

藏北高寒草甸不同深度土壤生物群落结构的高通量分析

侯磊^{1,2}, 薛会英^{1*}

(1. 西藏农牧学院 资源与环境学院, 西藏 林芝 860000; 2. 青藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏 林芝 860000)

摘要: 为了解藏北高寒草甸土壤生物群落结构, 采用高通量测序技术, 研究了那曲高寒草甸 0~5、5~10、10~15、15~20、20~25 cm 土壤深度范围内生物群落组成与结构差异。结果表明, 可操作分类单元(OTUs)在 20~25 cm 土层最少, 且该层次 Chao1 指数和观测到的物种数均显著少于 0~20 cm 各土层。在门水平, 0~25 cm 各土层均以 Opisthokonta 为最优势群落, 但 20~25 cm 土层的 Archaeplastida 群落较 0~20 cm 各土层的相对丰度高。在纲水平, 0~20 cm 各土层均以 Nucleotmycea 为最优势群落, 但到 20~25 cm 土层则转变为以 Holozoa 为最优势群落。在目水平, 0~20 cm 各土层均以 fungi 为最优势群落, 但到 20~25 cm 土层则转变为以 Metazoa_(Animalia)为最优势群落。研究发现不同深度土壤生物群落种类及丰度有一定差异, 尤其是 20~25 cm 土层的土壤生物群落与 0~20 cm 内各土层之间有很大不同, 说明土壤有机质可能影响土壤生物群落的分布, 本结论可为进一步研究藏北高寒草甸土壤生物群落特征提供一定依据。

关键词: 土壤生物; 群落结构; 高通量测序; 高寒草甸; 青藏高原

中图分类号: S154.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-7461(2021)03-0017-05

High-throughput Analysis of Soil Organism Community Structure in
Alpine Meadow in Northern Tibet

HOU Lei^{1,2}, XUE Hui-ying^{1*}

(1. College of Resources&Environment, Tibet Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, Tibet, China;
2. Key Laboratory of Forest Ecology in Tibet of Ministry of Education, Nyingchi 860000, Tibet, China)

Abstract: In order to understand the structure of alpine meadow soil community in Northern Tibet, high-throughput sequencing technology was used to study the differences in the composition and structure of the edaphone soil community at the soil layer of 0—5, 5—10, 10—15, 15—20, and 20—25 cm in Naqu alpine meadow. The results showed that 20—25 cm soil layer with the least operational taxonomic units (OTUs) had less Chao1 index and the number of observed species in all soil layers. At the Phylum level, Opisthokonta was the most dominant community in 0—25 cm layer, but the relative abundance of Archaeplastida community in 20—25 cm layer was higher than that in 0—20 cm layer. Nucleotmycea was the most dominant community in 0—20 cm layer in the Class level, but Holozoa was the dominant community in 20—25 cm layer in the Class level. Fungus was the most dominant community in 0—20 cm layer, but Metazoa_(Animalia) was the most dominant community in 20—25 cm layer. Differences were found in the types and abundances of soil organism among different depths, especially the soil organism between 20—25 and 0—20 cm soil layers. The results would provide some bases for further study on the characteristics of the soil organism in the alpine meadow in Northern Tibet.

收稿日期: 2020-06-01 修回日期: 2020-07-07

基金项目: 西藏自治区自然科学基金(XZ2019ZRG-49(Z)); 国家自然科学基金(31660155); 青藏高原森林生态教育部重点实验室开放课题(XZA-JYBSYS-2020-07)。

作者简介: 侯磊。研究方向: 土壤生态学。E-mail: 465133704@qq.com

* 通信作者: 薛会英, 博士, 教授。研究方向: 土壤生态学。E-mail: 472425717@qq.com

Key words: soil organism; community structure; high-throughput sequencing; alpine meadow; Tibet Plateau

