

许夏清, 脱云飞, 罗晓琦, 等. 华西雨屏区不同海拔典型林分土壤碳氮循环功能基因变化特征及驱动因子[J]. 水土保持学报, 2026, 40(3): 288-300.
XU Xiaqing, TUO Yunfei, LUO Xiaoqi, et al. Variation characteristics and driving factors of soil carbon-nitrogen cycling functional genes in typical forest stands at different altitudes in west China rainy area[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2026, 40(3): 288-300.

华西雨屏区不同海拔典型林分土壤碳氮循环 功能基因变化特征及驱动因子

许夏清¹, 脱云飞¹, 罗晓琦¹, 施蕊¹, 王澍¹, 杨启良², 何霞红¹

(1. 西南林业大学水土保持学院, 昆明 650224; 2. 昆明理工大学现代农业工程学院, 昆明 650500)

摘要: [目的] 探究华西雨屏区不同海拔典型林分土壤微生物的群落结构、功能基因变化特征及其生态驱动因子。[方法] 选取华西雨屏区四川栗子坪国家级自然保护区青冈-川杨阔叶混交林(1 900 m)、冷杉-云杉针叶混交林(2 300 m)和石棉玉山竹林(2 700 m)3个海拔典型林分为研究对象, 采用 Illumina Novaseq 高通量测序技术分析微生物群落结构、碳氮循环功能基因变化。[结果] 1) 1 900 m 海拔土壤有机碳(SOC, 23.95 g/kg)、铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$, 6.33 mg/kg)含量和碳氮比(C:N, 20.33)、微生物生物量碳氮比(MBC:MBN, 18.56)最高; 2 300 m 海拔土壤全氮(TN)和硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)最高, 分别为 1.60 g/kg、23.52 mg/kg; 2 700 m 海拔 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 均显著低于其余海拔($p < 0.05$)。MBC、MBN 对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 影响最显著, C:N 是 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、TN 共同关键预测因子。2) 细菌多样性整体变化不显著($p > 0.05$), 细菌群落中假丝酵母菌属(*Candidatus_Solibacter*)、苔藓杆菌属(*Bryobacter*)相对丰度最高, 念珠菌属(*Candidatus_Solibacter*)随海拔升高相对丰度上升; 真菌多样性沿海拔显著升高($p < 0.05$), 真菌群落中被孢霉属(*Mortierella*)、蜡壳菌属(*Sebacina*)相对丰度最高。3) 沿海拔升高, 微生物固氮、氨氧化基因丰度逐渐下降; 2 300 m 海拔微生物碳氮循环功能基因处于较低水平; 2 700 m 海拔微生物 Wood-Ljungdahl 途径关键基因(*cooS*、*cdhD*)和硝酸盐还原基因丰度最高, SOC、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、MBC、MBN 与固氮、氨氧化基因显著正相关($p < 0.05$)。4) 扩散限制主导微生物群落构建, 其次为生态漂变过程, 细菌、真菌网络复杂度均随海拔升高降低。[结论] 研究结果可为探究区域土壤养分、微生物群落结构、碳氮循环功能基因对不同海拔响应机制及影响因素提供理论依据。

关键词: 海拔; 碳氮循环; 微生物群落结构; 生态驱动因子; 群落组装

中图分类号: S714.5

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2026)03-0288-13

Variation Characteristics and Driving Factors of Soil Carbon-Nitrogen Cycling Functional Genes in Typical Forest Stands at Different Altitudes in West China Rainy Area

XU Xiaqing¹, TUO Yunfei¹, LUO Xiaoqi¹, SHI Rui¹, WANG Shu¹, YANG Qiliang², HE Xiaohong¹

(1. School of Soil and Water Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Faculty of Modern Agricultural Engineering, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650500, China)

Abstract: [Objective] This study aims to investigate the changes in soil microbial community structure and functional genes, along with their ecological drivers, in typical forest stands at different altitudes in the West China Rainy Area. [Methods] Three typical forest stands at different altitudes within the Liziping National Nature Reserve of Sichuan Province (West China Rainy Area) were selected as the research subjects: A *Cyclobalanopsis* and *Populus szechuanica* broad-leaved mixed forest (1 900 m), an *Abies-Picea coniferous* mixed forest (2 300 m), and a *Yushania lineolata* forest (2 700 m). The microbial community structure and changes in carbon-

收稿日期: 2025-11-30

修回日期: 2025-12-21

录用日期: 2025-12-29

网络首发日期(www.cnki.net): 2026-01-23

资助项目: 林学学科和重点实验室开放基金项目(LXXK-2025D11); 云南省文山州林下三七产业科技特派团(202404BI090010); 云南省科技厅农业联合专项重点项目(202501BD070001-026); 云南省人力资源和社会保障厅外国人才引进专项重点外国专家项目(202605AO120018)

第一作者: 许夏清(2000—), 男, 硕士研究生, 主要从事生态环境治理及修复研究。E-mail: qing777x@163.com

通信作者: 脱云飞(1976—), 男, 博士, 副教授, 硕士生导师, 主要从事作物水肥高效利用与调控研究。E-mail: tyunfei@163.com

http://stbxb.alljournal.com.cn

nitrogen cycling functional genes were analyzed using Illumina Novaseq high-throughput sequencing technology. [Results] 1) The 1 900 m altitude exhibited the highest levels of soil organic carbon (SOC, 23.95 g/kg), ammonium nitrogen ($\text{NH}_4^+\text{-N}$, 6.33 mg/kg), carbon-to-nitrogen ratio (C:N, 20.33), and microbial biomass carbon-to-nitrogen ratio (MBC:MBN, 18.56). Soil total nitrogen (TN, 1.60 g/kg) and nitrate nitrogen ($\text{NO}_3^-\text{-N}$, 23.52 mg/kg) were the highest at the 2 300 m altitude. In contrast, both $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ at 2 700 m were significantly lower than at other altitudes ($p < 0.05$). MBC and MBN had the most significant influence on $\text{NH}_4^+\text{-N}$, while the C:N ratio was a common key predictor for $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, and TN. 2) Overall, bacterial diversity showed no significant changes ($p > 0.05$). Within the bacterial communities, *Candidatus Solibacter* and *Bryobacter* showed the highest relative abundances. The relative abundance of *Candidatus Solibacter* increased with increasing altitude. In contrast, fungal diversity increased significantly with altitude ($p < 0.05$), and *Mortierella* and *Sebacina* showed the highest relative abundances in the fungal communities. 3) With increasing altitude, the abundances of microbial nitrogen fixation and ammonia oxidation genes gradually decreased. At 2 300 m altitude, microbial carbon-nitrogen cycling functional genes were at relatively low levels. In contrast, at 2 700 m altitude, the abundances of key genes in the Wood-Ljungdahl pathway (*cooS*, *cdhD*) and nitrate reduction genes were the highest. SOC, $\text{NH}_4^+\text{-N}$, MBC, and MBN showed significant positive correlations with nitrogen fixation and ammonia oxidation genes ($p < 0.05$). 4) Microbial community assembly was primarily governed by dispersal limitation, followed by ecological drift. The complexity of both bacterial and fungal networks decreased with increasing altitude. [Conclusion] The findings of this study provide a theoretical basis for investigating the response mechanisms and influencing factors of regional soil nutrients, microbial community structure, and carbon-nitrogen cycling functional genes to altitudinal variation.

