李丽萍, 张萌, 李潇, 张仲富. 碧塔海湿地不同水分梯度下土壤真菌群落结构及功能类群研究. 微生物学报, 2022, 62(8): 3007–3023.

Liu Huihui, Yu Qingguo, Wang Hang, Li Liping, Zhang Meng, Li Xiao, Zhang Zhongfu. Soil fungal community structure and functional groups under different moisture gradients in Bitahai Wetland, Southwest China. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(8): 3007–3023.

**摘要:**【目的】通过对碧塔海湿地不同水分梯度下土壤真菌群落结构及功能类群的分析, 以期对湿地资源管理和生态恢复提供参考。【方法】选择滇西北碧塔海湿地不同水分梯度下的土壤, 包括常年淹水的沼泽湿地(swamp wetland, SW)、季节性淹水的沼泽化草甸(swamp meadow, SM)和无淹水的草甸(meadow, M), 利用 Illumina 高通量测序和 FUNGuild 比较分析不同水分梯度下土壤真菌群落结构和功能类群, 并探究环境因子对真菌群落的影响。【结果】碧塔海湿地土壤真菌  $\alpha$  多样性在不同水分梯度上无显著差异。非度量多维尺度分析和相似性分析表明真菌  $\beta$  多样性在不同水分梯度上存在显著的差异( $R=0.501$ ,  $P=0.001$ )。碧塔海湿地中真菌优势门为子囊菌门、担子菌门、隐菌门和被孢霉门。在不同水分梯度上担子菌门、被孢霉门和隐菌门丰度存在显著差异( $P<0.05$ )。优势科为火丝菌科、被孢霉科、古生菌科和珊瑚菌科( $P<0.05$ )。相关分析显示, 土壤 pH、总氮、硝态氮、铵态氮、铁、钾、蔗糖酶和植物 PCoA1 与真菌  $\alpha$  多样性呈显著相关( $P<0.05$ )。冗余分析和相关性热图分析结果表明, 含水率、铵态氮、脲酶、植物 Shannon 指数是驱动真菌  $\beta$  多样性变化的关键环境因子( $P<0.05$ )。此外, 方差分解结果显示真菌群落不仅受到单一环境条件的影响, 同时受到各环境因子之间共同作用的影响, 特别是土壤环境因子和植物群落的共同作用。碧塔海湿地土壤真菌功能营养型以腐生营养型和腐生-共生过渡型为主; 沼泽湿地以内生-植物病

**基金项目:** 国家自然科学基金(41877346); 云南省基础研究计划(2019FB036)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (41877346) and by the Yunnan Fundamental Research Projects (2019FB036)

\*Corresponding author. E-mail: 1170548030@qq.com

Received: 24 November 2021; Revised: 13 March 2022; Published online: 24 March 2022

原菌为主要优势类群，沼泽化草甸和草甸均以未定义腐生菌为主要优势类群；随着水分减少，病原-腐生-共生过渡型真菌增加，功能类群表现出更高的复杂性。【结论】水分梯度的变化影响碧塔海湿地土壤真菌结构和功能类群，其土壤真菌多样性和组成受多重环境因子的影响，环境因子对真菌多样性以及在门分类水平上的影响具有一定的差异性。

关键词：真菌群落；功能预测；植物群落；土壤酶；Illumina 高通量测序

## Soil fungal community structure and functional groups under different moisture gradients in Bitahai Wetland, Southwest China

LIU Huihui<sup>1,2</sup>, YU Qingguo<sup>1,2\*</sup>, WANG Hang<sup>1,2</sup>, LI Liping<sup>1,2</sup>, ZHANG Meng<sup>1,2</sup>, LI Xiao<sup>1,2</sup>, ZHANG Zhongfu<sup>1,2</sup>

1 College of Wetlands, National Plateau Wetlands Research Center, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China

2 Yunnan Key Laboratory of Plateau Wetland Conservation, Restoration and Ecological Services, Kunming 650224, Yunnan, China

**Abstract:** [Objective] This study aims to analyze the fungal community structure and functional groups under different moisture conditions in Bitahai Wetland, which is expected to serve as a reference for wetland resource management and ecological restoration. [Methods] Perennially submerged swamp wetland (SW), seasonally submerged swamp meadow (SM), and non-submerged meadow (M) in Bitahai Wetland, Southwest China were investigated. Based on Illumina high-throughput sequencing and FUNGuild, the soil fungal community structure and functional groups of the three types were analyzed and compared, and the influence of key environmental factors on the fungal community was probed. [Results] The alpha diversity of soil fungi showed no significant difference among SW, SM, and M. Non-metric multidimensional scaling and similarity analysis suggested that beta diversity was significantly different among the moisture gradients ( $R=0.501$ ,  $P=0.001$ ). Bitahai Wetland was dominated by *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Rozellomycota*, and *Mortierellomycota*. The abundance of *Basidiomycota*, *Rozellomycota*, and *Mortierellomycota* varied significantly across different moisture gradients ( $P<0.05$ ). *Pyronemataceae*, *Mortierellaceae*, *Archaeorhizomycetaceae*, and *Clavariaceae* were the dominant soil fungal families ( $P<0.05$ ). Correlation analysis indicated that soil pH, total nitrogen, nitrate nitrogen, ammonium nitrogen, iron, potassium, and sucrose, and plant PCoA1 were in positive correlation with alpha diversity of soil fungi ( $P<0.05$ ). Redundancy analysis and heat map analysis showed that soil water content, ammonium nitrogen, urease, and plant Shannon index were the main causes of beta diversity variation ( $P<0.05$ ). Variance partitioning showed that the fungal community was affected by both single environmental factors and the interaction among various environmental factors, especially the interaction of soil factors and plant community. The trophic types of soil fungi in the Bitahai Wetland were mainly saprotroph and saprotroph-symbiotroph. SW was dominated by endophytic-phytopathogenic fungi, and SM and M by undefined saprophytes. As the

moisture decreased, pathotroph-saprotroph-symbiotroph increased and functional groups showed higher complexity. **[Conclusion]** Moisture influences the structure and functional groups of soil fungi in the Bitahai Wetland, and its soil fungal diversity and composition are influenced by multiple environmental factors. The influence of environmental factors on fungal diversity and fungal phyla is different.

**Keywords:** fungal community; function prediction; plant community; soil enzyme; Illumina high-throughput sequencing

土壤微生物作为土壤中重要的分解者, 在腐殖质形成、养分循环、稳定土壤结构和理化性质、提高土壤肥力等方面具有重要作用<sup>[1]</sup>。此外, 其组成和多样性对环境变化具有较高的敏感性, 且具备经济有效性、可检测性等特点, 通常作为监测土壤质量及生态系统状况的重要指标<sup>[2]</sup>。生活于土壤中的微生物容易受到外部环境扰动, 环境改变可能造成土壤微生物群落及其功能的失衡和紊乱, 进而危害土壤生态系统健康<sup>[3]</sup>, 因此充分认识微生物群落结构和功能特征对土壤生态系统的健康和稳定具有重要作用。

水是湿地生态系统发育演化与维持的重要因子, 而水文变化是影响湿地生态系统中微生物群落组成及功能变化的重要因素<sup>[4]</sup>。有研究表明, 持续淹水会降低土壤总微生物、好氧细菌、革兰氏阳性细菌和革兰氏阴性细菌生物量, 并改变微生物群落结构<sup>[5-6]</sup>, 在若尔盖高寒湿地土壤真菌群落结构的研究中发现, 真菌丰富度指数和 Shannon 多样性指数均随水分增加呈明显的上升趋势<sup>[7]</sup>。由此可见, 土壤水分条件强烈影响着土壤中微生物生物量、多样性和群落结构。真菌是除细菌外最大的微生物类群, 对生态系统有着同样重要的作用<sup>[8]</sup>。目前, 关于湿地水分梯度下土壤真菌群落多集中在干湿土壤条件<sup>[9]</sup>、积水条件和干湿季节<sup>[10]</sup>变化对湿地真菌群落多样性和组成的影响, 而对不同水分梯度下植物与微生物的关系以及真菌生态功能类群鲜少报道。FUNGuild 是一个进行真菌功能对比的数据库, 能将高通量测序获得的真菌基

因序列信息与真菌的生态功能联系起来, 对真菌的营养类型进行鉴定并进行具体的功能分类<sup>[11]</sup>。因此, 采用高通量测序结合 FUNGuild 功能预测研究湿地生态系统中不同水分梯度下土壤真菌群落结构和功能, 有助于更好地认识真菌在湿地生态系统中的作用和功能, 对湿地生态系统的保护具有重要现实指导意义。