土壤生物多样性及其在生态系统中发挥着重要功能,是土壤生态学研究的重要部分^[1]。土壤生物多样性指土壤和凋落物层中生活的生物类群的多样性^[2],是地球上生物多样性最丰富的生境之一^[3],包括细菌、真菌、线虫、跳虫、蚯蚓、蚂蚁等^[4]。庞大的土壤多样性在凋落物分解、养分循环、植物群落维持和演替等方面^[5-7]有着重要作用,此外还提供如土壤发育、水分供给、调节气候、维持初级生产力等^[8-9]重要的生态系统服务功能。

青藏高原天然草地面积约占我国草地面积的1/3,是我国天然草地分布面积最大的一个区,是我国主要畜牧业基地之一,但由于极端高寒条件,生态环境极为脆弱。高寒草甸作为青藏高原的主体生态系统,是物种及遗传基因最丰富的地区之一,在全球高寒生物多样性保护中具有重要地位^[10]。伴随着气候变化和放牧活动,青藏高原高寒草甸地上植物多样性受到不同程度影响^[11-12],同时将改变地下生物多样性特征^[13]。而我们目前对青藏高原高寒草甸地下生物多样性的了解极为有限,多为针对微生物的研究^[14-15],对其他不同生物则较少涉及,这约束了我们对青藏高原高寒草甸生态系统的认识,继而影响了对全球变化影响的整体把握。

高通量测序技术在微生物研究方面得到广泛应用^[16-18],目前在青藏高原高寒草甸土壤线虫群落^[19-20]、细菌和真菌群落^[21-22]、原核生物群落^[23]研究方面也得到一些应用。本研究利用高通量测序技术,对青藏高原高寒草甸不同深度土壤生物群落多样性进行研究,为理解青藏高原高寒草甸的土壤生物垂直分布规律提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验区位于西藏那曲色尼区西藏大学那曲生态环境综合观测站固定样地内(31°31′38″—31°32′02″N,92°04′03″—92°04′16″E)。大陆性气候特征明显,暖季短而温凉,冷季长而寒冷,年平均气温-2.8℃~1.6℃,全年无绝对无霜期,年降水量100~300 mm。土壤为高寒草甸土,植物优势种有高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、矮生嵩草(*K. humilis*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、钉柱委陵菜(*P. saundersiana*)、乳白香青(*Anaphalis lactea*)等^[24]。

1.2 研究方法

1.2.1 土样采集及处理 2017年10月,在试验区

固定样地内设置3块样地,样地面积均为2.5 m×2.5 m,样地间均超过100 m。高寒草甸土层较薄,试验区20 cm以下多为砂石土,为比较详细了解土壤中生物分布状况,使用土钻,采用三点取样法分别采集0~5、5~10、10~15、15~20、20~25 cm共5个层次的土壤样品,混合均匀装入无菌采样袋,分别命名为N1、N2、N3、N4、N5,置入冷藏箱中于当天尽快带回实验室,置于一80℃冰箱内保藏。

1.2.2 DNA提取与PCR扩增 采用DNA抽提试剂盒对样本基因组DNA进行提取,之后利用琼脂糖凝胶电泳检测DNA的纯度和浓度,取适量样品于离心管中。以稀释后的基因组DNA为模板,根据测序区域的选择,使用带Barcode的特异引物,KAPA公司的HiFi Hot Start Ready Mix高保真酶进行PCR,确保扩增效率和准确性。真菌多样性鉴定对应区域:18S(引物817F和1196R),若为其他区域则将区域及引物进行替换。

1.2.3 PCR产物的混样和纯化 PCR产物使用电泳检测,检测后使用磁珠纯化,纯化后作为二轮PCR模板并进行二轮PCR扩增,并再次使用电泳检测,检测后使用磁珠纯化,纯化后对PCR产物进行Qubit定量。根据PCR产物浓度进行等量混样,并上机测序。