Keywords: altitude; carbon and nitrogen cycling; microbial community structure; ecological driving factors; community assembly

Received: 2025-11-30

Revised: 2025-12-21

Accepted: 2025-12-29

Online(www.cnki.net): 2026-01-23

亚热带森林作为全球重要的 N_2O 天然排放源,其温暖、湿润气候特征加剧元素循环周转,人为活动导致氮(N)沉积深刻影响固碳、硝化、有机氮矿化等一系列过程^[1]。这些过程通常由微生物特定功能基因编码的酶催化,从而影响碳氮有效性进而调控生态系统的生产力、碳汇能力及温室气体排放等关键生态服务功能^[2]。栗子坪国家级自然保护区位于华西雨屏区这一亚热带与温带生态过渡带,在水土保持、生物多样性保护中发挥重要价值,是研究过渡带森林微生物群落结构和碳氮功能基因变化特征的理想区域。森林生态系统沿海拔梯度的微生物碳氮循环功能变化规律已有大量研究,植被多样性、凋落物性质、环境异质性等显著影响森林微生物碳氮循环功能变化^[3]。已有研究^[4]表明,高海拔刺槐林SOC、C:N影响放线菌门、厚壁菌门丰度,调控易分解碳、纤维素降解功能基因和反硝化、氨同化基因丰度;DAI等^[5]研究表明,易分解碳降解基因丰度在1 920~2 850 m海拔森林最高,随海拔升高呈驼峰状变化趋势,pH驱动难分解碳降解基因丰度呈相反变化趋势;YANG等^[6]研究表明,高海拔森林中固氮、硝化等氮

循环基因丰度在海拔梯度上呈“U”形分布;ZHAO等^[7]研究表明,土壤SOC、TN含量与pH、体积质量(BD)是驱动太白山不同海拔梯度碳降解基因丰度变化的关键理化因子,难分解碳降解基因丰度随海拔升高呈下降趋势。因此,pH与氮素有效性可能是驱动碳降解、氨氧化等关键微生物功能变化的关键因子。尽管已有研究^[8]表明,亚热带森林速效磷(AP)、pH是反硝化基因关键驱动因子, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 对*nirS*基因丰度具有重要调控作用,但基于不同海拔亚热带森林碳氮循环功能基因分异特征和影响因子的认识仍较为匮乏。

群落构建机制已成为微生物生态学研究热点,根据生态位理论,种间互作和环境条件(如pH、温度和湿度)决定群落结构演替^[9]。不同海拔森林养分可用性和地形因素,显著驱动微生物群落演替与互作网络重构,这实际反映不同微生物类群资源偏好、需求和资源获取策略差异^[10]。例如,西南脆弱生态区pH、TN含量主导不同海拔细菌群落构建的随机性过程,酸杆菌门为主要优势菌群^[11];喀斯特森林土壤细菌群落构建主要受确定性过程主导,而真菌群落受

随机性过程影响更大^[12]。目前,关于土壤微生物群落构建机制研究在受人为干扰较少的自然保护区内开展较少。因此,本研究探究不同海拔林分土壤微生物群落构建过程,阐明其互作网络结构与稳定性变化特征,并进一步分析互作网络对关键碳氮功能调控作用。

综上,本研究选取栗子坪国家级自然保护区常绿阔叶林向温带针叶林过渡的3种不同海拔典型林分,探究其微生物群落结构变化、碳氮循环功能及驱动因子,可为制定保护区不同海拔森林类型可持续管理策略和维持森林生态服务功能提供关键微生物机制见解。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

四川栗子坪国家级自然保护区位于中国四川省雅安市石棉县境内贡嘎山东南侧(28°51′02″~29°08′42″N,102°10′33″~102°29′07″E),南北长23 km,东西宽17.8 km,总面积47 940 hm²。区内海拔1 330~4 551 m,地貌以中高山为主,兼有部分低山和河谷阶地,地势由西南向东北倾斜,地形切割破碎。研究区属于亚热带季风气候,气温变幅小,积温较高,植物生长期延长,区内年降水量800~1 250 mm。自然资

源丰富,生态系统完整,保存较完整地地带性原生生物群落,人为扰动较少。土壤类型以山地棕壤土为主,有轻微富铝化特征,表层有机质含量较高^[13]。

1.2 样地设置与样品采集

本研究于2022年6月在四川栗子坪自然保护区内沿海拔梯度(1 900、2 300、2 700 m)选取青冈-川杨阔叶混交林、冷杉-云杉针叶混交林和石棉玉山竹林3种典型林分,每种林分设置6个立地条件相似(高程差<100 m,坡度坡向一致)的20 m×20 m重复样地。每个样地内记录优势树种并计算郁闭度等指标,去除土壤表面枯落物后采用五点取样法采集0~20 cm表层土壤,使用环刀取原状土测定物理性质,将采集土壤均匀混合过2 mm筛后一部分用于低温保存(−80 ℃)进行微生物高通量测序,另一部分用于化学性质测定。土壤理化指标测定参照《土壤农化分析与环境监测》^[14]。土壤pH采用电极电位法测定;土壤含水率(SMC)采用烘干法测定;土壤体积质量(BD)采用环刀法测量;土壤有机碳(SOC)采用油浴加热重铬酸钾容量法测定;硝态氮(NO₃[−]-N)、铵态氮(NH₄⁺-N)采用2 mol/L KCl溶液浸提,分别采用紫外分光光度法、靛酚蓝比色法定量测定;全氮(TN)采用半微量凯氏定氮法测定;微生物量碳(MBC)、氮(MBN)采用氯仿熏蒸法进行测定。不同林分样地详细信息见表1。

表 1 样地林分信息
Table 1 Forest stand information of sample plots

海拔/ m	林分类型	优势群落	坡度/ (°)	坡向	土壤类型	纬度(N)	经度(E)	郁闭 度/%	基盖 度/%	森林覆 盖率/%
1 900	青冈-川杨阔叶混交林	青冈、川杨、木姜子	6	东南	山地黄棕壤	28°52′58″	102°21′36″	50~60	42	57.50
2 300	冷杉-云杉针叶混交林	云杉、冷杉、白桦	6	东南	山地棕壤	29°00′07″	102°23′34″	50~60	56	72.50
2 700	石棉玉山竹林	石棉玉山竹	6	东南	山地暗棕壤	28°59′40″	102°24′15″	60~70	48	60.50

1.3 生物DNA提取、PCR扩增及测序

利用TGuide S96试剂盒提取土壤样品中的总DNA。经酶标仪(Gene Compang Limited, synergy HTX)检测核酸浓度合格后,扩增核酸,采用质量分数1.8%的琼脂糖对扩增后PCR产物进行电泳检测。使用16SrRNA基因引物338F(5′-ACTCCTACG-GGAGGCAGCAG-3′)和引物806R(5′-GGACTA-CHVGGGTWTCTAAT-3′)扩增细菌V3-V4区,使用真菌ITS引物ITS1F(5′-CTTGGTCATTTAG-AGGAAGTAA-3′)和ITS2R(5′-GCTGCGTTC-TT CATCGATGC-3′)对真菌ITS1区进行扩增。将其产物纯化、定量和均一化后构建文库,采用Qsep-400方法检验文库质量,质检合格后用Illumina Novaseq 6000进行高通量测序。使用Trimmomatic v0.33软件

对高通量测序获得原始测序序列(Sequenced Reads)进行过滤,应用Cutadapt 1.9.1软件进行引物序列识别与去除,获得不包含引物序列的Clean Reads。采用QIIME2中的dada2方法去噪,双端序列拼接并去除嵌合体序列,获得有效数据。采用PICRUST 2软件开展碳氮循环功能基因预测分析,将测序获得的细菌closed ASV-table与KEGG(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)数据库进行比对,获取碳氮循环相关功能注释信息。