为研究湿地生态系统中不同水分梯度下土壤真菌群落结构和功能, 选择滇西北高原上的碧塔海湿地作为研究地开展研究。碧塔海湿地位于云南省西北部, 处于青藏高原向云贵高原的过渡区, 是青藏高原生态屏障的重要组成部分, 又是全球生物多样性热点地区之一<sup>[12]</sup>, 由于受到人为干扰较少, 其自然地理结构和自然景观基本保持原始状态, 是进行高原湿地科学研究的理想实验地。本课题组前期对碧塔海湿地细菌群落进行了研究, 发现碧塔海湿地中的细菌群落结构同时受到植被、土壤环境和空间结构的共同制约<sup>[13]</sup>。而关于碧塔海湿地真菌群落特征及影响因素目前尚未清楚, 因此本研究选择碧塔海湿地中常年淹水的沼泽湿地(SW)、季节性淹水的沼泽化草甸(SM)和地表无淹水的草甸(M)进行研究, 利用高通量测序技术测定土壤真菌群落结构, 进行不同水分梯度下土壤真菌群落结构组成特征分析及功能预测, 同时对土壤环境因子、植物多样性、空间结构与真菌群落之间的关系进行分析, 旨在揭示湿地生态系统中不同水分梯度下土壤真菌群落结构和功能特征, 找出影响真菌群落结构的关键环境因子, 从而更好

地维护高原湿地生态系统的平衡与稳定。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区概况

云南碧塔海湿地位于云南省香格里拉市，地处东经  $99^{\circ}54'23''$ – $100^{\circ}08'59''$  和北纬  $27^{\circ}46'35''$ – $27^{\circ}57'25''$ ，平均海拔为 3 560 m，从所处经纬度看属于中亚热带气候区，但该地区海拔高导致气温常年较低，具有高寒山地气候特征，相比高纬度高寒地区的高寒山地又较为温和，年均温为  $5$ – $8$   $^{\circ}\text{C}$ ，最热月平均气温为  $13.2$   $^{\circ}\text{C}$ ，最冷月均温为  $-3.8$   $^{\circ}\text{C}$ ，平均年降水量为  $631.7$  mm<sup>[14]</sup>。碧塔海湖泊周围有大面积原始且保存完整的寒温性针叶林，为湿地提供了充沛的水源，孕育了特殊的低纬度高海拔湿地，在高原湿地保护中具有重要的意义。本文选择了碧塔海湖泊南岸一块典型且人为干扰较少的湿地作为研究区，从北部碧塔海湖水边到南部面山森林边呈现明显的纵向水分梯度格局，研

究区西南部是地势最高的地段，从湖边挺水植物区到东部、西部和南部面山森林边，形成了常年淹水、季节性淹水和地表无淹水一系列的水分梯度。

### 1.2 实验设计与样品采集

2019 年 8 月份在研究区选取常年淹水的沼泽湿地(SW)、季节性淹水(采样时少量淹水)的沼泽化草甸(SM)和地表无淹水的草甸(M)这 3 种水分梯度进行研究。每个水分梯度布设 6 个样方，累计布设 18 个投影面积为  $2\text{ m}\times 2\text{ m}$  的样方，采样点空间分布见图 1。调查时记录每个样方内植物物种、盖度和高度，用五点采样法采集样方内表层  $0$ – $20$  cm 的土壤约  $500$  g 进行均匀混合，从混匀的土壤中用无菌样品勺取出部分土壤，剔除植物根系和大块石砾后取约  $5$  g 土壤装入  $5$  mL 无菌离心管，之后将样品保存到液氮中带回实验室保存于  $-80$   $^{\circ}\text{C}$  低温冰箱，用于土壤微生物 DNA 提取，剩余土壤放置在盛有冰袋的保温箱中临时保鲜，带回实验室后将样

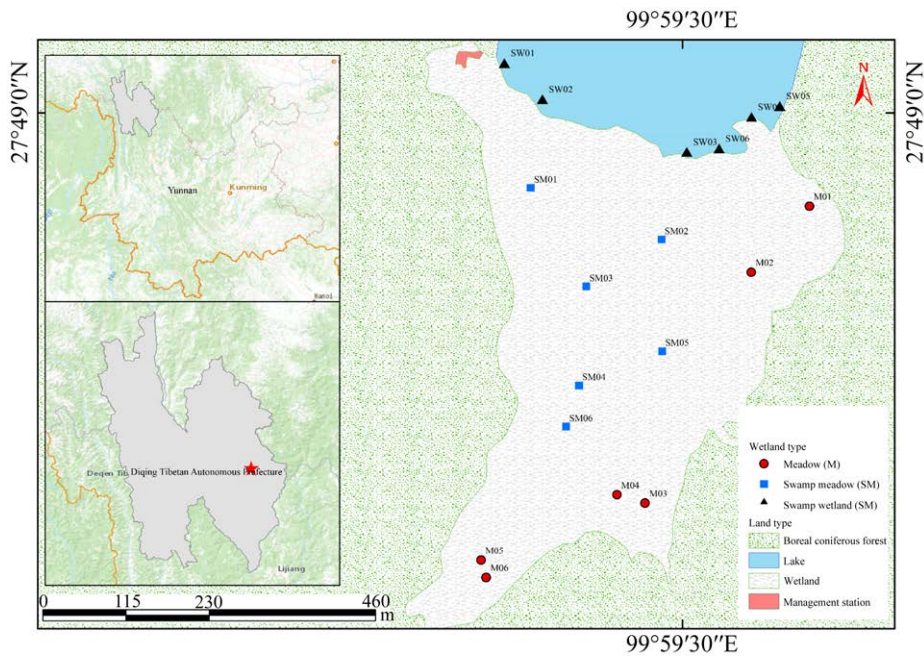


图 1 采样点的空间分布

Figure 1 Spatial distribution of the sampling points.

品分为 2 份, 一份保存于 4 °C 冰箱中, 用于酶活性、硝态氮、铵态氮的测定, 另一份自然风干研磨后, 测定其他理化指标。

### 1.3 测定指标与方法

#### 1.3.1 土壤环境因子测定

土壤理化性质参照文献[15]中的方法进行测定, 其中土壤含水率(soil moisture content, SWC)用烘干称重法测定(105 °C, 24 h); pH (potential of hydrogen)按土:水=1:2.5 比例浸提后, 用 pH 计电位法测定; 总有机碳(total organic carbon, TOC)采用总有机碳分析仪(Vario TOC)测定; 总氮(total nitrogen, TN)和总磷(total phosphorus, TP)使用消解仪(SPH620)消解处理后, 采用连续流动分析仪(SEAL AA3)测定; 硝态氮(nitrate nitrogen,  $\text{NO}_3^-$ -N)和铵态氮(ammonium nitrogen,  $\text{NH}_4^+$ -N)以氯化钾溶液为浸提液, 振荡离心后取上清液用连续流动分析仪(SEAL AA3)测定; 钙(calcium, Ca)、铁(ferrum, Fe)、钾(kalium, K)、锰(manganese, Mn)和硫(sulphur, S)采用微波消解仪(Multiwave PRO)消解处理后, 用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES)测定。土壤酶活性参照文献[16]中的方法进行测定, 其中脲酶(urease, Ure)采用苯酚钠—次氯酸钠比色法测定, 蔗糖酶(sucrase, Suc)采用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定, 过氧化氢酶(catalase, Cat)采用高锰酸钾滴定法测定。

#### 1.3.2 真菌 DNA 提取及 PCR 扩增

真菌 DNA 测序样品解冻后用无菌筛去除杂质和动植物残体, 混合均匀后称取约 300–500 mg 土样进行总 DNA 提取。使用 Ezup 柱式 DNA 试剂盒(产品编号 B 518263)进行土壤微生物总 DNA 提取, 采用引物 1737-F (5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3')和 2043-R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')对 ITS1 rRNA 基因的 ITS1

区进行扩增<sup>[17]</sup>。用 NEXTFLEX Rapid DNA-Seq Kit 进行建库, 使用 Illumina-MiSeq 高通量测序平台(上海美吉生物医药科技有限公司)进行测序。采用 RDP classifier 贝叶斯算法对 97%相似水平的 OTU 代表序列进行分类学分析, 得到样本 OTU 对应的物种分类信息。文中的序列数据已经递交到了国家微生物科学数据中心, 序列号为 NMDC10018001。

#### 1.4 数据处理

数据处理和分析使用 Excel (2010)、SPSS (25.0)和 R (3.6.2)完成。计算植物群落丰富度和多样性,  $\alpha$  多样性采用 Shannon 指数、Chao1 指数, 计算主坐标轴分析(principal coordinates analysis, PCoA)的第一轴(PCoA1)和第二轴(PCoA2)得分作为植物群落的  $\beta$  多样性。空间结构变量使用基于距离的莫兰特征向量(distance-based Moran's eigenvector maps, dbMEM)表示(文中用 MEM 表示)。采用非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)研究土壤真菌群落之间的相似性或相异性, 采用相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM)检验不同水分梯度下土壤真菌群落差异性。采用皮尔逊相关性分析以及采用单因素方差分析和 Duncan 多重比较分析进行显著性差异分析。采用冗余分析(redundancy analysis, RDA)评价真菌群落结构与环境变量之间的相关性。在 RDA 分析前, 使用 Bioenv 分析对所有环境变量进行前选择, 选择最佳变量组合进行下一步分析。使用相关性热图(heatmap)分析土壤真菌在丰度前 15 优势门与筛选后主要环境因子的相关性及其显著性。采用方差分解(variance partitioning analysis, VPA)方法分析土壤环境因子、植物多样性、空间结构对真菌群落结构变化的解释贡献度。使用 FUNGuild 分析碧塔海湿地土壤的真菌群落功能。

