



三江源区高寒草原退化对不同生长期土壤真菌群落的影响

杨明新 陈科宇 李成先 黄青东智 张静 谷强

Effects of grassland degradation on soil fungal communities in alpine steppes of the Three-River Headwaters Region during different growth periods

YANG Mingxin, CHEN Keyu, LI Chengxian, HUANG Qingdongzhi, ZHANG Jing, GU Qiang

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0953>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

三江源区高寒草原土壤湿度变化特征及与气候因子的关系

Alpine grassland soil moisture variation characteristics and its relationship with climate factors in Three River Source

草业科学. 2018, 12(1): 46 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2017-0153>

三江源草地植被群落与土壤性质对不同鼠兔密度的响应

Response of vegetation community and soil properties of grassland to different density gradients of *Ochotona curzoniae* in the Sanjiangyuan Region

草业科学. 2019, 36(4): 1105 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0045>

三江源地区高寒草地地上生物量时空动态变化

Temporal and spatial dynamics of alpine grassland biomass in the Three-River Headwater Region

草业科学. 2018, 12(5): 956 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2017-0500>

三江源农牧交错区植被群落及土壤固碳持水能力对退耕还草措施的响应

Response of vegetation community structure, soil carbon sequestration, and water-holding capacity in returning farmland to grassland plots, in the agro-pastoral transitional zone in the Three Rivers Source Region

草业科学. 2017, 11(10): 1999 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0626>

三江源1982–2012年草地植被覆盖度动态及其对气候变化的响应

Spatiotemporal dynamics of grassland coverage in response to climate change from 1982 to 2012 in the Three Rivers Source Region, China

草业科学. 2017, 11(10): 1977 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0619>

不同生长期对籽粒苋干草和青贮饲料品质的影响

Effect of growth stage on the quality of hay and silage of *Amaranthus hypochondriacus*

草业科学. 2019, 36(3): 871 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0309>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0953

杨明新, 陈科宇, 李成先, 黄青东智, 张静, 谷强. 三江源区高寒草原退化对不同生长期土壤真菌群落的影响. 草业科学, 2024, 41(1): 15-25.

YANG M X, CHEN K Y, LI C X, HUANG Q D Z, ZHANG J, GU Q. Effects of grassland degradation on soil fungal communities in alpine steppes of the Three-River Headwaters Region during different growth periods. Pratacultural Science, 2024, 41(1): 15-25.

三江源区高寒草原退化对不同生长期 土壤真菌群落的影响

杨明新^{1,2}, 陈科宇¹, 李成先², 黄青东智², 张 静¹, 谷 强²

(1. 北京林业大学草业与草原学院, 北京 100089; 2. 中国地质调查局西宁自然资源综合调查中心, 青海 西宁 810000)

摘要: 土壤真菌群落在草地生态系统物质循环过程中扮演着重要角色, 但草地退化对不同生长期土壤真菌群落的影响尚不清楚。本研究以三江源高寒草原为研究对象, 通过野外调查和高通量测序技术, 探究草原退化对植物不同生长期土壤真菌群落特征的影响及其驱动因素。结果表明, 三江源区高寒草原不同生长期土壤真菌群落优势菌门均为子囊菌门和担子菌门, 草原退化显著降低了优势菌门的相对丰度; 在不同生长期土壤真菌群落多样性存在显著差异 ($P < 0.05$), 表现为生长季初期较低, 末期则较高; 草原退化对土壤真菌群落多样性影响不显著 ($P > 0.05$), 但显著改变了不同生长期土壤真菌群落结构 ($P < 0.05$); 相比于原生草原, 退化草原土壤真菌群落结构与植物群落特征表现出更强的相关关系, 植物群落生物量和土壤有机质含量是显著影响退化草原土壤真菌群落结构的主要因子 ($P < 0.05$)。研究结果表明, 草原退化改变了土壤真菌群落结构, 增强了土壤真菌群落的资源限制。因此, 针对植被群落的修复将有利于退化高寒草原土壤真菌群落的恢复。

关键词: 三江源; 草地退化; 土壤真菌; 优势菌门; 植被生长期; 资源限制

文献标识码: A 文章编号: 1001-0629(2024)01-0015-11

Effects of grassland degradation on soil fungal communities in alpine steppes of the Three-River Headwaters Region during different growth periods

YANG Mingxin^{1,2}, CHEN Keyu¹, LI Chengxian², HUANG Qingdongzhi², ZHANG Jing¹, GU Qiang²

(1. School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100089, China;

2. Xining Natural Resources Comprehensive Survey Center, China Geological Survey, Xining 810000, Qinghai, China)

Abstract: Soil fungal communities play an important role in nutrient cycling in grassland ecosystems, but the effects of grassland degradation on soil fungal communities during various vegetation growth stages remain unclear. Therefore, we investigated the soil fungal diversity and community composition at the early, middle, and late plant growth periods in original and degraded alpine steppes in the Three-River Headwaters Region using high-throughput sequencing techniques, and then assessed the biotic and abiotic driving factors. The results showed that the dominant soil fungal phyla in the alpine steppe were Ascomycota and Basidiomycota, and grassland degradation significantly reduced their relative abundance. During the different growing seasons, the soil fungal community diversity was significantly different ($P < 0.05$), and was lower at the beginning of the growing season and higher at the end. Grassland degradation did not affect soil fungal

收稿日期: 2022-12-09 接受日期: 2023-03-21

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0304); 三江源地区自然资源综合调查项目 (ZD20220124)

第一作者: 杨明新 (1990-), 男, 青海西宁人, 在读硕士生, 研究方向为草地生态学. E-mail: YMxin@bjfu.edu.cn

通信作者: 张静 (1986-), 女, 山东菏泽人, 副教授, 博士, 研究方向为草地生态学. E-mail: zhangjing_2019@bjfu.edu.cn

共同通信作者: 谷强 (1986-), 男, 山西长治人, 工程师, 研究方向为草地生态学. E-mail: cctvguqiang@qq.com

community diversity significantly ($P > 0.05$), but significantly changed the soil fungal community structure during different growing seasons ($P < 0.05$). When compared with the original alpine steppe, soil fungal community composition variations in the degraded alpine steppe were highly correlated with the plant community, and plant biomass and soil organic matter content were the major factors affecting the soil fungal community composition ($P < 0.05$). In summary, grassland degradation altered soil fungal communities and enhanced their resource limitations during plant growth. Therefore, restoration strategies targeting vegetation communities will facilitate the recovery of soil fungal communities, especially in degraded alpine grasslands.