1.4 数据分析

微生物共现网络分析使用“WGCNA”包构建ASV共现网络,保留强相关(Spearman’s correlation>0.6, *p*<0.01)连接,提取子网络参数。通过“igraph”包计算节点Zi-Pi值,并据此划分核心节点和模块枢

组。群落平均变异度(AVD)采用XUN等^[15]计算方法,基于全站位数据计算后进行分组统计AVD指数,进行不同海拔间数据比较。使用“picante”包(计算 β NTI)和“ape”包,基于STEGEN等^[16]的框架构建零模型,计算微生物群落构建确定性过程和随机性过程比例。采用SLOAN^[17]中性群落模型(NCM)评估随机性过程对群落组装的影响和微生物群落迁移能力(Nm)。使用“rfUtilities”和“rfPermute”包评估随机森林模型中土壤理化因子、微生物群落、功能基因对氮素含量预测重要性。通过计算Bray-Curtis差异,对功能基因进行PCoA分析。利用“plspm”包进行偏最小二乘路径建模(PLS-PM)。用SPSS 26软件对土壤理化性质、微生物多样性及生态位宽度进行Shapiro-Wilk

检验正态分布,分别采用单因素方差分析(ANOVA)结合LSD事后检验,或非参数检验(Kruskal-Wallis)结合Dunn法分析,显著性水平设为 $p<0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

由表2可知,不同海拔土壤均呈酸性,pH为5~6,沿海拔升高呈上升趋势。1 900 m海拔SOM、SOC、 NH_4^+ -N、C:N均显著高于($p<0.05$)其余海拔,其中SOC、 NH_4^+ -N相较于2 700 m海拔分别上升55.22%、71.08%。2 300 m海拔土壤TN、 NO_3^- -N、SMC显著高于($p<0.05$)其余海拔。2 700 m海拔土壤BD最高,SOC、SMC、不同氮素含量均为最低,表明其物理结构相对紧实。

表 2 不同林分土壤基本理化性质
Table 2 Information of basic physical and chemical properties of soil in different forest stands

土壤理化性质	1 900 m	2 300 m	2 700 m	<i>F</i>	<i>p</i>
pH	5.56±0.19b	5.64±0.21b	5.97±0.32a	4.36	<0.05
SOM/(g·kg ⁻¹)	41.28±2.07a	34.07±2.81b	26.60±2.84c	44.24	<0.001
SOC/(g·kg ⁻¹)	23.95±1.20a	19.76±1.63b	15.43±1.64c	44.33	<0.001
TN/(g·kg ⁻¹)	1.18±0.07b	1.60±0.09a	1.15±0.08b	57.45	<0.001
C:N	20.33±1.19a	12.41±1.40b	13.50±2.03b	481.55	<0.001
NH_4^+ -N/(mg·kg ⁻¹)	6.33±0.39a	5.23±0.30b	3.70±0.33c	81.46	<0.001
NO_3^- -N/(mg·kg ⁻¹)	16.41±0.78b	23.52±1.57a	7.41±0.91c	264.42	<0.001
MBC/(mg·kg ⁻¹)	846.67±64.39a	331.67±9.83b	272.00±28.64c	328.82	<0.001
MBN/(mg·kg ⁻¹)	48.07±11.24a	27.68±1.97b	17.85±2.57c	27.50	<0.001
MBC:MBN	18.56±4.90a	12.03±0.85b	15.60±3.36ab	5.32	<0.05
BD/(g·cm ⁻³)	1.07±0.03c	1.19±0.03b	1.29±0.02a	96.91	<0.001
SMC/%	21.46±0.91b	25.66±1.18a	18.29±1.91c	41.29	<0.001

注:SOM为有机质;SOC为有机碳;TN为全氮;C:N为碳氮比; NH_4^+ -N为铵态氮; NO_3^- -N为硝态氮;MBC为微生物量碳;MBN为微生物量氮;MBC:MBN为微生物量碳氮比;BD为土壤体积质量;SMC为含水率;表中数据为平均值±标准差;同行不同小写字母表示相同土壤理化性质不同海拔间差异显著($p<0.05$)。下同。

2.2 土壤微生物多样性与优势分类单元

土壤微生物样本质控后样品覆盖度均在99%以上,以满足后续分析测序深度要求(表3)。结果显示,随海拔升高,细菌Chao1指数呈先降后升趋势,但整体无显著差异($p>0.05$);真菌Chao1指数则随海拔显著($p<0.05$)上升。各海拔细菌群落多样性、均匀性均高于真菌。由图1可知,随海拔升高细菌假丝酵母菌属(*Candidatus_Solibacter*)和念珠菌属(*Candidatus_Udaeobacter*)相对丰度逐渐增加,玫瑰弧菌属(*Roseiarcus*)则呈下降趋势;2 300 m海拔苔藓杆菌属(*Bryobacter*)和酸杆菌属(*Acidibacter*)相对丰度达到最高,慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)相对丰度在该海拔最低。真菌被孢霉属(*Mortierella*)、丝盖伞属

(*Inocybe*)2 300 m海拔相对丰度最高;随海拔升高蜡壳菌属(*Sebacina*)相对丰度急剧下降,枝孢属(*Cladosporium*)相对丰度逐渐增加,古根菌属(*Archaeorhizomyces*)与红菇属(*Russula*)相对丰度呈U形变化趋势。生态位宽度分析结果(图1a、图1c)显示,随海拔升高土壤细菌、真菌群落生态位宽度均呈先下降后上升趋势,不同海拔间细菌生态位宽度差异显著($p<0.05$),均大于真菌生态位宽度。

2.3 微生物共现网络

由图2可知,微生物互作受海拔显著影响,细菌、真菌网络节点主要分布于7个模块,网络复杂性均随海拔升高呈下降趋势,2 700 m海拔细菌、真菌网络边数分别减少53.3%、76.1%,细菌群落平均路径长度、

AVD 指数低于其余海拔,相反真菌群落平均路径长度、AVD 指数高于其余海拔(表 4)。仅在 2 700 m 海拔细菌群落识别出连接不同模块的 9 个连接器,该关键节点以酸杆菌门(Acidobacteriota)与变形菌门(Proteobacteria)为主,涉及 Subgroup_2 目与伯克霍尔德氏菌目等类群。多数类群具有分解纤维素、半纤维素与几丁质能力,伯克霍尔德氏菌目与酸杆菌门则参与顽固性有机质转化过程。

表 3 微生物 α 多样性
Table 3 Microbial α diversity

微生物	海拔/m	Coverage	Chao1	Simpson	Shannon
细菌	1 900	0.999 8±0a	1 341.11±356.98a	0.996±0a	9.07±0.48a
	2 300	0.999 8±0a	1 274.18±208.27a	0.9967±0a	9.17±0.32a
	2 700	0.999 7±0a	1 429.68±156.20a	0.997±0a	9.33±0.18a
真菌	1 900	0.999 8±0a	663.90±169.02bc	0.92±0.05a	5.94±0.62a
	2 300	0.999 7±0a	868.74±76.05b	0.93±0.07a	6.26±0.97a
	2 700	0.999 7±0a	1 026.51±247.92a	0.96±0.02a	7.03±0.91a
细菌	<i>F</i>	1.94	0.49	0.74	1.70
	<i>p</i>	<i>p</i> >0.05	<i>p</i> >0.05	<i>p</i> >0.05	<i>p</i> >0.05
真菌	<i>F</i>	2.40	6.20	0.67	2.61
	<i>p</i>	<i>p</i> >0.05	<i>p</i> <0.05	<i>p</i> >0.05	<i>p</i> >0.05