## 2 结果与分析

### 2.1 碧塔海湿地土壤环境因子、空间结构与植物群落特征

对不同水分梯度土壤因子进行单因素方差

分析。由表 1 可知, 基于距离的莫兰特征向量的空间结构变量(MEM1 和 MEM2)在不同水分梯度存在显著差异( $P<0.05$ ); 含水率、总氮、总有机碳、微量元素(钙、铁、钾、锰、硫)和脲酶等土壤环境因子在不同水分梯度下也存在显著

表 1 不同水分梯度土壤环境因素与植物群落特征

Table 1 Soil environmental factors and plant community characteristics in different moisture gradients

Parameters	SW	SM	M
A-Alt/m	3 544	3 546	3 558
S-dep/m	0.07–0.40	0.03–0.09	0
MEM1	-0.81±0.33b	0.65±0.30a	0.16±0.41a
MEM2	0.31±0.35a	-0.87±0.14b	0.56±0.47a
MEM3	0.08±0.33a	-0.56±0.52a	0.48±0.31a
MEM4	-0.46±0.41a	0.13±0.44a	0.33±0.40a
MEM5	-0.45±0.49a	-0.47±0.30a	0.62±0.36a
SWC/%	91.91±1.53a	80.34±1.02b	54.98±6.62c
pH	5.66±0.08a	5.31±0.06a	6.00±0.47a
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N/(mg/kg)	0.70±0.14a	1.04±0.21a	3.90±1.19a
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N/(mg/kg)	3.84±1.80a	2.87±1.14a	1.35±0.09a
TN/(mg/g)	16.79±3.72b	25.83±1.99a	21.42±2.89a
TP/(mg/g)	1.87±0.41a	1.99±0.16a	1.52±0.28a
TOC/(mg/g)	187.89±13.32b	275.95±26.31a	136.83±26.24b
Ca/(mg/g)	29.45±4.36b	44.14±4.69a	54.74±9.29a
Fe/(mg/g)	66.90±18.98b	163.41±21.71a	147.69±14.43a
K/(mg/g)	8.50±0.98b	15.40±1.01a	15.66±3.24a
Mn/(mg/g)	0.69±0.15b	1.57±0.29b	3.10±0.82a
S/(mg/g)	8.29±1.10b	11.20±0.94a	7.10±0.53b
Cat/(mL/g·20 min)	0.31±0.03b	0.41±0.01a	0.38±0.03a
Suc/(mg/g·d)	70.62±24.91a	91.01±30.01a	69.30±17.33a
Ure/(mg/g·d)	70.75±6.18a	29.64±7.52b	25.04±5.39b
P-richness	1.83±0.31b	7.50±0.92a	6.67±1.11a
P-Shannon	0.41±0.17b	1.90±0.36a	1.71±0.29a
P-Chao1	1.83±0.30b	7.83±0.80a	6.89±1.22a
P-PCoA1	0.16±0.11a	-0.11±0.14a	-0.05±0.14a
P-PCoA2	0.12±0.13a	-0.09±0.72a	-0.04±0.10a
Main species	<i>Sparganium simplex</i> , <i>Carex dielsiana</i> , <i>Poa crymophila</i>	<i>C. muliensis</i> , <i>Sanguisorba filiformis</i> , <i>Triglochin maritimum</i> , <i>Pedicularis phonantha</i>	<i>Rhododendron orthocladum</i> , <i>Primula sikkimensis</i> , <i>S. filiformis</i> , <i>Rumex acetosa</i>

The value is mean±standard error, and different lowercase letters in the same line indicate significant differences between moisture gradients ( $P<0.05$ ). A-Alt: average altitude; S-dep: submergence depth; MEM: distance-based Moran's eigenvector maps; SWC: soil moisture content; pH: potential of hydrogen; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N: nitrate nitrogen; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N: ammonium nitrogen; TN: total nitrogen; TP: total phosphorus; TOC: total organic carbon; Ca: calcium; Fe: ferrum; K: kalium; Mn: manganese; S: sulphur; Cat: catalase; Suc: sucrose; Ure: urease; P-richness: plant richness; P-Shannon: plant Shannon index; P-Chao1: plant Chao1 index; P-PCoA1: plant PCoA1; P-PCoA2: plant PCoA2; main species: main specie, similarly here in after.



差异( $P<0.05$ )。其中含水率、脲酶和过氧化氢酶随着水分梯度下降而降低,沼泽中出现最大值;钙、钾和锰随着水分梯度下降而升高,在草甸中出现最大值;总氮、总有机碳、铁、硫和过氧化氢酶随着水分梯度下降呈现先升高后降低的变化趋势,在沼泽化草甸中出现最大值。随着水分梯度的降低,沼泽化草甸和草甸的植物丰富度和多样性(Shannon 指数和 Chao1 指数)显著增加( $P<0.05$ )。结果表明,沿碧塔海湿地不同水分梯度,土壤环境因子和植物多样性发生了明显的变化。

### 2.2 不同水分梯度土壤真菌群落多样性差异分析

通过高通量测序,在碧塔海湿地样本中共检测到 1 095 574 条真菌序列,样本的序列条数

分布在 40 007–74 739 之间。按最小样本序列数抽平处理(表 2),稀释曲线表明在测序条带 7 000 条以上时,曲线进入平缓期(图 2A)。总测序结果的土壤真菌 $\alpha$ 多样性分析显示(表 2),随着水分梯度的下降,由沼泽向沼泽化草甸和草甸的演化过程中,Shannon 指数不断提高,Simpson 指数不断下降,表明土壤真菌多样性随着水分梯度的下降逐步升高;ACE、Chao1 指数在沼泽化草甸达到最高,说明在沼泽化草甸湿地真菌群落物种数量最为丰富。但方差分析结果显示在不同水分梯度之间真菌 $\alpha$ 多样性无显著差异( $P>0.05$ )。

同时对真菌群落进行基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维尺度分析,检验真菌群落在不同水分梯度下的差异。排序结果显示(图 2B),模型

表 2 不同水分梯度下土壤真菌丰富度和多样性指数

Table 2 Soil fungal diversity indices and abundances in different moisture gradients

Wetland type	Sequence number	Shannon index	Simpson index	ACE index	Chao1 index	Coverage/%
SW	59 541±7 112a	3.69±0.28a	0.12±0.03a	568.44±137.53a	572.07±139.20a	99.90
SM	66 530±1 242a	3.72±0.32a	0.10±0.03a	588.60±88.34a	588.92±88.22a	99.93
M	56 524±1 390b	4.08±0.31a	0.06±0.01a	521.02±72.41a	517.58±71.96a	99.93

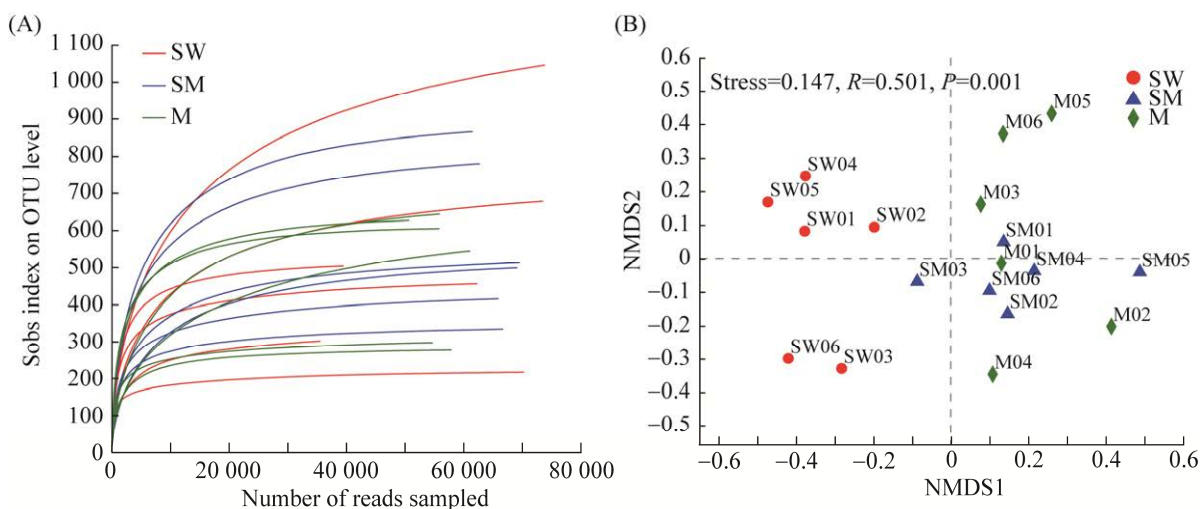


图 2 不同样品土壤真菌稀释曲线和 NMDS 分析图

Figure 2 Rarefaction curves and NMDS of fungal community structures in the different samples.