1.2.4 生物信息分析及数据分析 原始数据为FASTQ格式。使用Trimmomatic软件对原始双端序列进行去杂。去杂参数为:检测并截去模糊碱基N;并采用滑窗法检查平均碱基质量,当质量低于20时,截取前面高质序列。去杂后的双端序列利用FLASH软件进行。拼接参数为:最小的overlap为10 bp、最大的Overlap为200 bp、最大错配率为20%。为保证结果的准确性,可进行精准去杂,去除含有模糊碱基(ambiguous)、单碱基高重复区(homologous)的序列以及长度过短的序列。精准去杂的参数为:去掉含有N碱基的序列,保留碱基质量分数Q20达到至少75%的序列。同时,利用usearch检测并去除序列中的嵌合体序列。测序数据进行预处理生成优质序列之后,采用UPARSE软件,根据序列的相似性,将序列归为多个OTU。参数为序列相似度≥97%被归为一个OTU单元。使用QIIME软件包的挑选出各个OTU的代表序列,并将所有代表序列与数据库进行比对注释。16S使用Silva(version123)数据库比对。物种比对注释使用RDP classifier软件,保留置信区间>0.7的注释结果。

2 结果与分析

2.1 Tags 及物种注释度统计

由表 1 可知,在藏北高寒草甸 5 个不同土层样本中,分别平均获取 110 736、114 688、126 500、112 128、127 663 条 tag。其中可获得分类信息的

tag 分别为 85 829、93 183、99 389、91 197、103 051 条。频率为 1 且无法被聚类到 OTUs 的 tag 分别有 24 907、21 505、27 111、20 931、24 612 条。不同土层分别有 97% 序列相似性的 OTU 有 480、483、508、489、365 个。总体而言,土层最深的 N5 的 OTUs 最少,以上各土层则无特别明显的规律。

表 1 Tags 和 OTUs 统计

Table 1 The number of tag and OTU of samples

样本	总 tags 数	无法聚类的 tags 数	获得注释信息的 tags 数	可操作分类单元
N1	110 736±94a	24 907±660a	85 829±1 948a	480±22a
N2	114 688±1 191a	21 505±1 394b	93 183±1 083ab	483±16a
N3	126 500±1 392b	27 111±2 103a	99 389±2 384bc	508±21a
N4	112 128±3 570a	20 931±926b	91 197±1 196ab	489±27a
N5	127 663±7 983b	24 612±2 176a	103 051±9 525c	365±16b

注:N1~N5 分别指不同土层的土壤样本。Total tags 指样本的总 tags 数,即有效 tags;Unique tags 指频数为 1 且无法被聚类到 OTUs 的 tags 数目;Taxon tags 指用于构建 OTUs 并且获得注释信息的 tags 数目;Unclassifiedtags 指没有获得界级别注释信息的 tags 数目;OTUs 指每个样本得到的 OTUs 数目。同列数据不同字母表示差异显著($P<0.05$),相同字母表示差异不显著($P<0.05$)。

2.2 Alpha 多样性

以多样性指数 Chao1 指数(表征物种丰富度)制作稀释曲线见图 1。从图 1 可知,5 个不同土层的样本稀释曲线整体上趋于平缓,说明所得序列可以反映环境中土壤生物群落结构。

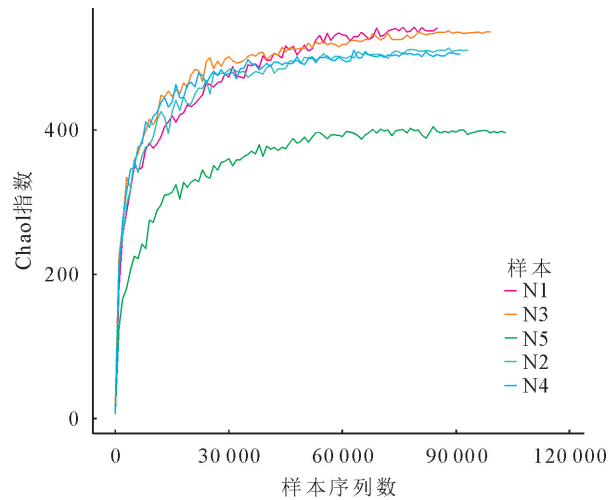


图 1 土壤生物测序的稀释曲线

Fig. 1 Rarefaction curves of each sample

各样本中的 Alpha 指标见表 2。由表 2 可知,不同深度土层土壤生物群落样本间 Chao1 指数、Shannon 指数和观测到的物种数的最小值均位于最深的 N5,且 N5 的 Chao1 指数和观测到的物种数与 N1~N4 的差异均显著($P<0.05$)。