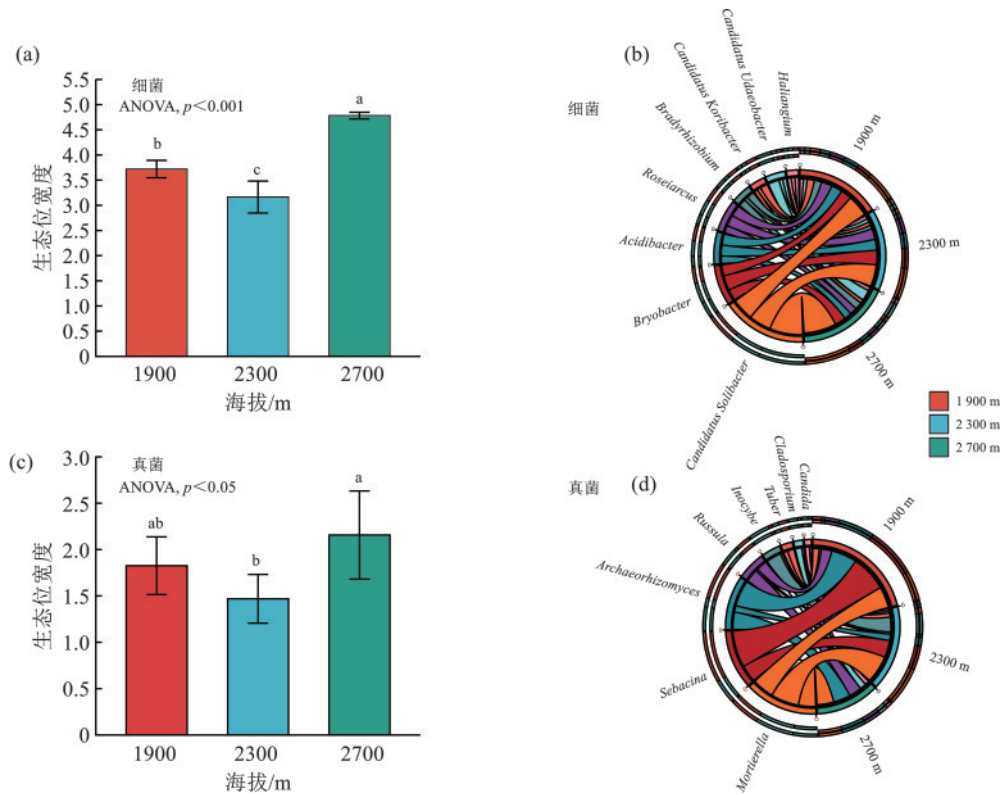
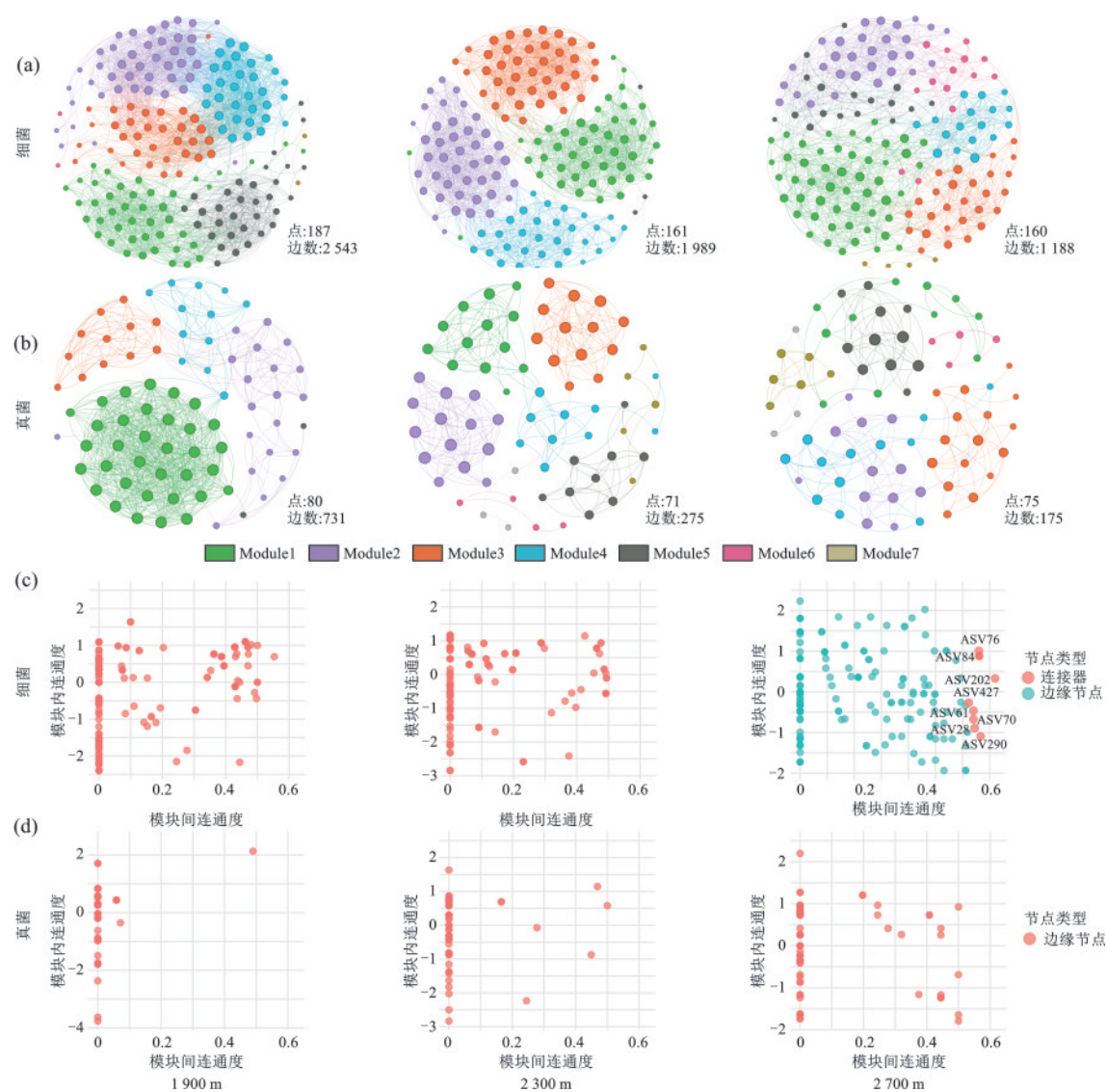


图 1 不同海拔梯度微生物生态位宽度及优势菌属
Fig.1 Microbial niche width and dominant genera at different altitudinal gradients

2.4 微生物群落构建

由图 3 零模型分析结果可知,细菌群落构建以扩散限制为主导机制,贡献率为 40.0%~86.7%,在 2 300 m 海拔达到最高;同质选择作用在 1 900 m 海拔最强;值得注意的是,生态漂变过程贡献随海拔升高而增强,2 700 m 海拔上升至 53.3%,成为该海拔主导构建

机制。真菌群落随海拔升高扩散限制贡献率逐渐增加,生态漂变、同质选择作用占比逐步下降。中性模型分析结果表明,细菌在整体海拔梯度上迁移能力高于真菌,中性模型对真菌群落拟合优度(R^2)较差,是由于真菌在不同采样点优势类群差异显著,不同类群主导局域群落使群落构建过程呈现确定性特征。