的应力函数(stress)值为 0.147, 小于 0.2, 可认为排序效果良好, 且相同水分梯度的样方间表现出明显的聚集, 不同水分梯度的样方表现出明显的分散, 说明土壤真菌群落不同水分梯度下有明显的差异。而这样的结果在相似性分析(ANOSIM)中得到了进一步验证, 分析结果显示不同水分梯度间的真菌群落存在显著差异( $R=0.501$ ,  $P=0.001$ ), 进一步说明水分梯度是决定真菌群落差异的重要因素。

### 2.3 不同水分梯度土壤真菌群落组成

在碧塔海湿地土壤中共发现 5 274 条真菌 OTU 序列(>97%序列相似性水平), 隶属于 16 个门、56 纲、123 目、253 科、443 属。在门水平上的统计分析结果显示(图 3A), 沼泽湿地中平均相对丰度大于 1%的优势菌有子囊菌门(*Ascomycota*,

25.7%)、隐菌门(*Rozellomycota*, 10.0%)、担子菌门(*Basidiomycota*, 2.9%)和壶菌门(*Chytridiomycota*, 1.1%); 沼泽化草甸为子囊菌门(54.3%)、担子菌门(7.2%)、隐菌门(1.2%)和壶菌门(1.1%); 草甸中为子囊菌门(27.8%)、担子菌门(19.5%)、被孢霉门(*Mortierellomycota*, 5.5%)和隐菌门(1.1%)。科水平上的分析结果显示(图 3B), 沼泽湿地的相对丰度大于 1%的优势菌为小丛壳科(*Glomerellaceae*, 8.2%)、核盘菌科(*Sclerotiniaceae*, 5.0%)和枝孢霉科(*Cladosporiaceae*, 1.2%); 沼泽化草甸中为火丝菌科(*Pyrenomataceae*, 4.3%)、古生菌科(*Archaeorhizomycetaceae*, 3.4%)、马拉色氏霉菌科(*Malasseziaceae*, 1.7%)、珊瑚菌科(*Clavariaceae*, 1.6%)和毛球壳科(*Lasiosphaeriaceae*, 1.1%); 草甸中为被孢霉

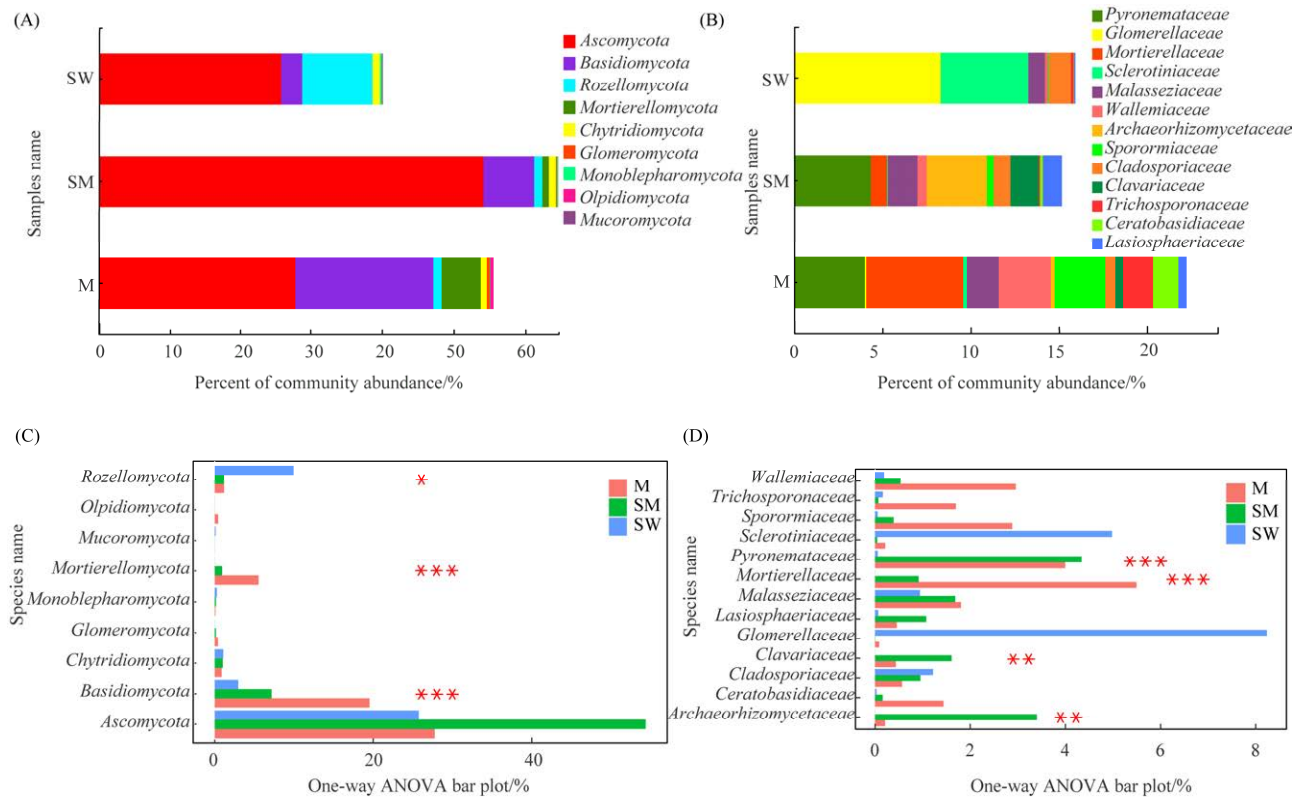


图 3 不同水分梯度下真菌组成及差异分析

Figure 3 The fungi community and differential analysis in different moisture gradients. A: phylum level; B: family level; C: phylum level; D: family level. \*: significant correlation  $P<0.05$ , \*\*:  $P<0.01$ ; \*\*\*:  $P<0.001$ .



科(*Mortierellaceae*, 5.5%)、火丝菌科(4.0%)、节担菌科(*Wallemiaceae*, 3.0%)、格孢腔菌科(*Sporormiaceae*, 2.9%)、马拉色氏霉菌科(1.8%)、发菌科(*Trichosporonaceae*, 1.7%)和角担菌科(*Ceratobasidiaceae*, 1.4%)。

此外,对优势菌进行多组比较分析,结果显示不同水分梯度的土壤真菌在担子菌门( $P<0.001$ )、被孢霉门( $P<0.001$ )、隐菌门( $P<0.05$ )差异达到显著水平(图 3C),在科水平上火丝菌科( $P<0.001$ )、被孢霉科( $P<0.001$ )、古生菌科( $P<0.01$ )、珊瑚菌科( $P<0.01$ )差异达到显著水平

(图 3D)。

## 2.4 真菌群落与环境因子的关系分析

为探讨不同环境因子对真菌  $\alpha$  多样性的影响,计算了真菌群落的  $\alpha$  多样性与各环境因子的 Person 相关系数,分析结果显示(表 3), Shannon 指数与 pH、铁、钾呈显著正相关( $P<0.05$ ),与蔗糖酶、总氮呈显著负相关( $P<0.05$ ); Simpson 指数与蔗糖酶、总氮、植物 PCoA1 呈显著正相关( $P<0.05$ ); 铵态氮与 ACE 指数、Chao1 指数呈显著正相关( $P<0.05$ ); 各样本空间结构与真菌  $\alpha$  多样性无显著相关关系( $P>0.05$ )。

表 3 环境因子与土壤真菌  $\alpha$  多样性的 Pearson 相关分析

Table 3 Pearson correlation analysis of environmental factors and soil fungal alpha diversity

Soil index	Shannon index	Simpson index	ACE index	Chao1 index
pH	0.536*	-0.281	0.161	0.159
SWC	-0.343	0.363	-0.086	-0.074
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	0.496*	-0.319	0.001	-0.003
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	0.043	0.015	0.490*	0.492*
TN	-0.513*	0.479*	0.028	0.026
TP	0.088	-0.064	-0.412	-0.414
TOC	-0.377	0.325	-0.061	-0.056
Ca	0.275	-0.267	0.126	0.114
Fe	0.577*	-0.247	0.450	0.389
K	0.490*	-0.343	0.148	0.140
Mn	0.295	-0.271	-0.088	-0.093
S	-0.206	0.187	-0.162	-0.164
Cat	0.289	-0.282	0.216	0.215
Suc	-0.486*	0.482*	-0.163	-0.159
Ure	-0.270	0.321	0.286	0.298
P-richness	-0.233	0.007	-0.092	-0.101
P-Shannon	-0.151	-0.076	-0.129	-0.140
P-Chao1	-0.209	-0.019	-0.080	-0.089
P-PCoA1	-0.364	0.485*	0.132	0.137
P-PCoA2	0.122	-0.095	-0.063	-0.058
MEM1	0.177	-0.145	0.052	0.042
MEM2	0.461	-0.269	-0.093	-0.096
MEM3	-0.175	0.117	-0.008	-0.005
MEM4	-0.131	0.169	0.369	0.362
MEM5	-0.118	-0.057	-0.028	-0.038

\*: significant correlation ( $P<0.05$ ); \*\*: extremely significant correlation ( $P<0.01$ ).