Keywords: The Three-River Headwaters Region; grassland degradation; soil fungi; phylum dominant bacteria; vegetation growth period; resource limits

Corresponding author: ZHANG Jing E-mail: zhangjing_2019@bjfu.edu.cn

GU Qiang E-mail: cctvguqiang@qq.com

草地生态系统是我国面积最大的陆地生态系统类型,提供了重要的生态系统服务功能,如水源涵养、生物多样性维持、牧草生产、文化传承、地方和区域的旅游和休闲等^[1-3]。但由于 20 世纪对草地的不合理利用和过度开发加之全球气候变化的影响,我国大面积草原处于退化状态^[4]。草地退化的主要表现为植被盖度和生产力下降、毒杂草比例增加,生态环境加速恶化,生物多样性减少,草地生态系统可提供的多种服务功能减弱,最终威胁区域生态安全^[5-6]。草地退化不仅表现为植被群落的退化,土壤与土壤生物群落也会发生同步变化,并影响草地生态系统物质循环和能量流动过程^[7-9]。因此,探究草地退化过程中土壤生物群落的变化规律,对于阐明退化对草地生态过程的影响,提高修复治理效率具有重要意义。

土壤微生物群落是陆地生态系统重要生态过程的主要驱动力,特别是土壤真菌群落在凋落物分解过程中发挥着重要作用^[10]。但在草地退化过程中,由于植物群落和土壤环境的强烈变化,土壤真菌群落组成、结构和多样性通常在一定程度上发生改变,进而影响其群落功能及相关生态过程^[11]。隋心等^[12]在东北三江平原的研究表明,草甸退化显著改变了真菌群落的组成和多样性,并可能增强土壤中碳的释放。蔡晓布等^[13]研究表明,草地退化会导致土壤真菌数量显著下降,进而影响土壤微生物碳氮含量和脲酶、磷酸酶活性。金紫薇等^[8]研究表明,草地退化后土壤微生物群落丰度显著降低,并且明显改变微生物群落结构。Luo 等^[14]研究发现,草地退化降低了土壤真菌群落的复杂性以及生态系统的多功能性。此外,土壤真菌群落具有一定季节

性,群落结构和多样性会随时间变化而发生改变^[15]。Ullah 等^[16]研究表明,季节变化导致的土壤真菌群落改变会影响相关酶的分泌,进而影响土壤碳循环过程。然而,目前鲜有研究关注草地退化对不同生长期土壤真菌群落的影响,限制了草地退化对土壤真菌群落生态过程影响的认识,特别是在草地退化风险较高的青藏高原地区。

青藏高原是世界上面积最大、海拔最高的单一地貌单元,被誉为“亚洲水塔”。而位于青藏高原腹地的三江源地区是我国重要河流上游的关键区,每年向下游供水约 200 亿 m^3 ,是我国影响力最大的生态调节区之一^[17]。高寒草原作为三江源区内主要生态类型之一,受全球气候变化和人类活动的综合影响,草原退化现象普遍,严重威胁区域生态安全^[18-19]。因此,本研究以三江源高寒草原为研究对象,通过野外调查和高通量测序相结合,探究不同生长期草地退化对三江源区高寒草原土壤真菌群落的影响及其驱动因素,为预测草地退化对生态系统过程的影响提供数据支撑,同时为针对性制定土壤群落恢复治理措施提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究区位于青海省三江源国家公园黄河源园区($97^{\circ}01'20''\sim 99^{\circ}14'57''\text{E}$, $33^{\circ}55'05''\sim 35^{\circ}28'15''\text{N}$, 平均海拔 4 500 m)。区域内是典型的高原大陆性气候,具有冷暖交替、旱雨交替的特点,年均降水量 303 mm,年均温 -4°C 。高寒草原是该区域主要草地类型之一,主要优势植物种为紫花针茅 (*Stipa*

purpurea), 常见伴生植物种有草地早熟禾 (*Poa pratensis*)、二裂委陵菜 (*Potentilla bifurca*)、多裂委陵菜 (*P. multifida*)、黑褐苔草 (*Carex atrofusca*) 等。在 20 世纪末期, 由于气候变化、超载过牧以及鼠虫害等原因, 黄河源区草地发生了严重的退化^[20], 虽然近年来政府部门实施了一系列的生态保护工程措施, 草地退化得到有效的遏制, 但研究区仍有部分草地还处于退化阶段, 高寒草原退化后以火绒草 (*Lobularia maritima*)、细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、披针叶野决明 (*Thermopsis lanceolata*)、沙生风毛菊 (*Saussurea arenaria*) 等杂类草为主^[21]。

1.2 采样方法

在研究区内根据草原植被群落特征设置 6 个 1 km × 1 km 的样地 (图 1), 其中以高寒草原区紫花针茅为优势种的样地视为原生草原, 以高寒草原区沙生风毛菊、细叶亚菊、披针叶野决明、火绒草等杂类草为主的样地视为退化草原^[19, 22], 原生草原和退化草原各 3 个样地 (表 1)。于 2021 年植物生长季初期 (5 月 19 日—21 日)、生长季盛期 (8 月 10 日—16 日) 和生长季末期 (10 月 11 日—14 日) 分别进行土壤真菌群落样品采集, 在每个样地内随机选取植被群落、生境条件和利用方式相对一致的区域各设置 4 个 1 m × 1 m 重复样方, 使用内径 3 cm 土钻在样方内随机选择 3 个点采集 0—20 cm 土样混合后作为该样方的土壤样品。将土壤样品过 2 mm 筛, 去除植物残体、根系及石块, -20 °C 冰箱保存用于

提取土壤真菌群落 DNA。于 8 月植物生长盛期进行植被群落调查及土壤理化特征样品采集, 通过样方法测定植物群落不同植物种高度、盖度、频度, 并记录样方内物种丰富度, 然后将植物地上部分全部进行刈割后带回实验室用于测定植物群落生物量。在样方内采用环刀法采集土壤容重样品, 随后用土钻采集的土壤样品一部分用于测定土壤含水率和有机质、有机碳、全氮、全磷、速效磷、铵态氮、硝态氮含量等理化指标。

1.3 土壤理化特征测定方法

土壤容重及含水率均采用烘干法测定; 土壤有机质含量采用重铬酸钾容量法—外加热法测定^[19]; 土壤全氮、全磷、速效磷、铵态氮和硝态氮含量采用连续流动分析仪 (AMS Alliance, Proxima, 法国) 测定。

1.4 土壤 DNA 提取、PCR 扩增、illumina 测序和数据处理

根据说明, 使用 DNeasy Powersoil Kit 试剂盒 (Qiagen, 德国) 从 0.25 g 土壤样品中提取 DNA, 使用 NanoDrop 2000C 分光光度计 (Thermo Fisher Scientific, Inc., Waltham, MA, USA) 测量 DNA 的浓度和质量。使用 ITS3 (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3') 和 ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATA TGC-3') 引物扩增真菌 ITS 区^[23]。PCR 扩增使用 BIO-RAD C1000 Touch™ Thermal Cycler (BIO-RAD, 美国) 完成, 混合后的 PCR 纯化产物, 用 TruSeq® DNA PCR-Free Sample