注:Zi-Pi连通度分析每个点代表1个ASV;根据阈值($Z_i=2.5, P_i=0.62$)将ASVs分为边缘节点($Z_i\leq 2.5, P_i\leq 0.62$)、连接器($Z_i\leq 2.5, P_i>0.62$)、模块枢纽($Z_i>2.5, P_i\leq 0.62$)、网络枢纽($Z_i>2.5, P_i>0.62$)4种类型。

图2 不同海拔梯度微生物共现网络分析

Fig.2 Co-occurrence network analysis of microorganisms at different altitudinal gradients

表 4 网络拓扑参数

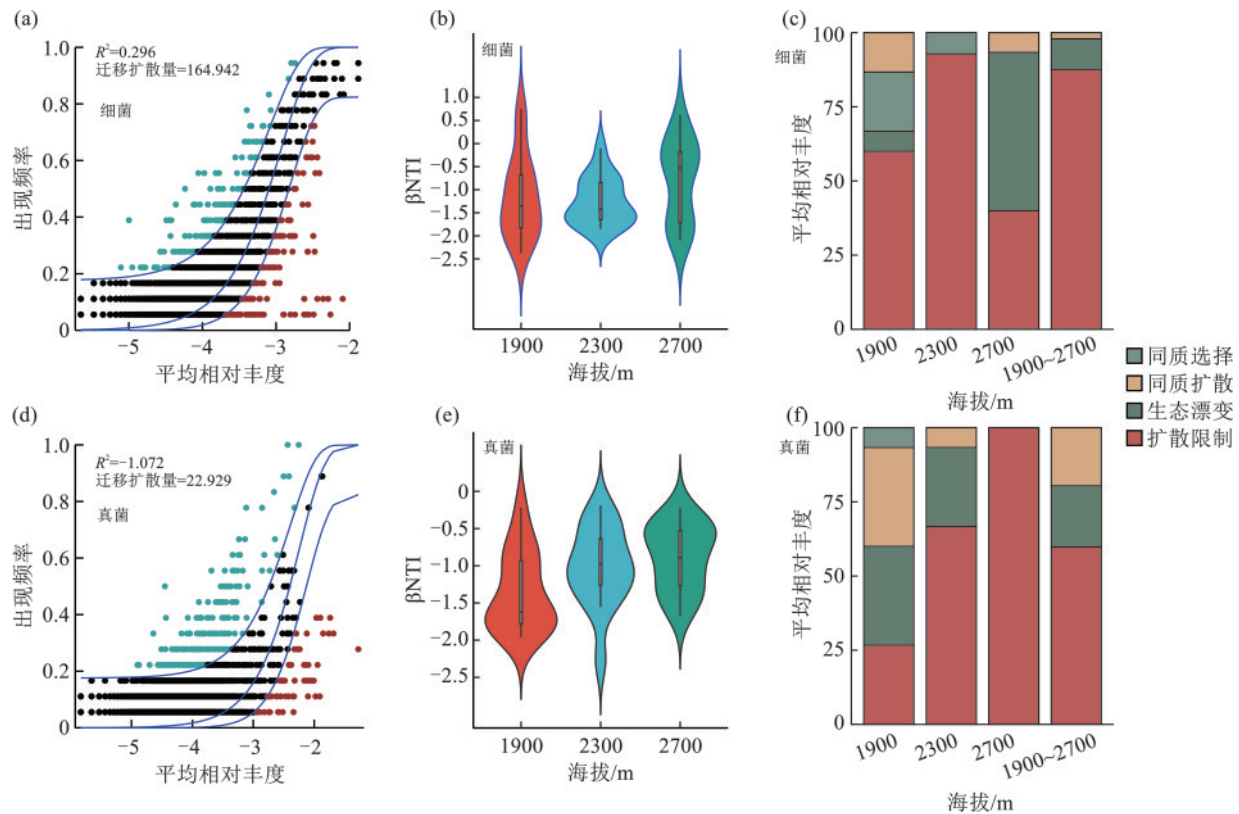
Table 4 Network topology parameters

微生物	海拔/m	平均度	图密度	平均聚类指数	最大直径	平均路径长度	平均变异度指数
细菌	1 900	27.20	0.15	0.69	8.66	2.54	0.50
	2 300	24.71	0.15	0.76	8.63	2.90	0.49
	2 700	14.85	0.09	0.56	5.00	2.53	0.47
真菌	1 900	18.28	0.23	0.93	6.15	1.96	0.41
	2 300	7.75	0.11	0.87	7.27	2.34	0.47
	2 700	4.67	0.06	0.63	15.73	5.56	0.52

2.5 碳循环功能基因

碳循环功能基因热图与PCoA分析(图4a、图4b)显示,碳循环功能基因沿海拔梯度发生显著变化,其中有机碳氧化和发酵是主导循环途径(图4d)。1 900 m海拔纤维素降解(*beta-xylosidase*、*cellulase*)、Form II固碳基因丰度最高,同时甲烷氧化(*pmoA/B*)基因富

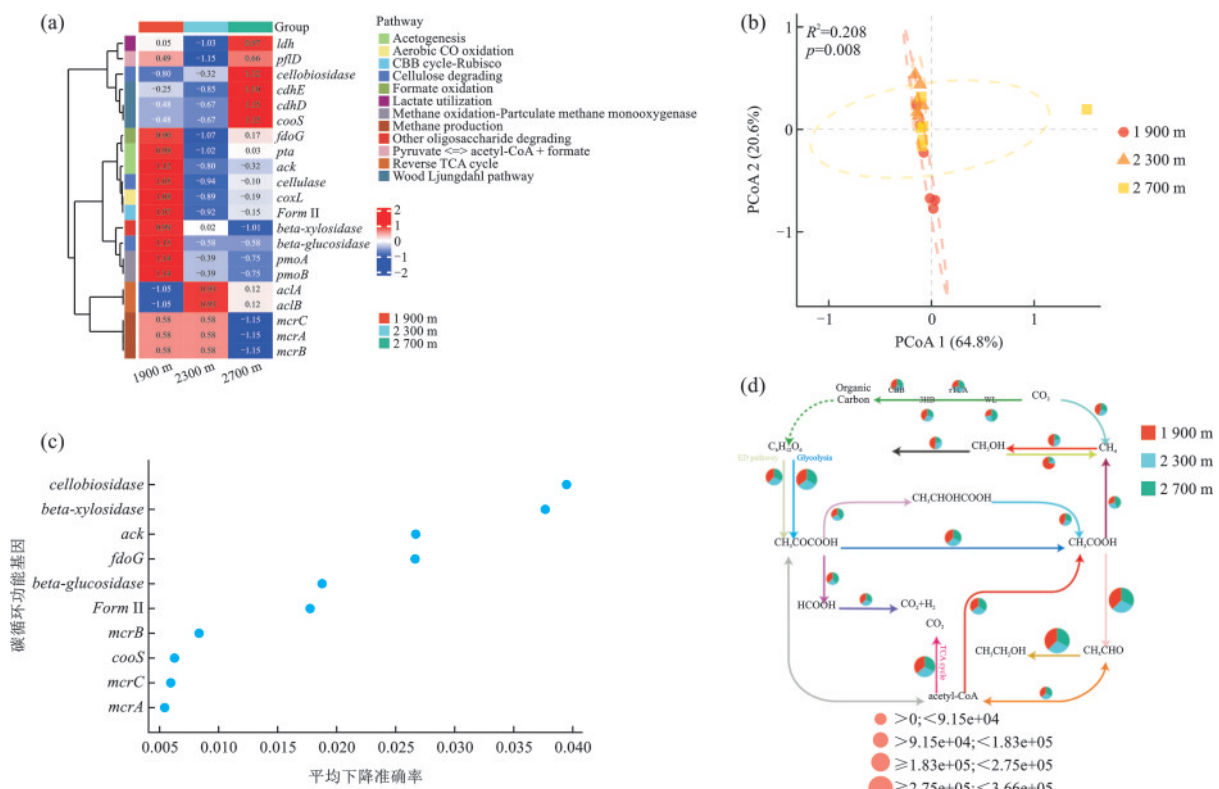
集;2 300 m海拔多数碳循环功能处在较低水平;2 700 m海拔纤维二糖苷酶基因(*cellobiosidase*)丰度显著提升,Wood-Ljungdahl固碳途径关键基因(*cooS*、*cdhD*、*cdhE*)显著富集,甲烷氧化基因丰度受到明显抑制。随机森林差异性分析(图4c)进一步表明,纤维素降解基因是驱动碳循环功能海拔分异的关键基因。