2.3 各分类水平土壤生物组成

门水平土壤生物群落组成见图 2。在不同土壤层次,Opisthokonta 均为最优势群落,相对丰度分别占 N1~N5 的 87.86%、82.83%、84.76%、84.89%、84.58%。但最深的 N5 的 Archaeplastida

群落比 N1~N5 的相对丰度都高,占 13.45%,其他层次都在 7.50% 以下。

纲水平土壤生物群落组成见图 3。各土壤层次的优势群落的前 3 个生物群落均为 Nucleotmycea、Holozoa、Chloroplastida。但 N1~N4 主要均以 Nucleotmycea 为最优势群落,分别占 80.69%、76.92%、79.21%、76.33%;在 N5 则以 Holozoa 为最优势群落,占 52.36%,Nucleotmycea 次之,占 32.11%。

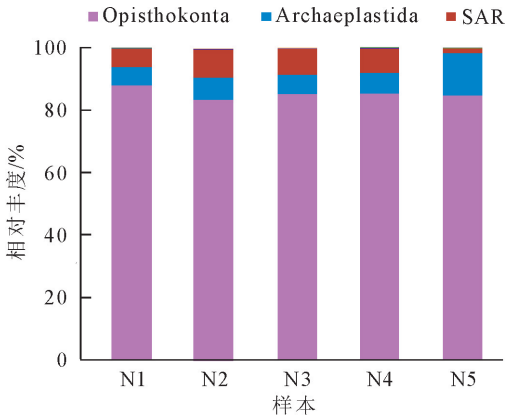


图 2 门水平土壤生物群落组成

Fig. 2 Edaphone soil communities structure at the Phylum level

目水平土壤生物群落组成见图 4。各土壤层次的前 3 个主要优势群落均为 Fungi、Metazoa_(Animalia)、Charophyta。但 N1~N4 与 N5 之间组成差异较大:N1~N4 以 Fungi 为最优势群落,分别占 80.72%、76.91%、79.37%、76.01%;N5 则以 Metazoa_(Animalia)为最优势群落,占 52.91%,Fungi 次之,占 32.51%。可见较深层次的 N5 的土壤生物群落组成与之上土层有很大差异。

表 2 Alpha 多样性
Table 2 Alpha diversity indices

样本	Chao1 指数	香农指数	辛普森指数	观测到的物种数
N1	537±8.26c	4.04±0.15bc	0.834±0.01b	477±13.65b
N2	502±4.52b	3.76±0.12ab	0.784±0.01a	478±10.15bc
N3	527±4.67c	4.57±0.03d	0.858±0.01b	494±7.02c
N4	507±7.97b	4.13±0.37c	0.834±0.02b	486±3.51bc
N5	393±2.77a	3.58±0.06a	0.782±0.02a	357±4.04a