同时,为研究土壤环境因子、植物多样性、空间结构对真菌 $\beta$ 多样性的影响,将 BioEnv 分析筛选出最佳的环境因子作为解释变量,将真菌 $\beta$ 多样性作为响应变量进行了冗余分析,RDA 分析结果显示(图 4A),含水率、总有机碳、总氮、铵态氮、脲酶、植物 Shannon 指数、植物 PCoA2、MEM1 和 MEM4 是真菌 $\beta$ 多样性变化的主要环境驱动因子,第一轴和第二轴共承载了 69.47%的真菌  $\beta$  多样性变化,其中含水率( $R^2=0.380$ ,  $P=0.032$ )、铵态氮( $R^2=0.384$ ,  $P=0.029$ )、脲酶( $R^2=0.415$ ,  $P=0.011$ )、植物 Shannon 指数( $R^2=0.421$ ,  $P=0.016$ )显著影响了土壤真菌  $\beta$  多样性变化。VPA 结果显示(图 4B),最佳环境变量解释了真菌群落 41.23%的变异,其中土壤环境因子、植物群落和空间结构共同解释了 6.72%的真菌群落变异,土壤环境因子单独解释真菌群落变异的比例最大为 27.67%,植物群落和空间结构单独对真菌群落变异的影响很小(负值解释度为 0),但植物群落分别与土壤环境因子和空间结构的共同解释了 15.74%和 2.67%的真菌群落变异。

此外,进一步评估了各环境因子对真菌群落的影响。在门水平上对土壤真菌相对丰度最高的 15 个类群与筛选过的环境因子进行相关性 heatmap 分析,在门水平上的分析结果显示(图 5),总氮与子囊菌门呈显著正相关,与单毛壶菌门 (*Monoblepharomycot*) 和毛霉菌门 (*Mucoromycota*) 呈现显著负相关;植物 PCoA2 与 *Zoopagomycota* 呈显著正相关;脲酶与隐菌门呈显著正相关;铵态氮与子囊菌门呈显著正相关;含水率与担子菌门、油壶菌门(*Olpidiomyota*)、被孢霉门、*Aphelidiomycota* 和蛙粪霉门 (*Basidiobolomycota*) 呈现显著负相关;总有机碳与子囊菌门呈显著正相关,与油壶菌门、*Olpidiomyota*、被孢霉门和 *Aphelidiomycota* 呈显著负相关。

## 2.5 不同水分梯度下土壤真菌的功能预测

根据真菌群落对同类环境资源的利用途径进行功能预测,检测出可以定义的功能营养型,按照对环境资源的吸收利用方式可划分为 3 种营养型(腐生营养型, saprotroph、病原营养型, pathotroph、共生营养型, symbiotroph)和 4 种

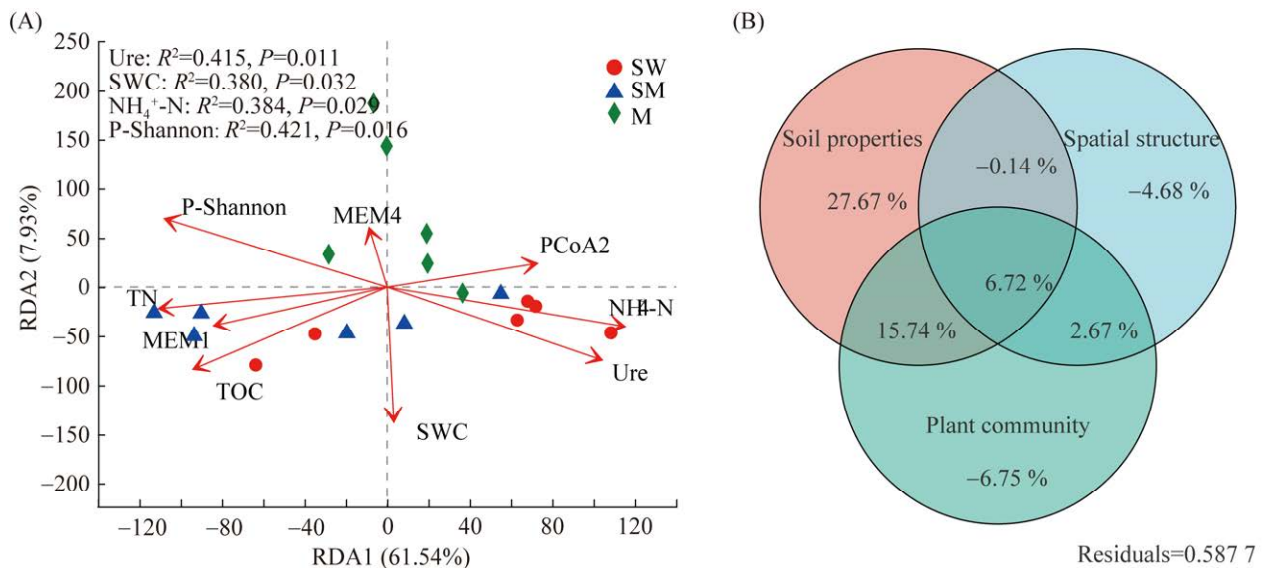


图 4 真菌群落与环境因子的 RDA 分析及 VPA 分析

Figure 4 RDA analysis and VPA analysis of the fungal community and environmental factors.

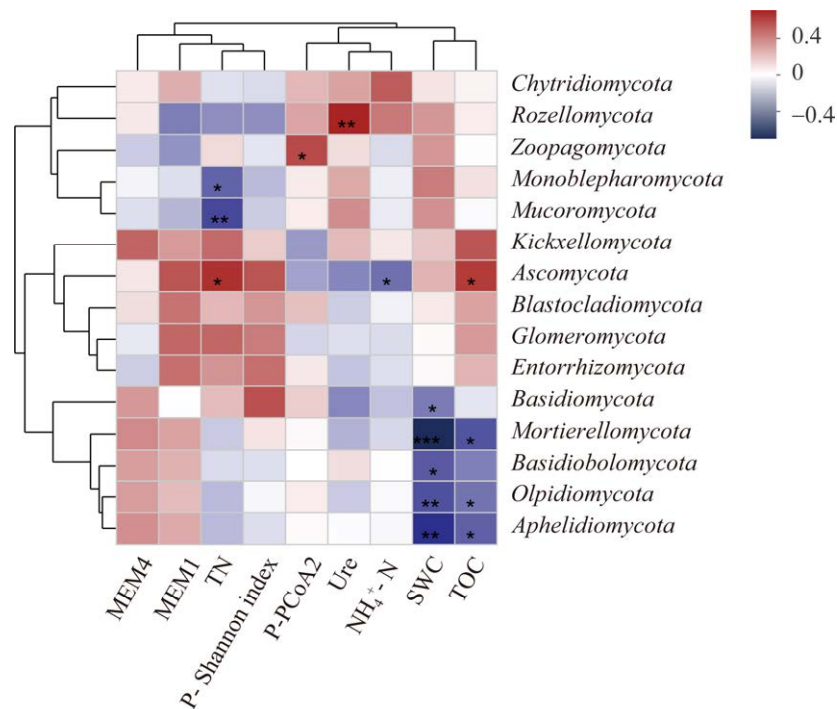


图 5 最佳环境因子与真菌的皮尔逊相关性热图

Figure 5 Pearson correlation heatmap of optimum environmental factors with fungi. \*: significant correlation  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ .

互有交叉营养型(腐生-共生过渡型, saprotroph-symbiotroph、病原-腐生过渡型, pathotroph-saprotroph、病原-共生过渡型, pathotroph-symbiotroph、病原-腐生-共生过渡型, pathotroph-saprotroph-symbiotroph)(图 6A)。结果表明,在碧塔海湿地真菌群落中腐生营养型(7.3%)占主导优势,其次是腐生-共生过渡型(4.9%)占据一定优势。共生营养型、腐生-共生过渡型、腐生营养型和病原-腐生-共生过渡型均随着水分梯度的减少而升高,在草甸中的丰度达到最高,病原-共生过渡型和病原-腐生过渡型在沼泽湿地的相对丰度最高,病原营养型则在草甸中丰度最高。

对上述 7 类营养型进行进一步分类,其中优势 OTUs 相对丰度大于 1% 的类群分属于 11 个功能类群,优势 OTUs 小于 1% 的类群合并为其他(图 6B)。不同功能类群在 3 种水分梯度下能

够明显区分。沼泽湿地土壤平均丰度大于 1% 的优势功能类群分别为内生-植物病原菌(endophyte-plant pathogen, 8.7%)、未定义腐生菌(undefined saprotroph, 2.0%)、动物病原-内生-地衣寄生-植物病原-木质腐生菌(animal pathogen-endophyte-lichen parasite-plant pathogen-wood saprotroph, 1.3%)、动物病原-未定义腐生菌(animal pathogen-undefined saprotroph, 1.1%);沼泽化草甸的优势功能类群分别为未定义腐生菌(4.4%)、粪腐生-外生菌根-土壤腐生-木质腐生菌(dung saprotroph-ectomycorrhizal-soil saprotroph-wood saprotroph, 4.2%)、土壤腐生菌(soil saprotroph, 3.4%)、动物病原-未定义腐生菌(1.7%);草甸的优势功能类群分别为未定义腐生菌(6.9%)、内生-凋落物腐生-土壤腐生-未定义腐生菌(5.5%)、粪腐生-外生菌根-土壤腐生-木质腐生菌(3.9%)、