注: 中性群落模型(NCM)拟合结果, 迁移扩散量表示群落大小与迁移率的乘积, R^2 为模型拟合度; 零模型 β NTI值、构建过程比例为同海拔微生物群落构建数据排除不同海拔数据对后统计, 总海拔微生物群落构建数据排除同海拔数据对后统计。

图3 微生物群落组装模型分析

Fig.3 Analysis of microbial community assembly model



注: 图a为聚类热图表示不同海拔下土壤碳循环功能基因的丰度变化, 每个方格的颜色表示丰度水平; 图b为基于碳循环功能基因的PCoA分析; 图c为基于随机森林分析10个关键碳循环功能基因; 图d为碳循环通路示意。

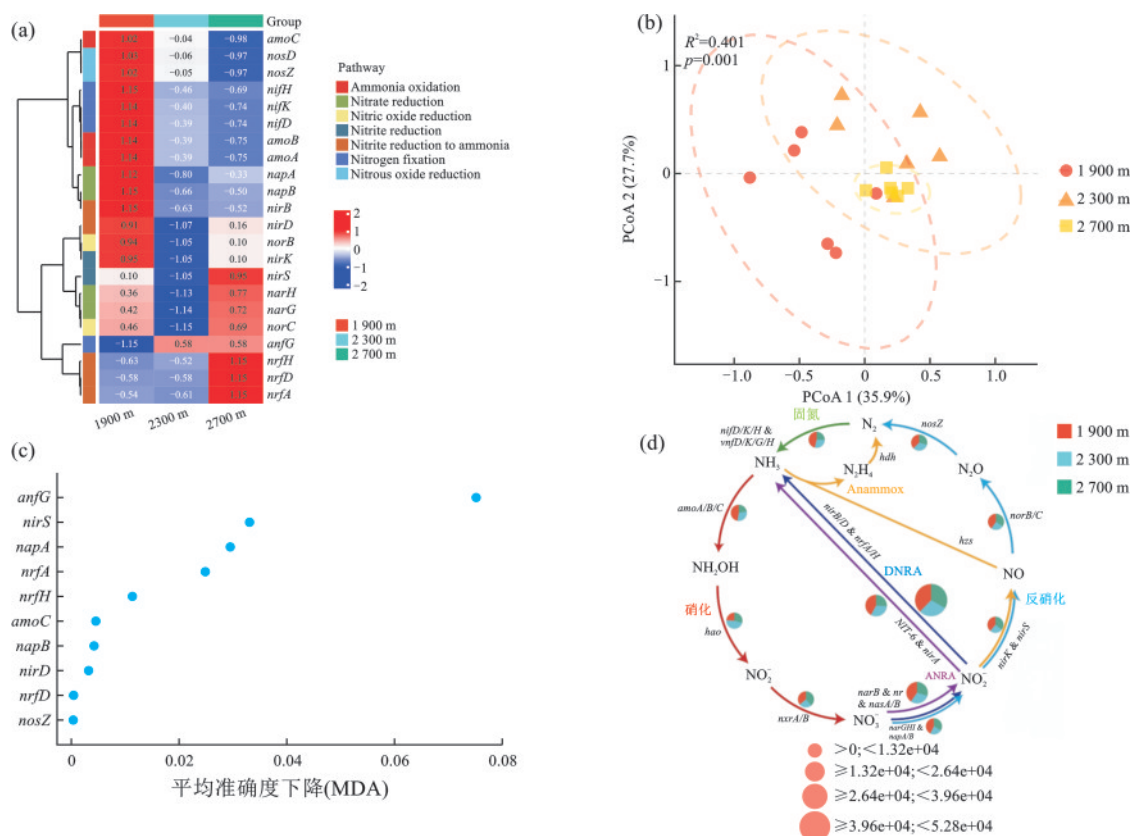
图4 土壤碳循环功能基因

Fig.4 Functional genes of soil carbon cycling

2.6 氮循环功能基因

氮循环功能基因热图与PCoA分析(图5a、图5b)显示,氮循环功能基因的分布沿海拔梯度呈显著变化,其中亚硝酸盐还原途径是主导循环途径(图5d)。1900 m海拔固氮基因(*nifK/H/D*)丰度远高于其余海拔,但其反硝化基因(*nirS*、*norB*、*nosZ*)丰度较高表明存在相应氮素流失风险;2300

m海拔固氮基因、氨氧化基因(*amoA/B/C*)丰度高,2700 m海拔固氮基因、氨氧化基因(*amoA/B/C*)丰度高于2700 m海拔但低于1900 m海拔,反硝化基因丰度相对较低;2700 m海拔富集硝酸盐还原基因(*narG/H*)和亚硝酸盐还原为铵基因(*nrfA/D/H*)。随机森林差异性分析(图5c)表明,不同海拔间氮循环功能的差异主要体现在固氮潜力与氮素保存途径上。



注:图a为聚类热图表示不同海拔下土壤氮循环功能基因的丰度变化,每个方格的颜色表示丰度水平;图b为基于氮循环功能基因的PCoA分析;图c为基于随机森林分析10个关键氮碳循环功能基因;图d为氮循环通路示意。

图5 土壤氮循环功能基因

Fig.5 Functional genes of soil nitrogen cycling

2.7 环境变量、碳氮循环相关功能基因和微生物群落结构间的相关性

Mantel分析(图6a)显示,细菌、真菌生态位宽度与SOC、 NO_3^- -N、TN、C:N及SMC呈显著正相关($p < 0.05$);微生物群落结构与多数理化因子无显著相关性,可能反映群落功能冗余性及环境因子间接调控作用;MBC、MBC:MBN、BD与碳循环功能基因显著正相关($p < 0.05$),MBC、BD与氮循环功能基因显著正相关($p < 0.05$)。

进一步分析功能基因与环境因子之间的相互作用(图6b)。碳循环功能基因主要受 NH_4^+ -N、 NO_3^- -N、C:N、MBC和SMC的显著影响。 NO_3^- -N与厌氧代谢、固碳(如*pfID*、*cooS*基因)及纤维素酶基因(*cellulase*)显著负相关($p < 0.05$)。MBC、MBN、