注：N1~N5 分别指不同土层的土壤样本。同列数据不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

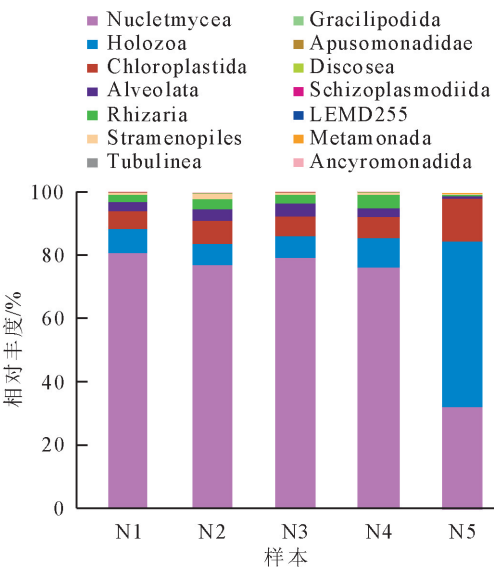


图 3 纲水平土壤生物群落组成

Fig. 3 Edaphone soil communities structure at the Class level

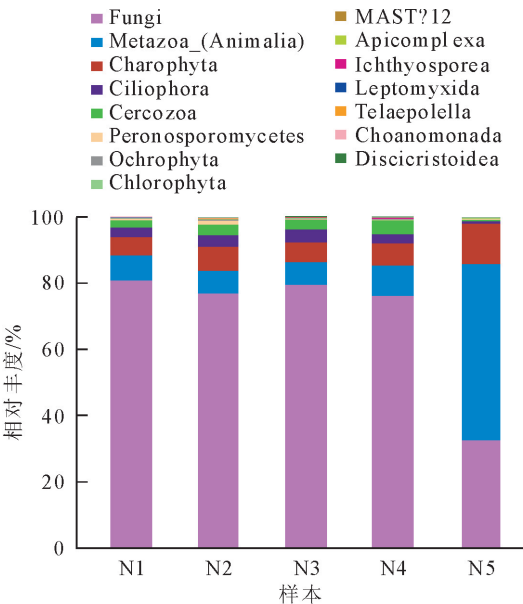


图 4 目水平土壤生物群落组成

Fig. 4 Edaphone soil communities structure at the Order level

3 结论与讨论

传统的土壤生物群落研究,如土壤线虫群落、细菌群落等的研究以捕获、分离培养然后再分析为主,耗费时间和成本,高通量测序技术的发展则为研究

土壤生物群落提供了新途径。本研究通过对藏北高寒草甸不同深度土壤生物群落的高通量分析,发现在 0~20 cm 和 20~25 cm 土层土壤生物群落有较大不同。

在物种丰富度方面,OTUs 在 20~25 cm 土层最少,且该层次表征物种多寡的 Chao1 指数和观测到的物种数均显著小于 0~20 cm 各土层。根据藏北高寒草甸土壤特点及采样经验,采样点 20 cm 以下基本为砂石土层,一般情况下有机质可能较少。而土壤有机质是土壤食物网的碳源和氮源,促进微生物及其他生物的繁殖生长,因此较少的土壤有机质不利于土壤生物生存^[25],可能带来比较明显的物种减少的状况。薛蓓等^[19]在相同样地的研究表明,土壤 20~25 cm 处有机质含量显著少于 0~20 cm 各土层,且差异显著;N、P、K 含量则未有显著差异。这说明有机质含量可能是影响土壤生物丰富度的主要因素。

众所周知,土壤生物极为丰富,相互作用极为复杂。在门水平,0~25 cm 各土层均以 Opisthokonta 为最优势群落,但 20~25 cm 土层的 Archaeplastida 群落较 0~20 cm 各土层的相对丰度高。Opisthokonta 包括真菌和动物,在土层中有机质较为丰富的上层存在较多,占优势地位,随着土壤深度的增加可能呈减少态势,逐渐以 Archaeplastida 这类单细胞生物体为主。纲水平 0~20 cm 各土层均以 Nucleotmycea 为最优势群落,但到 20~25 cm 土层则转变为以 Holozoa 为最优势群落。目水平 0~20 cm 各土层均以 Fungi 为最优势群落,但到 20~25 cm 土层则转变为以 Metazoa_(Animalia)为最优势群落。整体来看,20 cm 以上土层,由于有机质含量较高,呈现出以真菌为优势地位的群落分布状况。从本研究来看,高通量测序不仅测定了细菌、真菌等较为常见的生物,而且也测定到植物与动物。在较上土层,土壤生物优势群落相对比较统一,到较下土层,土壤生物优势群落发生很大变化。结合早先在高寒草甸的研究^[19],说明土壤有机质对土壤生物优势群落有较大影响。一般研究更多地关注于表层一定深度的某一类生物群落群征,而对不同深度整个