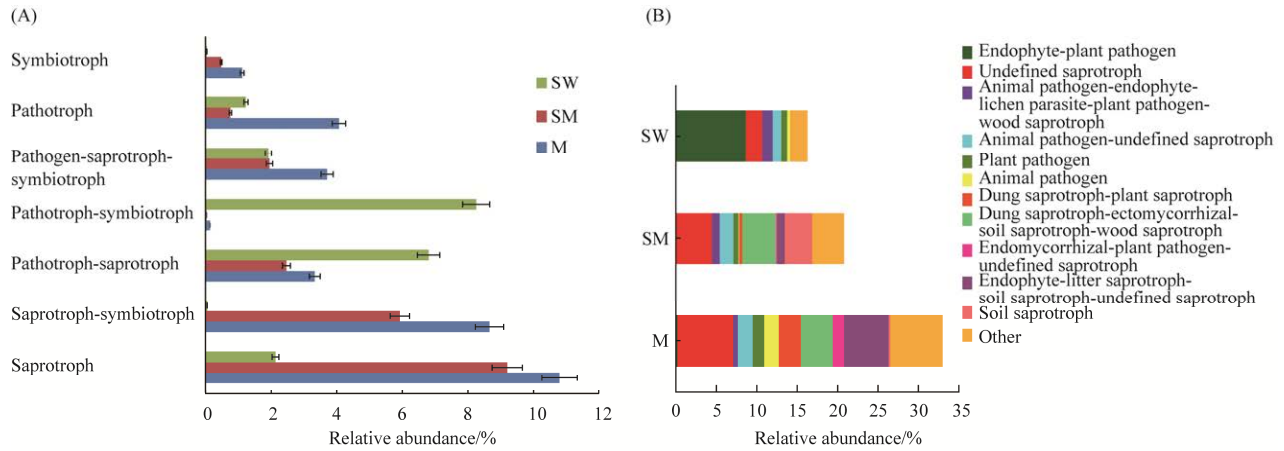


图 6 不同水分梯度的 FUNGuild 功能类群预测结果

Figure 6 The FUNGuild prediction result in different moisture gradients.

粪腐生-植物腐生菌(dung saprotroph-plant saprotroph, 2.7%)、动物病原-未定义腐生菌(1.8%)、动物病原菌(animal pathogen, 1.8%)、内生菌根-植物病原-未定义腐生菌(1.4%)、植物病原菌(plant pathogen, 1.4%)。随着水分梯度的降低,平均丰度大于1%的真菌功能类群种类呈现上升趋势。

### 3 讨论

#### 3.1 不同水分梯度下土壤真菌群落结构特征

在碧塔海不同水分梯度湿地生态系统中,真菌群落多样性随着水分的增加而降低,从高到低依次为沼泽湿地、沼泽化草甸、草甸。同时群落相似性分析结果显示,不同水分梯度湿地土壤间真菌群落存在显著差异( $R=0.501, P=0.001$ ),说明水分条件是影响碧塔海湿地土壤真菌群落多样性和丰富度的重要因素之一。有研究认为,随着淹水深度的增加或厌氧时间的持续,湿地生态系统的真菌物种多样性显著降低<sup>[18-19]</sup>。随着水分梯度降低,土壤含水量减少,沼泽向沼泽化草甸、草甸过渡,土壤环境发生变化,植物

类型由湿生向中生和旱生植被转变<sup>[20]</sup>,植物种类增加,植物多样性也显著增加( $P<0.05$ ),土壤水分状况得到改善,根系分泌物及枯落物分解促使土壤有机质增加,有利于增加土壤真菌数量及多样性<sup>[21]</sup>。

湿地水文过程常通过水淹深度、持续时间、干湿交替频次等对湿地生态系统产生一系列复杂的影响<sup>[22]</sup>,随着土壤水分梯度的改变,土壤真菌群落也会发生一定变化趋势<sup>[7]</sup>。本研究发现不同水分梯度间隐真菌门、担子菌门、被孢霉门等门类呈现显著差异。随着水分梯度的降低,担子菌门、被孢霉门丰度不断提高,隐真菌门丰度不断下降,均呈单峰变化趋势。这可能与各类真菌的繁殖、生活习性等有关。担子菌门、被孢霉门更加适应通气条件较好的草甸土壤条件。而隐真菌门更加适合沼泽湿地中厌氧的环境<sup>[7]</sup>。同时发现,碧塔海湿地中丰度占比最大的子囊菌门(沼泽、沼泽化草甸、草甸平均相对丰度为25.7%、54.3%、27.8%)并没有随水分梯度降低、土壤通气条件改善而增高,反而在季节性淹水的沼泽化草甸大幅度提高,呈现倒V的变化趋势,这也可能与碧塔海湿地沼

泽化草甸环境中较高的植物多样性和丰富的碳氮含量有关。子囊菌门作为典型的陆生型真菌,更加适应土壤水分低、通气条件好的环境中生存与繁殖<sup>[23-25]</sup>,在碧塔海湿地研究发现并不是所有真菌门类都会按其习性对水分条件的发生变化做出响应,所以对于真菌群落改变的因素目前还尚无统一定论,需要进一步地观测研究。在科水平上沼泽湿地中丰度大于1%,可以明确分类的优势科数量呈现沼泽湿地<沼泽化草甸<草甸的变化趋势。在沼泽向沼泽化草甸和草甸演替过程中由于土壤环境的改善,植物种类增加、土壤通气性得到改善,凋落物分解速度也随着加快,所以真菌的优势种群也逐渐丰富<sup>[25]</sup>。

### 3.2 土壤环境因子和植物多样性对真菌群落的影响

土壤酶作为一种活性物质,调控土壤微生物对有机质的分解转化与养分循环,多数由微生物分泌,可以反映土壤养分状况和微生物数量<sup>[26-27]</sup>。本研究中,相关性分析和冗余分析结果表明,真菌多样性与土壤脲酶呈显著正相关,而与蔗糖酶呈显著负相关。这是由于微生物群落与土壤酶活性高度的自相关性,蔗糖酶、脲酶分别参与土壤主要养分碳、氮的周转和循环,酶活性促进土壤养分循环,土壤养分含量的增加促进了微生物数量的增加<sup>[28-29]</sup>。土壤真菌的数量和组成影响土壤理化性质的分布与转化,同样土壤理化性质含量的高低也影响湿地植物的生长及微生物的活动<sup>[30]</sup>。有研究发现,土壤真菌群落结构主要受pH、有机碳、总氮等环境因子的影响<sup>[31]</sup>。本研究发现,pH、总氮、硝态氮、铵态氮、铁、钾与碧塔海湿地土壤真菌 $\alpha$ 多样性具有显著相关性( $P<0.05$ ),含水率、铵态氮则是显著影响真菌 $\beta$ 多样性变化的土壤环境因子( $P<0.05$ )。土壤水分变化不仅通过土壤的通气性来影响微生物多样性,还会引起土壤水势、pH等发生变化,而

pH变化能够影响土壤中化合物形态,进而影响微生物对土壤营养的吸收利用,最终影响土壤真菌群落<sup>[21]</sup>。氮、钾、铁是植物所需要的营养物质,这些物质可以促进植物生长发育,同时也可以为微生物的新陈代谢提供营养元素,影响真菌的数量、种类及群落结构<sup>[32]</sup>。

湿地水文环境空间分异促成湿地地表植被呈现相应的分异,植被空间分异也成为微生物结构和功能变化不容忽视的因素,不同水分梯度下湿地植物群落的物种组成和多样性存在较大差异<sup>[33-34]</sup>,植物群落组成的差异会导致根深、根系分泌物、冠层覆盖度和凋落物质量及数量的不同,从而改变土壤养分的含量和循环过程,进而影响微生物群落结构<sup>[35]</sup>。此外,真菌还在生态系统中扮演着植物分解者、病原体和共生体等重要角色<sup>[36]</sup>。因此植物和土壤微生物群落相互作用,土壤微生物是影响植物凋落物分解的关键因素,而其群落组成在一定程度上又取决于植被的性质<sup>[37-38]</sup>。本研究相关分析结果显示,植物PCoA2与真菌Simpson指数呈显著正相关,冗余分析也显示植物多样性Shannon指数是显著影响碧塔海湿地真菌 $\beta$ 多样性变化的关键因子( $P<0.05$ )。说明植物多样性和真菌多样性之间在局域不同水分梯度下具有交互关系,真菌多样性在高原湿地生态系统与水分梯度和植被在小范围内变化有重要关系,这与之前发现两者之间具有互利共生机制相一致<sup>[39]</sup>。此外,VPA分析表明植物群落主要是通过与土壤环境因子、空间结构的相互作用来影响真菌群落,植物群落与二者分别在门水平上共同解释15.74%和2.67%的真菌群落变异,三者共同解释了6.72%的真菌群落变异。这表明地上植物群落、真菌群落和土壤环境因子是不可分割的整体。同时相关性热图分析结果显示,土壤TN及其余的环境因子在门水平均对真菌产生不同程度



的影响,这可能是不同菌群的生理特征和生活习性不同,不同类群真菌对不同的环境因子具有一定的偏好性<sup>[32]</sup>。因此认为碧塔海湿地中真菌群落差异是多种环境共同制约的结果。