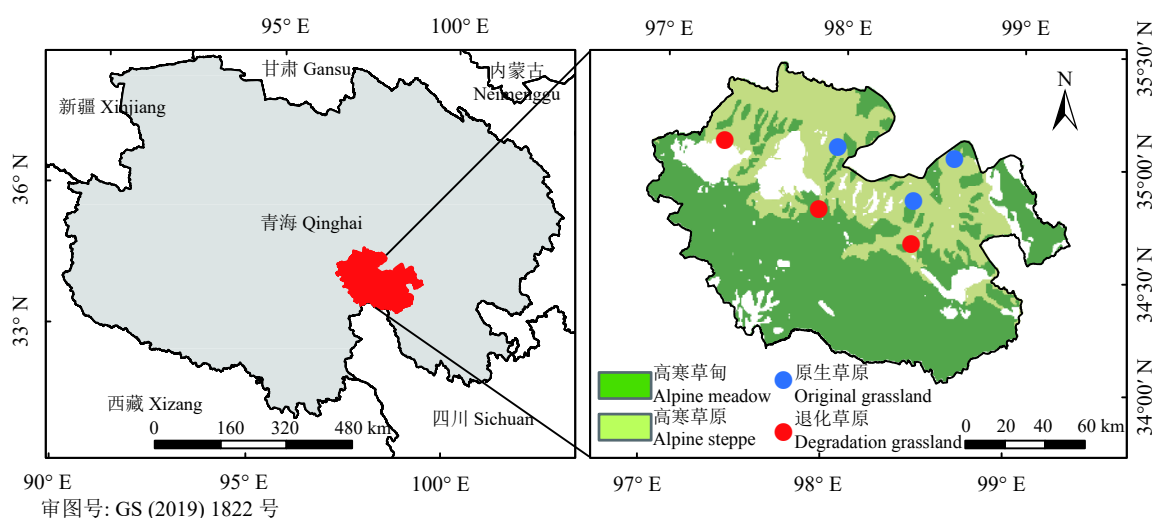


图 1 研究区位置及样地分布图

Figure 1 Location of the study area and distribution of the sampling sites

表 1 样地位置及植被群落特征
Table 1 Locations of sampling sites and vegetation community characteristics

样点 Site	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Elevation/m	草地状态 Vegetation state	优势种 Dominant species
S ₁	97.99	35.03	4 290.9	原生草原 Original grassland	紫花针茅、高山嵩草、早熟禾、火绒草 <i>Stipa purpurea</i> , <i>Kobresia pygmaea</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Lobularia maritima</i>
S ₂	98.43	34.82	4 232.1	原生草原 Original grassland	紫花针茅、二裂委陵菜、青藏薹草、早熟禾 <i>Stipa purpurea</i> , <i>Potentilla bifurca</i> , <i>Carex moorcroftii</i> , <i>Poa pratensis</i>
S ₃	98.62	35.01	4 393.4	原生草原 Original grassland	紫花针茅、早熟禾、高山嵩草、火绒草 <i>Stipa purpurea</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Kobresia pygmaea</i> , <i>Lobularia maritima</i>
S ₄	97.37	35.03	4 304.1	退化草原 Degraded grassland	早熟禾、沙生风毛菊、细叶亚菊、紫花针茅 <i>Poa pratensis</i> , <i>Saussurea arenaria</i> , <i>Ajanía tenuifolia</i> , <i>Stipa purpurea</i>
S ₅	97.91	34.75	4 355.7	退化草原 Degraded grassland	早熟禾、细叶亚菊、沙生风毛菊、火绒草 <i>Poa pratensis</i> , <i>Ajanía tenuifolia</i> , <i>Saussurea arenaria</i> , <i>Lobularia maritima</i>
S ₆	98.42	34.63	4 260.9	退化草原 Degraded grassland	披针叶野决明、沙生风毛菊、早熟禾、紫花针茅 <i>Thermopsis lanceolata</i> , <i>Saussurea arenaria</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Stipa purpurea</i>

Preparation Kit 建库试剂盒 (Illumina, 美国) 进行标准建库, 构建好的文库经过 Qubit, 文库合格后, 使用 Illumina 测序平台进行上机测序。

MiSeq 测序数据的处理由 QIIME 1.7.0(<http://qiime.org/tutorials/tutorial.html>) 完成。根据样本条形码对原始序列进行排序, 并使用 QIIME 对序列进行质控 (长度 > 300 bp, 平均基础质量评分 > 30)。用 UCHIME 算法去除嵌合体序列^[24]。序列通过 QIIME 管道中包含的完全链接聚类方法进行聚类^[25]。基于 97% 的序列相似性阈值, 将序列聚类为操作分类单元 (OTUs)。在 alpha 和 beta 多样性分析中, 每个样品都被提纯到具有最低读数的土壤样品 (50 254 条序列), 并根据生成的物种观察稀释曲线, 使用 Ribosomal Database Project classifier 进行分类。

1.5 数据分析

基于植物群落高度、盖度、频度获得的重要值分别计算植物群落 Shannon 多样性指数和 Pielou 均匀度^[26]。

重要值 (Important value, IV):

$IV = (\text{相对盖度} + \text{相对高度} + \text{相对频度})/3。$

香浓维纳多样性指数 (Shannon-Wiener index, H):

$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i。$

均匀度指数 (Pielou J index, J):

$J = \left(- \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \right) / \ln S。$

式中: P_i 为样方中第 i 种植物在群落中所占的重要值; S 为种 i 所在样方的物种总数^[27]。

使用 SPSS 19.0 的单因素方差分析 (One-way analysis of variance) 和最小差数法 (least significant different, LSD) 进行各项指标 (植物群落生物量、盖度、多样性, 土壤理化特征, 土壤真菌群落特征) 的差异显著性检验。以 OTUs 相对丰度表格作为输入数据, 使用 R version 3.4.0 计算 Bray-Curtis 距离, 采用基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维标度 (nonmetric multidimensional scaling, NMDS) 评估真菌群落结构, 并通过 adonis 命令对不同退化程度和生长期的土壤真菌群落结构进行差异分析。使用 SPSS 19.0 的 Pearson 相关性分析功能, 分析植物群落和土壤理化特征与植物生长盛期真菌群落多样性的相关性。使用 R version 3.4.0 进行消除趋势对应分析 (detrended correspondence analysis, DCA), 并根据结果对原生和退化植物群落特征、土壤理化特征、真菌群落结构进行距离典型相关分析 (distance-based canonical correlation analysis, db-CCA), 分析影响土壤真菌群落的主要因素。

2 结果与分析

2.1 植物生长盛期草原退化对植物群落和土壤理化特征的影响

在高寒草原生长盛期进行的植物群落调查结果显示, 草原退化导致黄河源区植物群落生物量显著下降 ($P < 0.05$) (表 2), 植物群落均匀度指数则显著上升 ($P < 0.05$), 植物群落盖度、丰富度和香浓维纳多样性指数并没有发生显著改变 ($P > 0.05$)。