生物群落关注甚少。薛蓓等^[19]在藏北高寒草甸利用高通量测序对不同深度土壤线虫群落的分析表明,土壤线虫群落在 5~10 cm 有较高的丰富度。但该研究仅从土壤线虫谈起,未能完整说明该地整个生物群落状况。周丽甜等^[26]认为土壤线虫的垂直分布与土壤有机质及土壤微生物生物量碳氮的垂直递减规律一致,赵梦赛等^[27]认为土壤微生物在丝栗栲林地 0~20 cm 土层中的丰富度和多样性均显著高于下层土壤。单一的某类土壤生物的垂直分布规律受土壤理化状况影响很大,整个生物群落随土层的变化规律,不但受到各土层土壤理化性质的影响,而且影响土壤养分^[28],并且与生物群落内部各生物之间的种间、种内竞争也有关联^[29]。今后应当不仅关注整个生物群落的组成与结构,同时对生物群落内部各组成部分及其之间的关联也应有更深入的研究与分析。对于青藏高原高寒草甸土壤生物而言,受土壤有机质含量的影响,以 20 cm 为界,之上和之下有较大的物种丰富度和物种组成上的差异。这种差异还需进一步结合多点位的试验来验证讨论。

参考文献:

[1] COLEMAN D C, WHITMAN W B. Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil system[J]. *Pedbiologia*, 2005, 49: 479-497.

[2] COLEMAN D C, CROSSLEY J D A, HENDRIX P F. Fundamentals of soil ecology. 2nd ed [M]. San Diego: Academic Press, 2004.

[3] BARDGETT R D. The biology of soils: a community and ecosystem approach [M]. Oxford: Oxford University Press, 2005.

[4] 时雷雷, 傅声雷. 土壤生物多样性研究: 历史、现状与挑战[J]. *科学通报*, 2014, 59(6): 493-509.

SHI L L, FU S L. Review of soil biodiversity research: history, current status and future challenges[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(6): 493-509. (in Chinese)

[5] WALL D H, BARDGETT R D, BEHAN-PELLETIER V, *et al.* Soil ecology and ecosystem services [M]. Oxford: Oxford University Press, 2012.

[6] BEVER J D. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests[J]. *New Phytol*, 2003, 157: 465-473.

[7] DE D G B, RAAIJMAKERS C E, ZOOMER H R, *et al.* Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity [J]. *Nature*, 2003, 422: 711-713.

[8] PIMENTEL D, WILSON C, MCCULLUM C, *et al.* Economic and environmental benefits of biodiversity [J]. *BioScience*, 1997, 47: 747-757.

[9] BARRIOS E. Soil biota, ecosystem services and land productivity[J]. *Ecological Economics*, 2007, 64: 269-285.

[10] 董世魁, 汤琳, 张相锋, 等. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系[J]. *生态学报*, 2017, 37(5): 1472-1483.

DONG S K, TANG L, ZHANG X F, *et al.* Relationship be-

tween plant species diversity and functional diversity in alpine grasslands[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(5): 1472-1483. (in Chinese)

[11] 葛怡情, 王学霞, 闫玉龙, 等. 增温和增氮及其交互作用对藏北高寒草甸植物群落结构与物种多样性的影响[J]. *生态环境学报*, 2019, 28(11): 2185-2191.

GE Y Q, WANG X X, YAN Y L, *et al.* Effects of warming and nitrogen addition on plant community structure and species diversity of alpine meadow in northern Tibet[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2019, 28(11): 2185-2191. (in Chinese)

[12] 牛钰杰, 杨思维, 王贵珍, 等. 放牧强度对高寒草甸土壤理化性状和植物功能群的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(14): 5006-5016.

NIU Y J, YANG S W, WANG G Z, *et al.* Effects of grazing disturbance on soil properties and plant functional groups and their relationships in an alpine meadow on the Tibetan Plateau, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(14): 5006-5016. (in Chinese)

[13] 张慧敏, 李希来, 杨帆. 增温和氮添加对高寒草甸土壤微生物氮素生理群的影响[J]. *草地学报*, 2020, 28(3): 606-612.

ZHANG H M, LI X L, YANG F. Effects of warming and nitrogen fertilization on soil microbial nitrogen physiology Groups in alpine meadow[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(3): 606-612. (in Chinese)

[14] 牛磊, 刘颖慧, 李悦, 等. 西藏那曲地区高寒草甸不同放牧方式下土壤微生物群落结构特征[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(8): 2298-2306.