### 3.3 不同水分梯度土壤真菌功能类群特征

本研究发现,在碧塔海湿地土壤中真菌以腐生营养型和腐生-共生过渡型为主要功能营养型,腐生营养型来源于粪腐生-植物腐生菌、土壤腐生菌及未定义腐生菌,腐生-共生过渡型主要来源于粪腐生-外生菌根-土壤腐生-木质腐生菌、内生-凋落物腐生-土壤腐生-未定义腐生菌,符合湿地生态系统的功能特征<sup>[40]</sup>。通常认为土壤处于长期淹水状态,枯落物的有机质分解缓慢,刺激腐生真菌大量生长,产生一系列的水解酶和氧化酶,从而完成有机质的分解<sup>[41]</sup>。本研究发现,在长期淹水的沼泽湿地中,以内生-植物病原菌为优势功能类群,季节性淹水的沼泽化草甸和地表无淹水草甸土壤均以未定义腐生菌为优势功能类群。出现这样的差异可能与碧塔海沼泽湿地悬浮着大量的草排有关,草排发达的根系促进了此类真菌的生长。有研究发现,内生真菌长期进化与寄主植物形成共生关系,植物可以为内生真菌的生长提供营养,内生真菌调节寄主体内植物激素水平,从而调节植物生长,帮助寄主植物抵御恶劣环境<sup>[42]</sup>。说明在湿地生态系统中,真菌功能类群不仅主要受水分条件的影响,湿地中的植被条件也对真菌功能类群产生一定的影响。此外,本研究还发现在沼泽湿地和沼泽化草甸植物病原菌明显低于草甸,其原因与湿地水分梯度升高,同时土壤的透气性降低,淘汰了抗性差的植物物种,保留下来的湿地植物对植物病原菌具有较高的抗性有关<sup>[43]</sup>,动物病原菌也呈现同样的规律,这可能与动物往往选择在条件更好的沼泽化草甸和草甸作为栖息地,动物也可能带内部

分动物病原菌,同时动物活动也使粪腐菌在沼泽化草甸和草甸富集<sup>[44]</sup>。病原-腐生-共生过渡型真菌随着水分梯度的减少而增加,在草甸土壤中丰度最高,随着水分梯度由高到低的变化,土壤通气条件改善,真菌的多样性和丰度提高,其功能类群也就越高,相应地真菌代谢功能多样性增加,其功能结构趋于复杂化<sup>[45]</sup>。

## 4 结论

(1) 水分梯度的变化影响碧塔海湿地土壤真菌结构及多样性。随着水分梯度的下降,土壤真菌多样性指数呈现逐步上升趋势,土壤真菌丰富指数呈现先增后减的倒V变化趋势。不同水分梯度间真菌结构组成差异明显,土壤优势门为子囊菌门、隐真菌门、担子菌门和被孢霉门,除子囊菌门沿水分梯度下降呈倒V变化趋势外,其他3个优势门均沿水分梯度下降呈单峰变化趋势;优势科为火丝菌科、被孢霉科、古生菌科、珊瑚菌科。

(2) 碧塔海湿地真菌 $\alpha$ 多样性与土壤pH、总氮、硝态氮、铵态氮、铁、钾、蔗糖酶和植物PCoA1等显著相关( $P < 0.05$ ),含水率、铵态氮、脲酶、植物Shannon指数是影响真菌 $\beta$ 多样性的关键环境因子( $P < 0.05$ ),其中土壤环境因子是导致真菌群落变异最主要的主导因子,植物因子和空间结构则主要是通过和土壤环境因子复合作用来影响真菌群落。

(3) 水分梯度的变化导致碧塔海湿地土壤真菌营养型和功能类群组成发生变化,沼泽湿地以内生-植物病原菌为主要功能类群,沼泽化草甸和草甸均以未定义腐生菌为主要功能类群;随着水分的降低由病原-共生过渡型和病原-腐生过渡型向腐生-共生过渡型和腐生营养型转变。病原-腐生-共生过渡型真菌随着水分梯度的减少而增加,真菌功能呈现复杂化。



## 参考文献

- [1] 郑洁, 刘金福, 吴则焰, 洪伟, 何中声, 蓝亦琦, 刘思迪. 闽江河口红树林土壤微生物群落对互花米草入侵的响应. *生态学报*, 2017, 37(21): 7293–7303.  
Zheng J, Liu JF, Wu ZY, Hong W, He ZS, Lan YQ, Liu SD. Soil microbial community of mangrove forests and its responses to the invasion of *Spartina alterniflora* in the Minjiang River Estuary. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(21): 7293–7303. (in Chinese)
- [2] 王娜, 高婕, 魏静, 刘颖, 庄绪亮, 庄国强. 三江平原湿地开垦对土壤微生物群落结构的影响. *环境科学*, 2019, 40(5): 2375–2381.  
Wang N, Gao J, Wei J, Liu Y, Zhuang XL, Zhuang GQ. Effects of wetland reclamation on soil microbial community structure in the Sanjiang Plain. *Environmental Science*, 2019, 40(5): 2375–2381. (in Chinese)
- [3] Qi L, Ge Y, Xia T, He JZ, Shen CC, Wang JL, Liu YJ. Rare earth oxide nanoparticles promote soil microbial antibiotic resistance by selectively enriching antibiotic resistance genes. *Environmental Science: Nano*, 2019, 6(2): 456–466.
- [4] Liu Y, Ren Z, Qu X, Zhang M, Yu Y, Zhang Y, Peng W. Microbial community structure and functional properties in permanently and seasonally flooded areas in Poyang Lake. *Scientific Reports*, 2020, 10: 4819.
- [5] Bossio DA, Scow KM. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns. *Microbial Ecology*, 1998, 35(3): 265–278.
- [6] Unger IM, Kennedy AC, Muzika RM. Flooding effects on soil microbial communities. *Applied Soil Ecology*, 2009, 42(1): 1–8.
- [7] Feng SG, Zhang HX, Wang YF, Bai ZH, Zhuang GQ. Analysis of fungal community structure in the soil of Zoige alpine wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(5): 260–266.
- [8] Steiner M, Linkov I, Yoshida S. The role of fungi in the transfer and cycling of radionuclides in forest ecosystems. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2002, 58(2/3): 217–241.
- [9] 牛佳, 周小奇, 蒋娜, 王艳芬. 若尔盖高寒湿地干湿土壤条件下微生物群落结构特征. *生态学报*, 2011, 31(2): 474–482.  
Niu J, Zhou XQ, Jiang N, Wang YF. Characteristics of soil microbial communities under dry and wet condition in Zoige alpine wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(2): 474–482. (in Chinese)
- [10] 陆梅, 田昆, 孙向阳, 任玉连, 王行, 彭淑娴. 纳帕海典型湿地土壤真菌群落特征的积水条件和干湿季节变化. *林业科学*, 2018, 54(2): 98–109.  
Lu M, Tian K, Sun XY, Ren YL, Wang H, Peng SX. Variation of soil fungal community characteristics of typical wetland in napahai between dry wet seasons under different waterlogging conditions. *Scientia Silvae Sinicae*, 2018, 54(2): 98–109. (in Chinese)
- [11] Nguyen NH, Song ZW, Bates ST, Branco S, Tedersoo L, Menke J, Schilling JS, Kennedy PG. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology*, 2016, 20: 241–248.
- [12] Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 2000, 403(6772): 853–858.
- [13] 张仲富, 喻庆国, 王行, 刘会会, 赵亚川, 谢雪杨, 张萌, 耿玮. 植物群落和土壤理化性质对碧塔海湿地土壤细菌群落的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2199–2208.  
Zhang ZF, Yu QG, Wang H, Liu HH, Zhao YC, Xie XY, Zhang M, Geng W. Effects of plant community and soil properties on soil bacterial community in Bitahai Wetland, Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(6): 2199–2208. (in Chinese)
- [14] 尹五元. 碧塔海自然保护区湿地植被研究. 西南林学院学报, 2002, 22(3): 16–19.  
Yin WY. A study on the wetland vegetation of the Bitahai Nature Reserve. *Journal of Southwest Forestry College*, 2002, 22(3): 16–19. (in Chinese)
- [15] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [16] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986.
- [17] Zhang LL, Zhang HQ, Wang ZH, Chen GJ, Wang LS. Dynamic changes of the dominant functioning microbial community in the compost of a 90-m<sup>3</sup> aerobic solid state fermentor revealed by integrated meta-omics. *Bioresource Technology*, 2016, 203: 1–10.
- [18] 张广帅, 于秀波, 张全军, 李雅, 刘宇, 段后浪. 鄱阳湖湿地土壤微生物群落结构沿地下水位梯度分异特征. *生态学报*, 2018, 38(11): 3825–3837.  
Zhang GS, Yu XB, Zhang QJ, Li Y, Liu Y, Duan HL. Variation in the distribution of soil microbial community structure along ground water level gradients in the Poyang Lake Wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(11): 3825–3837. (in Chinese)
- [19] Escudero V, Mendoza R. Seasonal variation of