在植物生长盛期, 草原退化则显著增加了土壤含水率 ($P < 0.05$) (表 3), 但是显著降低了土壤有机质和硝态氮含量 ($P < 0.05$), 对土壤容重、有机碳含量、全氮含量、全磷含量、速效磷含量以及铵态氮含量并没有产生显著影响 ($P > 0.05$)。

2.2 草原退化对不同生长期土壤真菌群落组成的影响

从不同生长期的 72 份土壤样品中合计测得真菌序列 11 920 871 条, 单个样品真菌序列数介于 50 254 ~

985 559, 单个样品的平均序列数为 165 567 条。除去未鉴定种, 不同生长期高寒草原土壤真菌群落优势菌门均为子囊菌门 (Ascomycota) 和担子菌门 (Basidiomycota) (图 2)。

在原生草原, 植物生长季初期和盛期的子囊菌门相对丰度显著高于生长季末期 ($P < 0.05$) (图 2), 而生长季末期的担子菌门、被孢霉门 (Mortierellomycota) 和壶菌门 (Chytridiomycota) 的相对丰度均显著高于初期和盛期 ($P < 0.05$)。在退化草原, 植物生长季初期和盛期的子囊菌门相对丰度同样显著高于末期 ($P < 0.05$), 其他菌门的变化并不明显。

在生长季初期, 草原退化导致子囊菌门的相对丰度显著下降 ($P < 0.05$) (图 2)。而在生长季盛期, 草原退化导致子囊菌门和球囊菌门 (Glomeromycota) 的相对丰度显著下降 ($P < 0.05$), 对其余各菌门相对丰度的影响不显著 ($P > 0.05$)。在生长季末期, 草原退化则显著降低了子囊菌门和担子菌门的相对丰度 ($P < 0.05$), 对其余各菌门的相对丰度则没有产生显著影响 ($P > 0.05$)。

表 2 草原退化对植物群落特征的影响
Table 2 Effects of grassland degradation on plant community characteristics

草地状态 Vegetation state	盖度 Coverage/%	生物量 Biomass/(g·m ⁻²)	丰富度 Richness	香浓维纳多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	均匀度指数 Pielou J index
原生草原 Original grassland	64.25 ± 6.10	413.95 ± 123.95a	10.20 ± 0.71	2.15 ± 0.09	0.21 ± 0.10b
退化草原 Degraded grassland	48.50 ± 5.07	116.77 ± 16.83b	10.00 ± 1.30	1.88 ± 0.20	0.35 ± 0.06a

不同小写字母表示原生草原和退化草原间差异显著($P < 0.05$)。表3同。
Different capital letters indicate significant differences between the original and degraded grasslands at the 0.05 level. This is applicable for Table 3 as well.

表 3 草原退化对土壤理化特征的影响
Table 3 Effects of grassland degradation on soil physicochemical properties

指标 Parameter	原生草原 Original grassland	退化草原 Degraded grassland
土壤容重 Soil bulk density/(g·cm ⁻³)	1.06 ± 0.04	1.14 ± 0.08
土壤含水率 Soil moisture content/%	0.03 ± 0.01b	0.09 ± 0.01a
土壤有机质 Soil organic matter/(g·kg ⁻¹)	18.32 ± 0.98a	13.89 ± 2.67b
土壤全氮 Soil total nitrogen/(g·kg ⁻¹)	0.93 ± 0.05	0.89 ± 0.04
土壤全磷 Soil total phosphorus/(g·kg ⁻¹)	0.41 ± 0.01	0.38 ± 0.02
土壤有效磷 Soil available phosphorus/(mg·kg ⁻¹)	2.93 ± 0.36	3.11 ± 0.35
土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen/(mg·kg ⁻¹)	11.49 ± 0.43	10.55 ± 0.28
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen/(mg·kg ⁻¹)	8.81 ± 0.66a	6.74 ± 0.54b

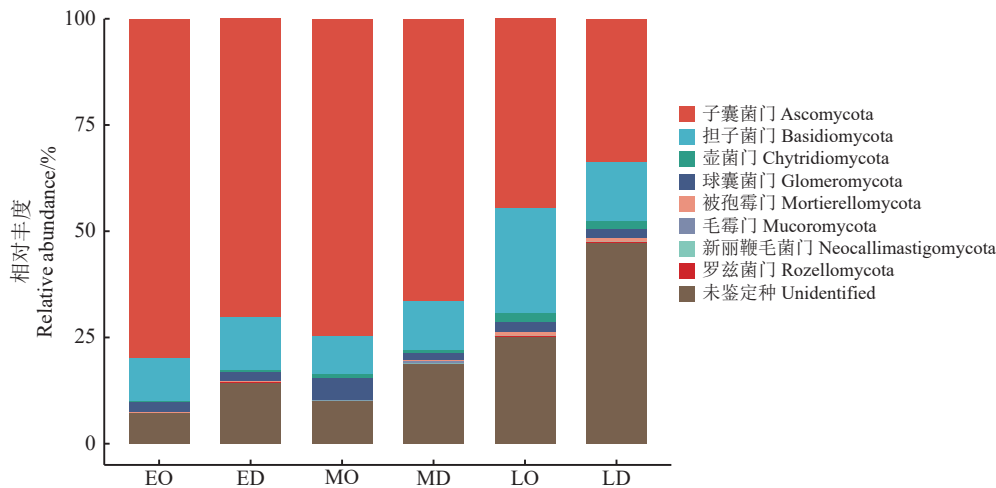


图 2 草原退化对不同生长期土壤真菌群落组成的影响

Figure 2 Effects of grassland degradation on fungal community composition during different growth periods

EO、ED 分别代表生长季初期的原生草原和退化草原，MO、MD 分别代表生长季盛期的原生草原和退化草原，LO、LD 分别代表生长季末期的原生草原和退化草原。

EO and ED represent the original and degraded grasslands at the early growth periods, respectively; MO and MD represent the original and degraded grasslands at the middle growth periods, respectively; and LO and LD represent the original and degraded grasslands at the late growth periods, respectively.