[15] 胡雷, 王长庭, 王根绪, 等. 三江源区不同退化演替阶段高寒草甸土壤酶活性和微生物群落结构的变化[J]. *草业学报*, 2014, 23(3): 8-19.

[16] HE Z L, XU M Y, DENG Y, *et al.* Metagenomic analysis reveals a marked divergence in the structure of belowground microbial communities at elevated CO₂ [J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(5): 564-575.

[17] 张阁, 孙翠丽, 彭永, 等. 16SrRNA 基因高通量测序方法检测奶牛场常用干草表面微生物群落结构及多样性[J]. *微生物学通报*, 2017, 44(12): 2847-2855.

ZHANG G, SUN C L, PENG Y, *et al.* Analysis of microbial community structure and diversity on surface of commonly used hay in dairy farm by 16S rRNA gene high-throughput sequencing[J]. *Microbiology China*, 2017, 44(12): 2847-2855. (in Chinese)

[18] 侯梅锋, 何士龙, 李栋, 等. 连云港海底底泥及青海湖底泥细菌多样性研究[J]. *环境科学*, 2011, 32(9): 2681-2688.

[19] 薛蓓, 侯磊, 薛会英. 基于高通量测序分析西藏北部高寒草甸不同深度土壤线虫群落分布特征[J]. *生态学报*, 2019, 39(11): 4088-4095.

XUE B, HOU L, XUE H Y. Research on the characteristics of soil nematode communities in alpine meadow in northern Tibet by using high-throughput sequencing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(11): 4088-4095. (in Chinese)

[20] 侯磊, 薛蓓, 薛会英. 利用高通量测序法对模拟增温条件下藏北高寒草甸土壤线虫群落的研究[J]. *草地学报*, 2019, 27(2): 443-451.

[28] 马俊梅,马剑平,满多清,等. 石羊河下游天然胡杨林分布特征及土壤特性分析[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(2): 15-23.
MA J M, MA J P, MAN D Q, *et al.* Distribution and soil characteristics of natural populus euphratica forests in the lower reaches of Shiyang River[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(2): 15-23. (in Chinese)

[29] 杨开军,杨万勤,贺若阳, *et al.* 川西亚高山 3 种典型森林土壤碳矿化特征[J]. 应用与环境生物学报, 2017, 23(5): 83-88.
YANG K J, YANG W Q, HE R Y, *et al.* Soil organic carbon mineralization characteristics of three dominant subalpine forests in western Sichuan, China[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2017, 23(5): 83-88. (in Chinese)

[30] 宋媛,赵溪竹,毛子军,等. 小兴安岭 4 种典型阔叶红松林土壤有机碳分解特性[J]. 生态学报, 2013, 33(2): 443-453.
SONG Y, ZHAO X Z, MAO Z J, *et al.* SOC decomposition of four typical broad-leaved Korean pine communities in Xiaoxing'an Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(2): 443-453. (in Chinese)

[31] 李顺姬,邱莉萍,张兴昌. 黄土高原土壤有机碳矿化及其与土壤理化性质的关系[J]. 生态学报, 2010, 30(5): 1217-1226.

[32] SCHIMEL W J P. Interactions between Carbon and Nitrogen mineralization and soil organic matter chemistry in Arctic tundra soils[J]. Ecosystems, 2003, 6(2): 129-143.

[33] 陈吉,赵炳梓,张佳宝,等. 长期施肥潮土在玉米季施肥初期的有机碳矿化过程研究[J]. 土壤, 2009, 41(5): 719-725.

[34] 黄耀,刘世梁,沈其荣, *et al.* 环境因子对农业土壤有机碳分解的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 13(6): 709-714.

[35] 李忠佩,林心雄. 瘠薄红壤中有机物质的分解特征[J]. 生态学报, 2002, 22(8): 1224-1230.

[36] 何友军,王清奎,汪思龙,等. 杉木人工林土壤微生物生物量碳氮特征及其与土壤养分的关系[J]. 应用生态学报, 2006, 17(12): 2292-2296.