- arbuscular mycorrhizal fungi in temperate grasslands along a wide hydrologic gradient. *Mycorrhiza*, 2005, 15(4): 291–299.
- [20] 肖德荣, 田昆, 张利权. 滇西北高原纳帕海湿地植物多样性与土壤肥力的关系. *生态学报*, 2008, 28(7): 3116–3124.  
Xiao DR, Tian K, Zhang LQ. Relationship between plant diversity and soil fertility in Napahai Wetland of northwestern Yunnan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3116–3124. (in Chinese)
- [21] 张树萌, 黄懿梅, 倪银霞, 钟祺琪. 宁南山区人工林草对土壤真菌群落的影响. *中国环境科学*, 2018, 38(4): 1449–1458.  
Zhang SM, Huang YM, Ni YX, Zhong QQ. Effects of artificial forest and grass on soil fungal community at southern Ningxia Mountain. *China Environmental Science*, 2018, 38(4): 1449–1458. (in Chinese)
- [22] You HL, Xu LG, Liu GL, Wang XL, Wu YM, Jiang JH. Effects of inter-annual water level fluctuations on vegetation evolution in typical wetlands of Poyang Lake, China. *Wetlands*, 2015, 35(5): 931–943.
- [23] 徐惠风, 刘兴土, 白军红. 长白山沟谷湿地乌拉苔草沼泽湿地土壤微生物动态及环境效应研究. *水土保持学报*, 2004, 18(3): 115–117, 122.  
Xu HF, Liu XT, Bai JH. Dynamic change and environmental effects of soil microorganism in marsh soils from *Carex meyeriana* wetlands in Changbai Mountain. *Journal of Soil Water Conservation*, 2004, 18(3): 115–117, 122. (in Chinese)
- [24] Tang YS, Wang L, Jia JW, Fu XH, Le YQ, Chen XZ, Sun Y. Response of soil microbial community in Jiuduansha Wetland to different successional stages and its implications for soil microbial respiration and carbon turnover. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(3): 638–646.
- [25] 隋心, 张荣涛, 许楠, 刘赢男, 柴春荣, 王继丰, 付晓玲, 钟海秀, 倪红伟. 三江平原不同退化阶段小叶章湿地土壤真菌群落结构组成变化. *环境科学*, 2016, 37(9): 3598–3605.  
Sui X, Zhang RT, Xu N, Liu YN, Chai CR, Wang JF, Fu XL, Zhong HX, Ni HW. Fungal community structure of different degeneration *Deyeuxia angustifolia* wetlands in Sanjiang Plain. *Environmental Science*, 2016, 37(9): 3598–3605. (in Chinese)
- [26] 刘松涛, 田春丽, 曹雯梅, 郑贝贝, 李鹏程, 董合林. 基于不同土壤质地棉花根际微生物和酶活性特征分析. *中国农业科技导报*, 2020, 22(2): 73–79.  
Liu ST, Tian CL, Cao WM, Zheng BB, Li PC, Dong HL. Characteristics analysis of rhizosphere microorganisms and enzyme activities of cotton based on different soil textures. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2020, 22(2): 73–79. (in Chinese)
- [27] 闫丽娟, 王海燕, 李广, 吴江琪. 黄土丘陵区 4 种典型植被对土壤养分及酶活性的影响. *水土保持学报*, 2019, 33(5): 190–196, 204.  
Yan LJ, Wang HY, Li G, Wu JQ. Effects of four typical vegetations on soil nutrient and enzymes activities in loess hilly region. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, 33(5): 190–196, 204. (in Chinese)
- [28] Wang XB, Song DL, Liang GQ, Zhang Q, Ai C, Zhou W. Maize biochar addition rate influences soil enzyme activity and microbial community composition in a fluvo-aquic soil. *Applied Soil Ecology*, 2015, 96: 265–272.
- [29] 李鹏飞, 张兴昌, 郝明德, 崔勇兴, 张燕江, 朱世雷. 植被恢复对黄土高原矿区重构土壤理化性质、酶活性以及真菌群落的影响. *水土保持通报*, 2019(5): 1–7.  
Li PF, Zhang XC, Hao MD, Cui YX, Zhang YJ, Zhu SL. Effects of vegetation restoration on soil physicochemical properties, enzyme activities, and fungal community of reconstructed soil in a mining area on Loess Plateau. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2019(5): 1–7. (in Chinese)
- [30] 任玉连, 陆梅, 范方喜, 彭淑娴. 高原湿地沼泽化草甸土壤真菌与理化性质的关系. *生态科学*, 2019, 38(1): 42–49.  
Ren YL, Lu M, Fan FX, Peng SX. The relationship between soil fungi and physico-chemical properties in swamp meadow of plateau wetlands. *Ecological Science*, 2019, 38(1): 42–49. (in Chinese)
- [31] 王莹燕, 王子芳, 黄容, 吕盛, 高明. 缙云山不同森林植被下土壤微生物群落结构特征研究. *土壤学报*, 2019, 56(5): 1210–1220.  
Wang YY, Wang ZF, Huang R, Lü S, Gao M. Characterization of soil microbial community structure as affected by vegetation in Jinyun Mountain. *Acta Pedologica Sinica*, 2019, 56(5): 1210–1220. (in Chinese)
- [32] 肖方南, 姜梦, 李媛媛, 党寒利, 彭梦文, 庄丽. 塔里木河下游怪柳灌丛土壤真菌群落结构及多样性分析. *干旱区地理*, 2021, 44(3): 759–768.  
Xiao FN, Jiang M, Li YY, Dang HL, Peng MW, Zhuang L. Community structure and diversity of soil fungi in *Tamarix chinensis* shrubs in the lower reaches of Tarim River. *Arid Land Geography*, 2021, 44(3): 759–768. (in Chinese)
- [33] Balasooriya WK, Deneff K, Peters J, Verhoest NEC, Boeckx P. Vegetation composition and soil microbial

- community structural changes along a wetland hydrological gradient. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2008, 12(1): 277–291.
- [34] Horton DJ, Theis KR, Uzarski DG, Learman DR. Microbial community structure and microbial networks correspond to nutrient gradients within coastal wetlands of the Laurentian Great Lakes. *FEMS Microbiology Ecology*, 2019, 95(4): fiz033.
- [35] Miki T, Ushio M, Fukui S, Kondoh M. Functional diversity of microbial decomposers facilitates plant coexistence in a plant-microbe-soil feedback model. *PNAS*, 2010, 107(32): 14251–14256.
- [36] Yang T, Adams JM, Shi Y, He JS, Jing X, Chen LT, Tedersoo L, Chu HY. Soil fungal diversity in natural grasslands of the Tibetan Plateau: associations with plant diversity and productivity. *New Phytologist*, 2017, 215(2): 756–765.
- [37] Prober SM, Leff JW, Bates ST, Borer ET, Firn J, Harpole WS, Lind EM, Seabloom EW, Adler PB, Bakker JD, Cleland EE, DeCrappeo NM, DeLorenze E, Hagenah N, Hautier Y, Hofmockel KS, Kirkman KP, Knops JMH, La Pierre KJ, MacDougall AS, McCulley RL, Mitchell CE, Risch AC, Schuetz M, Stevens CJ, Williams RJ, Fierer N. Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecology Letters*, 2015, 18(1): 85–95.
- [38] 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. *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. *Environmental Science*, 2021, 42(8): 3971–3984. (in Chinese)
- [39] Yang Y, Dou YX, Huang YM, An SS. Links between soil fungal diversity and plant and soil properties on the Loess Plateau. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2198.
- [40] Phillips LA, Ward V, Jones MD. Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in sub-boreal forests. *The ISME Journal*, 2014, 8(3): 699–713.
- [41] 徐飞, 张拓, 怀宝东, 隋文志, 杨雪. 土地利用变化对松花江下游湿地土壤真菌群落结构及功能的影响. *环境科学*, 2021, 42(5): 2531–2540.  
Xu F, Zhang T, Huai BD, Sui WZ, Yang X. Effects of land use changes on soil fungal community structure and function in the riparian wetland along the downstream of the Songhua River. *Environmental Science*, 2021, 42(5): 2531–2540. (in Chinese)
- [42] 刘圣越, 王跃飞, 何永志, 李霖, 房士明, 张晗. 内生真菌对宿主植物生长和次级代谢产物影响研究进展. *天津中医药大学学报*, 2021, 40(1): 128–136.  
Liu SY, Wang YF, He YZ, Li L, Fang SM, Zhang H. Research progress on the effect of endophytic fungi on the growths and secondary metabolites of host plants. *Journal of Tianjin University of Traditional Chinese Medicine*, 2021, 40(1): 128–136. (in Chinese)
- [43] 聂三安, 王祎, 雷秀美, 赵丽霞, 林瑞余, 王飞, 邢世和. 黄泥田土壤真菌群落结构和功能类群组成对施肥的响应. *应用生态学报*, 2018, 29(8): 2721–2729.  
Nie SN, Wang Y, Lei XM, Zhao LX, Lin RY, Wang F, Xing SH. Responses of fungal community structure and functional group to fertilization in yellow clayey soil. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(8): 2721–2729. (in Chinese)
- [44] 朱宝光, 李晓民, 姜明, 武海涛, 杨阳. 三江平原浓江河湿地生态廊道区及其周边春季鸟类多样性研究. *湿地科学*, 2009, 7(3): 191–196.  
Zhu BG, Li XM, Jiang M, Wu HT, Yang Y. Bird diversity in Nongjiang River wetland ecological corridor and its surrounding in the Sanjiang Plain in spring. *Wetland Science*, 2009, 7(3): 191–196. (in Chinese)
- [45] Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, Kuramae EE, Van Der Heijden MGA. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nature Communications*, 2019, 10: 4841.

(本文责编 李磊)