2.3 草原退化对不同生长期土壤真菌群落多样性的影响

在同一生长期内，原生草原和退化草原真菌群落多样性差异不显著 ($P > 0.05$) (表 4)，但是真菌群落多样性均随着植物生长而增加。具体表现为在原生草原和退化草原生长末期的香浓维纳多样性和 OTU 丰度均显著高于初期和盛期 ($P < 0.05$)，而生长盛期和末期真菌群落 Pielou 均匀度则显著高于初期 ($P < 0.05$)。

NMDS 分析 (Stress = 0.19) 和 adonis 分析表明，在原生草原和退化草原，植物生长初期、盛期和末

期下的土壤真菌群落结构分别存在显著差异 ($P < 0.05$) (图 3)。通过 Bray-Curtis 距离对同一生长期不同退化程度的土壤真菌群落结构进行差异分析表明 (表 5)，在同一生长期内，草原退化均导致土壤真菌群落结构发生显著改变 ($P < 0.05$)。

2.4 植物生长盛期土壤真菌群落构成的影响因素

基于最小赤池指数 (akaike information criterion, AIC) 筛选环境因子后建立的 db-CCA 分析表明，在原生草原 (AIC = 211.26, 总解释率 66.55%)，植物群落生物量和均匀度是显著影响不同生长期土壤真菌群落结构的主要环境因素 ($P < 0.05$) (图 4a)；而在

表 4 草原退化对不同生长期土壤真菌群落多样性的影响

Table 4 Effects of grassland degradation on fungal community diversity during different growth periods

指标 Index	原生草原 Original grassland			退化草原 Degraded grassland		
	生长季初期 Early growth periods	生长季盛期 Middle growth periods	生长季末期 Late growth periods	生长季初期 Early growth periods	生长季盛期 Middle growth periods	生长季末期 Late growth periods
香浓维纳多样性 Shannon-Wiener diversity index	5.79 ± 0.23c	6.56 ± 0.27b	7.40 ± 0.29a	5.34 ± 0.32c	6.38 ± 0.29b	7.07 ± 0.25a
OTU 丰度 OTU richness	561.92 ± 21.87b	629.75 ± 34.48b	1 205.00 ± 0.23a	516.42 ± 40.47b	596.42 ± 34.61b	1 169.83 ± 31.63a
Pielou 均匀度 Pielou J index	0.63 ± 0.02b	0.71 ± 0.03a	0.72 ± 0.03a	0.60 ± 0.03b	0.69 ± 0.03a	0.69 ± 0.02a

同行不同小写字母表示各处理间差异显著 ($P < 0.05$)。
Different lowercase letters within the same row indicate significant differences among different periods at the 0.05 level.

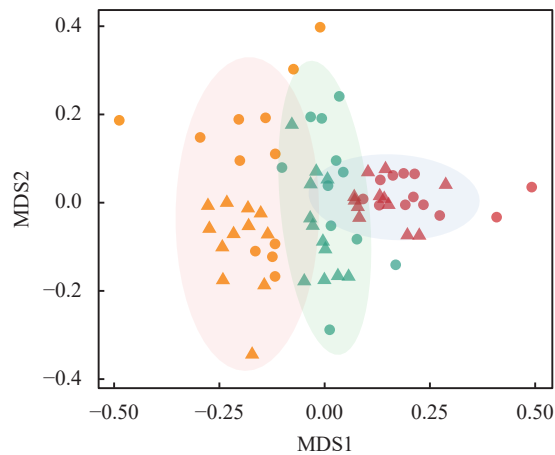


图 3 草原退化对不同生长期土壤真菌群落结构的影响
Figure 3 Effects of grassland degradation on fungal community structure during different growth periods

图中不同形状表示不同草原状况，不同颜色表示不同生长期，其中三角形表示原生草原，圆形表示退化草原，橘黄色表示生长季初期，蓝绿色表示生长季盛期，红色表示生长季末期。
Different shapes in the figure indicate different grassland conditions, where triangles indicate original grassland and circles indicate degraded grassland. Different colors indicate different growth periods, where orange indicates the early growth periods, blue-green indicates the middle growth periods, and red indicates the late growth periods.

退化草原 (AIC = 111.11, 总解释率 81.65%), 植物群落生物量和土壤有机质含量则是显著影响不同生长期真菌群落结构的主要环境因素 ($P < 0.05$) (图 4b)。

3 讨论

3.1 不同生长期土壤真菌群落的变化

真菌是重要的土壤微生物类群，其群落组成通常决定了生态系统的资源利用效率及相关生态功能^[28]。本研究中，不同生长期的原生和退化高寒草原优势菌门均为子囊菌门和担子菌门 (图 2)，与青藏高原地区土壤真菌群落相关研究结果一致^[10, 29-30]。

在高寒生态系统中子囊菌门和担子菌门是最普遍的优势真菌类群^[31]，较强的耐寒能力可能是其在高寒地区占据优势地位的主要原因。此外，植物生长季末期的子囊菌门相对丰度显著低于生长季初期和盛期，而担子菌门、被孢霉门和壶菌门的相对丰度均显著高于初期和盛期 (图 2)。高寒生境下植物和土壤微生物的生命活动均受到土壤养分含量的限制，为了缓解养分竞争压力，植物和土壤微生物对养分的吸收存在季节性分化的特征^[32]，即植物在春夏两季吸收养分以维持其生长发育，而土壤微生物则主要在秋季和冬季早期储存大量养分，并在次年春季受土壤冻融作用进行释放，为生长初期的植物提供养分来源，这种养分的“脉冲式”释放是高寒生态系统最大的养分输入过程^[33]。因此，主要的优势菌门 (子囊菌门) 在植物生长末期相对丰度的下降，可能会影响土壤养分在非生长季来临前的贮存，进一步使土壤更加贫瘠，加剧草原退化。

本研究得出季节变化对土壤真菌群落多样性有着显著的影响，土壤真菌群落多样性均随着植物生长而增加，特别是相较于植物生长盛期和末期，在植物生长初期温度较低且有部分区域积雪覆盖，植物生理代谢活动尚不强烈，而植物生长末期随着根系以及枯落物的大量积累，微生物可利用养分增加，为真菌群落多样性创造了良好的条件，这可能是导致土壤真菌群落多样性初期较低、末期最高的主要原因^[34]。

3.2 草原退化对土壤真菌群落的影响

草原退化在植物不同生长期均显著降低了子囊菌门的相对丰度 ($P < 0.05$)。相关研究证实，子囊菌门相对丰度与土壤氮、磷含量显著相关^[35]，而放牧和土壤硝态氮含量会显著影响担子菌门的相对丰

表 5 同一生长期不同退化程度的土壤真菌群落结构差异分析
Table 5 Differential analysis of soil fungal community structure during different degrees of degradation in the same growth periods

时期 Period	分组 Group	R	P
生长季初期 Early growth period	原生草原vs. 退化草原 Original vs. degraded grasslands	0.24	0.001
生长季盛期 Middle growth period	原生草原vs. 退化草原 Original vs. degraded grasslands	0.15	0.016
生长季末期 Late growth period	原生草原vs. 退化草原 Original vs. degraded grasslands	0.14	0.001

R > 0表示组间存在差异，P表示显著性。
R > 0 indicates a difference between groups, P indicates significance.