[37] 何相宜,刘肖肖,戴伟. 天山云杉林土壤有机碳矿化特征[J]. 西北林学院学报, 2019, 34(2): 7-13.
HE X Y, LIU X X, DAI W. Mineralization features *Picea schrenkiana* forest soil[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2019, 34(2): 7-13. (in Chinese)

[38] 杨继松,刘景双,孙丽娜. 温度、水分对湿地土壤有机碳矿化的影响[J]. 生态学杂志, 2008, 27(1): 38-42.

[39] 王红,范志平,邓东周,等. 不同环境因子对樟子松人工林土壤有机碳矿化的影响[J]. 生态学杂志, 2008, 27(9): 1469-1475.
WANG H, FAN Z P, DENG D Z, *et al.* Effects of environmental factors on soil organic carbon mineralization in a *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation[J]. Journal of Ecology, 2008, 27(9): 1469-1475. (in Chinese)

(上接第 21 页)

[21] 尹亚丽,王玉琴,李世雄,等. 围封对退化高寒草甸土壤微生物群落多样性及土壤化学计量特征的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(1): 127-136.
YIN Y L, WANG Y Q, LI S X, *et al.* Effects of enclosing on soil microbial community diversity and soil stoichiometric characteristics in a degraded alpine meadow[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(1): 127-136. (in Chinese)

[22] 李海云,姚拓,马亚春,等. 祁连山中段退化高寒草地土壤细菌群落分布特征[J]. 草业学报, 2019, 28(8): 170-179.
LI H Y, YAO T, MA Y C, *et al.* Soil bacterial community changes across a degradation gradient in alpine meadow grasslands in the central Qilian Mountains[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2019, 28(8): 170-179. (in Chinese)

[23] 卢慧,赵珩,盛玉钰,等. 基于高通量测序的两种高寒草甸土壤原核生物群落特征研究[J]. 生态学报, 2018, 38(22): 8080-8087.
LU H, ZHAO H, SHENG Y Y, *et al.* Soil prokaryotic community characteristics in two alpine meadow types based on high-throughput sequencing techniques [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(22): 8080-8087. (in Chinese)

[24] 魏兴琥,杨萍,谢忠奎,等. 西藏那曲地区高山嵩草草地的分布与利用[J]. 草地学报, 2003, 11(1): 67-74.

[25] 陶磊,褚贵新,刘涛,等. 有机肥替代部分化肥对长期连作棉田产量、土壤微生物数量及酶活性的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(21): 6137-6146.

[26] 周丽甜,耿玉清,王玲,等. 人工油松林土壤线虫密度垂直分布及其影响因素[J]. 西北林学院学报, 2017, 32(1): 43-47.
ZHOU L T, GENG Y Q, WANG L, *et al.* Vertical distribution of soil nematodes density and the its driving factors in *Pinus tabulaeformis* plantations [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2017, 32(1): 43-47. (in Chinese)

[27] 赵梦赛,栾亚宁,戴伟,等. 丝栗栲林土壤微生物 PLFA 群落结构的时空变化特征[J]. 西北林学院学报, 2019, 34(6): 16-21, 73.
ZHAO M S, LUAN Y N, DAI W, *et al.* Spatial and temporal variation characteristics of soil microbial PLFA community in *Castanopsis fargesii* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2019, 34(6): 16-21, 73. (in Chinese)

[28] 吴纪华,宋慈玉,陈家宽. 食微线虫对植物生长及土壤养分循环的影响[J]. 生物多样性, 2007, 15(2): 124-133.
WU J H, SONG C Y, CHEN J K. Effect of microbivorous nematodes on plant growth and soil nutrient cycling: a review [J]. Biodiversity Science, 2007, 15(2): 124-133. (in Chinese)

[29] 杜晓芳,李英滨,刘芳,等. 土壤微食物网结构与生态功能[J]. 应用生态学报, 2018, 29(2): 403-411.
DU X F, LI Y B, LIU F, *et al.* Structure and ecological functions of soil micro-food web [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(2): 403-411. (in Chinese)