SOC、 NH_4^+ -N促进固氮基因、硝化基因及同化亚硝酸盐还原基因(*nirB*)丰度提升,pH、BD则抑制这些基因表达。基于随机森林模型分析驱动土壤氮素变化关键因子(图6c)。C:N是预测土壤氮素变化共同关键因子。 NH_4^+ -N含量预测重要性最高的前2个理化因子为MBC、MBN,同时受氨氧化、固氮基因显著调控; NO_3^- -N含量表现出受其余不同形态氮素含量(MBN、 NH_4^+ -N、TN)显著影响特征;而TN含量与 NO_3^- -N含量、SMC、反硝化基因(*nirD*)密切相关。PLS-PM模型分析表明(图6d),土壤pH通过调控细菌群落结构影响固碳基因,pH、SOC通过调控细菌网络复杂度影响纤维素降解基因;固氮和氨氧化基因同时受细菌群落结构、SOC含量直接调控。

途径及TCA还原型三羧酸循环固定CO₂并转化为SOC,卡尔文循环是有氧条件下微生物固碳主导途径,Wood-Ljungdahl途径则通常在厌氧环境下进行^[25]。结构方程分析表明,细菌群落演替和互作关系深刻影响固碳途径变化。2700 m海拔土壤氧气迁移受阻为厌氧固碳菌群提供合适厌氧微环境;而低海拔植被茂密,林下土壤因根系呼吸、微生物代谢活跃,Form II酶更适配CO₂浓度高、波动剧烈的环境,其主要载体(变形菌门等兼性营养菌)更偏好酸性环境,导致不同海拔固碳途径发生变化^[26]。细菌网络复杂性对固碳基因负调控表明细菌互作可能加剧资源竞争,扰乱微环境与种间互作,抑制不同固碳途径基因丰度下降^[27]。相关性分析表明,NH₄⁺-N、NO₃⁻-N与*cooS*显著负相关($p < 0.05$),说明NO₃⁻-N作为高效电子受体,抑制效率较低的厌氧发酵、代谢(*pflD*、*cooS*)基因丰度^[28]。纤维素降解是森林系统微生物获取碳源的主要途径,低海拔阔叶混交林由于温度较高,土壤氧气充足,其凋落物纤维素含量高且易降解,因此优先富集高效分解纤维素获取能量的微生物。结构方程分析表明,氮素有效性总体抑制纤维素降解基因丰度,是由于高NO₃⁻-N积累可能形成局部氮富余状态,纤维素降解需合成复合酶(内切葡聚糖酶等),硝酸盐呼吸与易利用碳源微生物富集,下调纤维素降解功能基因^[29];NH₄⁺-N则为合成含氮纤维素酶蛋白提供必需的氮源基础,促进纤维素降解微生物富集^[30],表明不同氮素对纤维素降解基因丰度影响差异显著。同时纤维素降解需内切酶、 β -葡萄糖苷酶等多酶系协同作用,细菌类群复杂互作网络通过类群间功能互补,促进纤维素降解微生物协同富集;高碳源有效性反过来支撑更多降解类群定殖,提升网络复杂性,进一步满足微生物碳降解需求^[31]。

本研究中沿海拔上升固氮、氨氧化基因丰度持续下降,2700 m竹林土壤有效养分匮乏,富集参与异化亚硝酸盐还原为铵微生物类群,以高效利用NO₃⁻-N满足自身氮素需求。结构方程分析表明,SOC含量直接驱动固氮、氨氧化基因丰度提升,低海拔植被竞争激烈引发氮限制,充足碳源支撑、氮素限制共同促进固氮细菌类群定殖^[32];同时固氮、氨氧化菌活性直接依赖有氧环境,2700 m海拔土壤厌氧环境阻碍SOC分解产物、NH₄⁺-N等底物扩散,压缩微生物活动空间,抑制固氮与氨氧化功能基因表达^[33];另一方面,可能是由于低海拔土壤pH长期较低通过确定性筛选出占据主导地位且携带这些功能基因的特化微生物类群(如*Bradyrhizobium*),与FAN等^[34]研究结果一致。NH₄⁺-N作为底物同样促进硝化基因丰度提升,MBN则通过周转补充底物维持稳态共同保障微生物高效好氧代谢下的碳、氮协同转化^[35-36]。

3.3 不同海拔微生物变化特征

与以往山地海拔升高微生物多样性降低的研究^[37]发现不同,本研究发现,沿海拔上升细菌多样性变化不显著,真菌多样性呈显著上升($p < 0.05$)趋势。与海拔梯度选择有关,微生物多样性表现出高、低海拔2种大梯度不同模式,较低海拔(<2600 m)微生物多样性更多取决于环境异质性,较小海拔变化梯度对细菌多样性未造成显著差异^[38]。李星冉等^[39]研究表明,真菌多样性主要受养分有效性及pH对土壤BD的间接影响,而非pH直接调控;高海拔整体养分匮乏,但不同凋落物底物类型、根系分泌物等能富集不同功能微生物分解专属底物,低养分间接缓解真菌优势种竞争压制,从而提高真菌多样性。已有研究^[40]表明,低海拔降雨减少同样对微生物多样性产生显著负面影响。

不同海拔显著影响细菌优势属丰度变化,变形菌门(*Roseiarcus*、*Bradyrhizobium*)相对丰度随海拔升高呈单调下降趋势,与土壤SOC含量变化一致,反映其对高质量碳源依赖和较窄生态位宽度^[41]。参与难分解碳降解、有机氮矿化的*Candidatus_Solibacter*在所有海拔相对丰度均最高,表明其具有较宽生态位宽度,*Bradyrhizobium*则是典型固氮菌^[42]。*Candidatus_Koribacter*在所有海拔相对丰度均保持稳定,具备多样糖苷水解酶和转运系统,显示其高度环境适应性^[43]。这些优势碳、氮代谢细菌群落丰度变化,构成碳氮功能基因随海拔的变化规律。真菌群落中,阔叶混交林以共生型类群*Sebacina*和*Russula*为主,通过与植物根系形成菌根,协助植物高效获取氮素,强化植物-微生物互作在氮吸收中的作用^[44]。*Mortierella*在1900、2300 m均保持较高丰度,其强大多功能酶系能够分解简单有机物、几丁质和脂质,参与多种碳氮转化过程;随着海拔升高,*Archaeorhizomyces*丰度下降,*Cladosporium*丰度上升,其主要通过分解有机质同时获取碳、氮,体现真菌群落随海拔升高从“共生吸收”向“腐生矿化”的氮获取策略转变^[45]。*Inocybe*常与针叶树种建立特异性外生菌根共生关系,有助于在贫瘠土壤中竞争和吸收氮素^[46]。

本研究中微生物网络复杂性随海拔升高呈下降趋势,与CHEN等^[47]研究结果一致,高海拔温度降低、降雨增多形成强烈环境过滤效应,从而降低细菌、真菌网络复杂性;不同海拔植物类群通过根系分泌物选择性影响微生物类群富集,更高海拔地形复杂同时限制微生物实际上互作。2700 m海拔细菌网络关键节点微生物类群可能通过分解因低温积累的顽固性植物碳组分,从而连接不同功能模块,促进该海拔携带碳降解(*cellobiosidase*)基因细菌丰度;真菌群落网络复

杂性、稳定性均下降可能与真菌低功能冗余度,菌丝体庞大、生长缓慢,善于通过功能特化来最大化资源开采广度有关,从而弱化种间互作,其较低的迁移能力会加大高海拔地势复杂性、土壤致密对互作的负面影响^[48-50]。