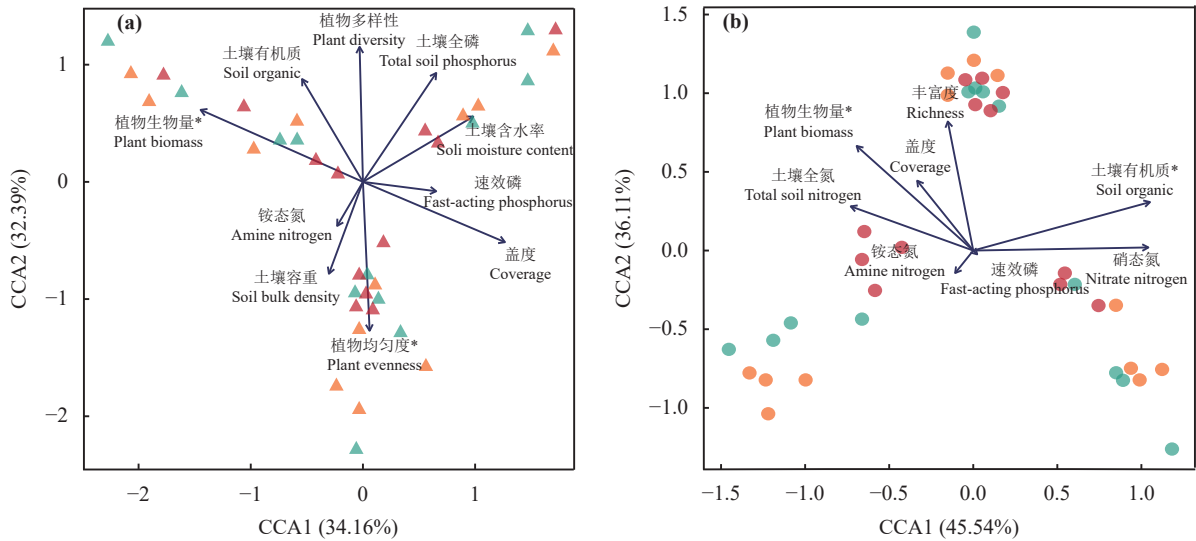


图 4 环境因素与土壤真菌群落结构间的 CCA 分析

Figure 4 CCA of fungal community structure and environmental factors

图 a 为原生草原，图 b 为退化草原，不同颜色表示不同生长期，其中橘黄色表示生长季初期，蓝绿色表示生长季盛期，红色表示生长季末期。*表示 $P < 0.05$ 。

Figure a shows the original grassland and Figure b shows the degraded grassland. Different colors indicate different growth periods, where orange indicates the early growth periods, blue-green indicates the middle growth periods, and red indicates the late growth periods. * indicates significance at the 0.05 level.

度^[32,36]。本研究中，虽然除硝态氮外，退化草原土壤氮、磷含量与原生草原差异不显著，但整体上低于原生草原，且放牧和野生动物采食是导致黄河源地区草原退化的主要原因之一^[20]。因此，放牧扰动和草原退化导致的土壤养分限制可能是引起植物生长盛期的子囊菌门和末期的子囊菌门、担子菌门相对丰度下降的主要原因。

生物多样性被认为是驱动生物群落生态过程和生态功能的重要因素^[33,37]。本研究发现，在三江源高寒草原生态系统中，草原退化对土壤真菌群落的多样性影响并不显著，但整体上退化草原的真菌多样性低于原生草原(表 4)。退化未导致真菌群落多样性显著改变的研究结果与 Li 等^[38]一致。生态系统为群落提供的生态位通常是决定群落生物多样性的关键因素^[10]。本研究中的退化草原样地均处于轻中度退化阶段，植物种类发生了明显改变，但丰富度和多样性变化不显著；除土壤含水率、有机质和硝态氮含量外，土壤理化特征整体变化也不明显，这些可能是真菌多样性未产生显著改变的原因。

3.3 土壤真菌群落的影响因素

探究退化草原真菌群落的影响因素，对于针对性制定合理的草原修复治理措施具有重要意义^[38-39]。

本研究中，在植物生长盛期，原生草原的植物群落生物量和均匀度对土壤真菌群落产生较大影响，而草原退化后植物生物量和土壤有机质对退化草原土壤真菌群落结构的影响更大。Xu 等^[40]研究表明植物生物量在原生和退化草原均是显著影响土壤真菌群落结构的主要因素，与本研究结果相似。此外研究表明退化草地中土壤养分有效性是土壤微生物群落变化的驱动因素^[32,38,41]。草原退化导致了植被地上、地下生物量的下降，植物生物量则直接决定了微生物主要碳源的凋落物量，在底物相对匮乏的生境中可利用资源有效性对土壤真菌群落结构的影响可能更强^[42-43]，特别是在退化草原土壤有机质含量对真菌群落的影响增强，也进一步强调了有机碳源对真菌群落结构的驱动作用。

4 结论

三江源区高寒草原土壤真菌群落优势菌门为子囊菌门和担子菌门，其中子囊菌门丰度在生长季初期达到最大，担子菌门丰度在生长季末期达最大，且不同生长期草原退化对土壤真菌群落多样性的影响不显著，但显著改变了真菌群落组成和结构。在原生草原植物群落生物量和均匀度显著影响土

壤真菌群落结构,而在退化草原,植物群落生物量和土壤有机质含量则是土壤真菌群落结构的主要影响因子。因此,通过建植栽培草地、添加有机肥

等措施提升植物群落生产力,能够缓解土壤真菌群落的养分限制,实现植被与土壤的同步治理,提升退化草原治理效率。

参考文献 References:

- [1] DONG S K, WEN L, LI Y Y, WANG X X, ZHU L, LI X Y. Soil-quality effects of grassland degradation and restoration on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Soil Science Society of America Journal*, 2012, 76(6): 2256-2264.
- [2] HAN X, LI Y, DU X, LI Y, WANG Z, JIANG S, LI Q. Effect of grassland degradation on soil quality and soil biotic community in a semi-arid temperate steppe. *Ecological Processes*, 2020, 9(1): 749-759.
- [3] 贺金生, 卜海燕, 胡小文, 冯彦皓, 李守丽, 朱剑霄, 刘国华, 王彦荣, 南志标. 退化高寒草地的近自然恢复: 理论基础与技术途径. *科学通报*, 2020, 65(34): 3898-3908.
- HE J S, BU H Y, HU S, FENG Y H, LI S L, ZHU J X, LIU G H, WANG Y R, NAN Z B. Near-natural recovery of degraded alpine grasslands: Theoretical basis and technical approaches. *Science Bulletin*, 2020, 65(34): 3898-3908.
- [4] HU Y F, HAN Y Q, ZHANG Y Z, ZHUANG Y. Extraction and dynamic spatial-temporal changes of grassland deterioration research hot regions in China. *Journal of Resources and Ecology*, 2017, 8(4): 352-358.
- [5] 李媛媛, 董世魁, 朱磊, 温璐, 李小艳, 王学霞. 青藏高原高寒草甸退化与人工恢复过程中植物群落的繁殖适应对策. *生态学报*, 2013, 33(15): 4683-4691.
- LI Y Y, DONG S K, ZHU L, WEN L, LI X Y, WANG X X. Reproductive adaptation of plant communities in alpine meadow degradation and artificial restoration on the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(15): 4683-4691.
- [6] 龙瑞军, 董世魁, 胡自治. 西部草地退化的原因分析与生态恢复措施探讨. *草原与草坪*, 2005(6): 3-7.
- LONG R J, DONG S K, HU Z Z. Analysis of the causes of grassland degradation in the west and discussion of ecological restoration measures. *Grassland and Turf*, 2005(6): 3-7.
- [7] WEN L, DONG S, LI Y, WANG X, LI X, SHI J, DONG Q. The impact of land degradation on the C pools in alpine grasslands of the Qinghai-Tibet Plateau. *Plant and Soil*, 2013, 368(1/2): 329-340.
- [8] 金志薇, 钟文辉, 吴少松, 韩成. 植被退化对滇西北高寒草地土壤微生物群落的影响. *微生物学报*, 2018, 58(12): 2174-2185.
- JIN Z W, ZHONG W H, WU S S, HAN C. Effects of vegetation degradation on soil microbial communities in alpine grasslands of northwest Yunnan. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(12): 2174-2185.
- [9] 韩丛丛, 杨阳, 刘秉儒, 谢应忠. 草地土壤微生物多样性影响因子. *草业科学*, 2014, 31(12): 2242-2250.
- HAN C C, YANG Y, LIU B R, XIE Y Z. Factors influencing microbial diversity in grassland soils. *Pratacultural Science*, 2014, 31(12): 2242-2250.
- [10] CHEN K, HU L, WANG C, YANG W, ZI H, MANUEL L. Herbaceous plants influence bacterial communities, while shrubs influence fungal communities in subalpine coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, 2021, 500: 119656.
- [11] 赵文, 尹亚丽, 李世雄, 王玉琴, 王彦龙. 三江源区退化高寒草甸土壤真菌群落特征. *应用生态学报*, 2021, 32(3): 869-877.
- ZHAO W, YIN Y L, LI S X, WANG Y Q, WANG Y L. Characteristics of soil fungal communities in degraded alpine meadows of the Sanjiangyuan region. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(3): 869-877.
- [12] 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 R T, XU N, LIU Y N, CHAI C R, WANG J F, FU X L, ZHONG H X, NI H W. Changes in soil fungal community structure composition in Little Leaf Chapter wetlands at different stages of degradation in the Sanjiang Plain. *Environmental Science*, 2016, 37(9): 3598-3605.
- [13] 蔡晓布, 周进, 钱成. 不同退化程度高寒草原土壤微生物活性变化特征研究. *土壤学报*, 2008, 45(6): 1110-1118.
- CAI X B, ZHOU J, QIAN C. Characterization of microbial activity in alpine grasslands with different degrees of degradation. *Acta Pedologica Sinica*, 2008, 45(6): 1110-1118.
- [14] LUO S, PNG G K, OSTLE N J, ZHOU H, HOU X, LUO C, QUINTON J N, SCHAFFNER U, SWEENEY C, WANG D, WU J,

- WU Y, BARDGETT R D. Grassland degradation-induced declines in soil fungal complexity reduce fungal community stability and ecosystem multifunctionality. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 176: 108865.
- [15] KENNEDY N, BRODIE E, CONNOLLY J, CLIPSON N. Seasonal influences on fungal community structure in unimproved and improved upland grassland soils. *Canadian Journal of Microbiology*, 2006, 52(7): 689-694.
- [16] ULLAH M R, CARRILLO Y, DIJKSTRA F A. Drought-induced and seasonal variation in carbon use efficiency is associated with fungi: bacteria ratio and enzyme production in a grassland ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 155: 108159.
- [17] 赵新全, 周华坤. 三江源区生态环境退化、恢复治理及其可持续发展. *中国科学院院刊*, 2005(6): 37-42.
ZHAO X Q, ZHOU H K. Ecological degradation, restoration and sustainable development in the Sanjiangyuan area. *Proceedings of the Chinese Academy of Sciences*, 2005(6): 37-42.
- [18] 朴世龙, 张宪洲, 汪涛, 梁尔源, 汪诗平, 朱军涛, 牛犇. 青藏高原生态系统对气候变化的响应及其反馈. *科学通报*, 2019, 64(27): 2842-2855.
PIAO S L, ZHANG X Z, WANG T, LIANG E Y, WANG S P, ZHU J T, NIU B. Response of Qinghai-Tibet Plateau ecosystems to climate change and its feedbacks. *Science Bulletin*, 2019, 64(27): 2842-2855.
- [19] 周华坤, 赵新全, 温军, 陈哲, 姚步青, 杨元武, 徐维新, 段吉闯. 黄河源区高寒草原的植被退化与土壤退化特征. *草业学报*, 2012, 21(5): 1-11.
ZHOU H K, ZHAO X Q, WEN J, CHEN Z, YAO B Q, YANG Y W, XU W X, DUAN J B. Vegetation degradation and soil degradation characteristics of alpine grassland in the Yellow River source area. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(5): 1-11.
- [20] 周华坤, 周立, 刘伟, 赵新全, 来德珍. 青海省玛多县草地退化原因及畜牧业可持续发展. *中国草地*, 2003(6): 64-68.
ZHOU H K, ZHOU L, LIU W, ZHAO X Q, LAI D Z. Causes of grassland degradation and sustainable development of animal husbandry in Mado County, Qinghai Province. *China Grassland*, 2003(6): 64-68.
- [21] 赵新全. 三江源国家公园生态系统现状、变化及管理. 北京: 科学出版社, 2021: 15-19.
ZHAO X Q. Ecosystem Status, Change and Management in Sanjiangyuan National Park. Beijing: Science Press, 2021: 15-19.
- [22] 周华坤, 赵新全, 马玉寿, 徐世晓, 董全民, 赵亮, 施建军. DB 63/T981-2011, 高寒草原退化等级划分. 西宁: 青海省市场监督管理局, 2011.
ZHOU H K, ZHAO X Q, MA Y S, XU S X, DONG Q W, ZHAO L, SHI J J. DB 63/T981-2011 Classification of alpine grassland degradation levels. Xining: Administration for Market Regulation of Qinghai Province, 2011.
- [23] HORISAWA S, SAKUMA Y, DOI S. Identification and species-typing of wood rotting fungi using melting curve analysis. *Journal of Wood Science*, 2013, 59(5): 432-441.
- [24] EDGAR R C, HAAS B J, CLEMENTE J C, QUINCE C, KNIGHT R. UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics*, 2011, 27(16): 2194-2200.
- [25] CAPORASO J G, LAUBER C L, WALTERS W A, BERG-LYONS D, HUNTLEY J, FIERER N, OWENS S M, BETLEY J, FRASER L, BAUER M, GORMLEY N, GILBERT J A, SMITH G, KNIGHT R. Ultra-high-throughput microbial community analysis on the Illumina HiSeq and MiSeq platforms. *The ISME Journal*, 2012, 6(8): 1621-1624.
- [26] 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳. 基础生态学(第三版). 北京: 高等教育出版社, 2015(7): 152-154.
NIU C J, LOU A R, SUN R Y. Basic Ecology (3rd Edition). Beijing: Higher Education Press, 2015(7): 152-154.
- [27] 向雪梅, 德科加, 林伟山, 冯廷旭, 魏希杰, 王伟, 徐成体, 钱诗玮. 氮素添加对高寒草甸植物群落多样性和土壤生态化学计量特征的影响. *草地学报*, 2021, 29(12): 2769-2777.
XIANG X M, Dekeja, LIN W S, FENG T X, WEI X J, WANG W, XU C T, QIAN S Y. Effects of nitrogen addition on plant community diversity and soil ecological stoichiometry in alpine meadows. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(12): 2769-2777.
- [28] 杨海水, 熊艳琴, 王琪, 郭伊, 戴亚军, 许明敏. AM真菌物种多样性: 生态功能、影响因素及维持机制. *生态学报*, 2016, 36(10): 2826-2832.
YANG H S, XIONG Y Q, WANG Q, GUO Y, DAI Y J, XU M M. AM fungal species diversity: ecological functions, influencing factors and maintenance mechanisms. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(10): 2826-2832.
- [29] CAO J, PAN H, CHEN Z, SHANG H. Bacterial, fungal, and archaeal community assembly patterns and their determining factors across three subalpine stands at different stages of natural restoration after clear-cutting. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, 20(7): 2794-2803.

- [30] 张文娟, 薛娴, 彭飞, 尤全刚, 潘晶, 李成阳, 赖焱敏. 人工干预对黄河源区沙化草地土壤微生物群落的影响. 草业科学, 2019, 36(4): 970-979.
- ZHANG W J, XUE X, PENG F, YOU Q G, PAN J, LI C Y, LAI C M. Effects of artificial intervention on soil microbial communities in sandy grassland in the Yellow River source area. *Pratacultural Science*, 2019, 36(4): 970-979.
- [31] KANG B, BOWATTE S, HOU F. Soil microbial communities and their relationships to soil properties at different depths in an alpine meadow and desert grassland in the Qilian mountain range of China. *Journal of Arid Environments*, 2021, 184: 104316.
- [32] 王永宏, 田黎明, 艾鹭, 陈仕勇, 泽让东科. 短期牦牛放牧对青藏高原高寒草地土壤真菌群落的影响. 草业学报, 2022, 31(10): 41-52.
- WANG Y H, TIAN L M, AI X, CHEN S Y, Zerangdongke. Effects of short-term yak grazing on soil fungal communities in alpine grasslands of the Tibetan Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(10): 41-52.
- [33] MEYER S, EBELING A, EISENHAUER N, MOMMER L, RAVENEK J M, WEIGELT A. Effects of biodiversity strengthen over time as ecosystem functioning declines at low and increases at high biodiversity. *Ecosphere*, 2016, 7(12). DOI:10.1002/ecs2.1619
- [34] 郑文玲, 赵鸿彬, 韩冰, 范宇凤, 张涛, 张晓馥, 白雪. 退化草原植物生长季土壤微生物群落结构与多样性变化. 中国草地学报, 2021, 43(10): 46-54.
- ZHENG W L, ZHAO H B, HAN B, FAN Y F, ZHANG T, ZHANG X F, BAI X. Changes in soil microbial community structure and diversity during the growing season of degraded grassland plants. *Chinese Journal of Grassland*, 2021, 43(10): 46-54.
- [35] KAISERMANN A, MARON P A, BEAUMELLE L, LATA J C. Fungal communities are more sensitive indicators to non-extreme soil moisture variations than bacterial communities. *Applied Soil Ecology*, 2015, 86: 158-164.
- [36] 张豪睿, 付刚. 藏北高寒草地土壤真菌群落系统发育多样性对放牧的响应. 草地学报, 2022, 30(1): 21-28.
- ZHANG H R, FU G. Phylogenetic diversity of soil fungal communities in alpine grasslands of northern Tibet in response to grazing. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(1): 21-28.
- [37] HOOPER D U, ADAIR E C, CARDINALE B J, BYRNES J E K, HUNGATE B A, MATULICH K L, GONZALEZ A, DUFFY J E, GAMFELDT L, O CONNOR M I. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 2012, 486: 105-108.
- [38] LI H, QIU Y, YAO T, HAN D, GAO Y, ZHANG J, MA Y, ZHANG H, YANG X. Nutrients available in the soil regulate the changes of soil microbial community alongside degradation of alpine meadows in the northeast of the Qinghai-Tibet Plateau. *Science of the Total Environment*, 2021, 792: 148363.
- [39] MAO L, PAN J, JIANG S, SHI G, QIN M, ZHAO Z, ZHANG Q, AN L, FENG H, LIU Y. Arbuscular mycorrhizal fungal community recovers faster than plant community in historically disturbed Tibetan grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 134: 131-141.
- [40] XU M, WANG J, ZHU Y, HAN X, REN C, YANG G. Plant biomass and soil nutrients mainly explain the variation of soil microbial communities during secondary succession on the Loess Plateau. *Microbial Ecology*, 2022, 83(1): 114-126.
- [41] 李海云, 姚拓, 高亚敏, 张建贵, 马亚春, 路晓雯, 杨晓蕾, 张慧荣, 夏东慧. 退化高寒草地土壤真菌群落与土壤环境因子间相互关系. 微生物学报, 2019, 59(4): 678-688.
- LI H Y, YAO T, GAO Y M, ZHANG J G, MA Y C, LU X W, YANG X L, ZHANG H R, XIA D H. Interrelationships between soil fungal communities and soil environmental factors in degraded alpine grasslands. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(4): 678-688.
- [42] PRESCOTT C E, GRAYSTON S J. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 2013, 309: 19-27.
- [43] 姚玉娇, 梁婷, 马源, 周会程, 肖海龙, 孙斌, 张德罡, 陈建纲. 土壤微生物群落多样性对高寒草甸退化程度的响应. 草地学报, 2020, 28(6): 1489-1497.
- YAO Y J, LIANG T, MA Y, ZHOU H C, XIAO H L, SUN B, ZHANG D G, CHEN J G. Response of soil microbial community diversity to degradation in alpine meadows. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(6): 1489-1497.

(责任编辑 苟燕妮)