细菌较小个体尺寸和多样的传播途径使其扩散能力强于真菌,而真菌表现更强的宿主依赖性^[51]。与 FAN 等^[52]研究一致,本研究中 2 700 m 海拔真菌群落扩散限制作用最强,是由于竹林凋落物稳定难分解,同时高海拔复杂地势、温度降低筛选特化物种定殖;繁殖后其余微生物定殖则更多由偶然性决定,细菌迁移能力较强增强随机性过程(生态漂变)作用;而低海拔区域较小环境变异性和较高资源可用性导致确定性过程作用更为重要。已有研究^[53]表明,真菌群落高海拔区域通过聚集特异物种而非泛化种,同时稀有类群受自身扩散能力及环境适应力限制更多,优势种群扩散能力和气候因子决定不同海拔梯度扩散限制在真菌群落构建中的主导地位^[54]。

4 结 论

1) 随海拔升高, SOC、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、MBC、MBN 含量呈下降趋势, pH、BD 呈上升趋势, 2 300 m 海拔针叶混交林土壤 TN 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 显著高于其余海拔林分 ($p < 0.05$)。

2) 随海拔升高, 固氮 (*nifK/H/D*)、氨氧化基因 (*amoA/B/C*) 丰度呈下降趋势, 1 900 m 海拔卡尔文循环固碳 (*Form II*) 基因丰度高于其余海拔林分, 2 300 m 海拔碳氮循环功能基因丰度均较低, 2 700 m 海拔富集厌氧固碳 (*cooS*) 和亚硝酸盐还原为铵基因 (*nrfA/D/H*)。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、MBC 显著影响碳氮功能基因, 结构方程分析表明 SOC 含量直接促进固氮、氨氧化基因丰度。

3) 真菌多样性沿海拔显著升高, 细菌群落中 *Candidatus_Solibacter*、*Bryobacter* 丰度最高; 真菌群落中 *Mortierella*、*Sebacina* 丰度最高。

4) 微生物群落构建以扩散限制为主导, 生态漂变为次要机制, 2 700 m 海拔细菌群落以生态漂变为主导机制。 2 700 m 海拔细菌、真菌生态位宽度高于其余海拔。随海拔上升, 微生物网络复杂性下降, 细菌群落稳定性上升, 真菌群落多样性显著提高 ($p < 0.05$) 但稳定性下降, 表明高海拔真菌群落可能通过富集更多特化类群拓宽生态位获取养分。

参考文献:

[1] WANG Q K, ZHAO X C, LIU S G, et al. Contrasting responses of the priming effect to nitrogen deposition in tem-

perate and subtropical forests[J]. *Catena*, 2024, 238: e107839.

- [2] XU Z W, YU G R, ZHANG X Y, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in Eastern China (NSTEC) [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 152-163.
- [3] CHEN S L, LIN L X, DENG Y, et al. Tree species richness and mycorrhizal types drive soil nitrogen cycling by regulating soil microbial community composition and diversity in tropical forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2024, 569: e122187.
- [4] WANG W C, WANG X J, ZHI R C, et al. Microbial mechanisms for CO_2 and CH_4 emissions in Robinia pseudoacacia forests along a north-south transect in the Loess Plateau [J]. *Journal of Environmental Management*, 2024, 370: e122802.
- [5] DAI Z M, ZANG H D, CHEN J, et al. Metagenomic insights into soil microbial communities involved in carbon cycling along an elevation climosequences [J]. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(8): 4631-4645.
- [6] YANG N, ZHOU C N, LI Y, et al. Microbial specialists in high-altitude forest soils: Environmental sensitivity and ecological significance [J]. *Frontiers of Environmental Science & Engineering*, 2024, 19(3): e30.
- [7] ZHAO F Z, WANG J Y, LI Y, et al. Microbial functional genes driving the positive priming effect in forest soils along an elevation gradient [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 165: e108498.
- [8] CHEN Q R, HAN F Y, LYU M K, et al. Distinct responses of fungal and bacterial denitrification genes to seasonal changes, nitrogen deposition and precipitation reduction in subtropical forest soils [J]. *Applied Soil Ecology*, 2025, 213: e106322.
- [9] ZHANG S J, ZENG Y H, ZHU J M, et al. The structure and assembly mechanisms of plastsphere microbial community in natural marine environment [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2022, 421: e126780.
- [10] BAI Z, YE J, WEI Y L, et al. Soil depth-dependent C/N stoichiometry and fungal and bacterial communities along a temperate forest succession gradient [J]. *Catena*, 2021, 207: e105613.
- [11] ZHANG J C, ZHOU Y C, ZHANG Z M, et al. Assembly, network stability, and influencing factors of soil bacterial communities along altitudinal gradients in Southwest China's fragile regions [J]. *Environmental Technology and Innovation*, 2025, 38: e104199.
- [12] PENG W X, SONG M, DU H, et al. Assembly processes and networks of soil microbial communities along karst forest succession [J]. *Catena*, 2025, 248: e108574.
- [13] 冯婷婷, 郑阳, 骆伟, 等. 基于模糊层次分析的栗子坪国家级自然保护区生态健康评价 [J]. *南京林业大学学报*

- (自然科学版), 2025, 49(2): 212-220.
- FENG T T, ZHENG Y, LUO W, et al. Ecological health assessment based on fuzzy analytic hierarchy process: A case study of Liziping National Nature Reserve [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2025, 49(2): 212-220.
- [14] 杨剑虹, 王成林, 代亨林. 土壤农化分析与环境监测 [M]. 北京: 中国大地出版社, 2008.
- YANG J H, WANG C L, DAI H L. Soil Agrochemical analysis and environmental monitoring [M]. Beijing: China Land Press, 2008.
- [15] XUN W B, LIU Y P, LI W, et al. Specialized metabolic functions of keystone taxa sustain soil microbiome stability [J]. Microbiome, 2021, 9(1): e35.
- [16] STEGEN J C, LIN X J, FREDRICKSON J K, et al. Estimating and mapping ecological processes influencing microbial community assembly [J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: e370.
- [17] SLOAN W T, LUNN M, WOODCOCK S, et al. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure [J]. Environmental Microbiology, 2006, 8(4): 732-740.
- [18] 冯金元, 蒋志成, 蒋志仁, 等. 祁连山中段青海云杉林土壤有机碳分布特征及影响因素 [J]. 水土保持通报, 2025, 45(3): 261-267.
- FENG J Y, JIANG Z C, JIANG Z R, et al. Characteristics and influencing factors of soil organic carbon at *Picea crassifolia* forests in middle part of Qilian Mountains [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2025, 45(3): 261-267.
- [19] 宋玉翔, 王保战, 秦华, 等. 土壤氨氧化古菌适应酸性胁迫的 ATP 酶基因分子进化研究 [J]. 土壤学报, 2022, 59(4): 1136-1147.
- SONG Y X, WANG B Z, QIN H, et al. Molecular phylogeny suggests a key role of ATPase genes on evolutionary adaption of soil ammonia-oxidizing Archaea to acid stress [J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(4): 1136-1147.
- [20] 李娜, 赵传燕, 郝虎, 等. 海拔和郁闭度对祁连山青海云杉林凋落物分解的影响 [J]. 生态学报, 2021, 41(11): 4493-4502.
- LI N, ZHAO C Y, HAO H, et al. Decomposition and its nutrients dynamic of Qinghai spruce leaf litter with elevation gradient in Qilian Mountains [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(11): 4493-4502.
- [21] LI Z L, TIAN D S, WANG B X, et al. Microbes drive global soil nitrogen mineralization and availability [J]. Global Change Biology, 2019, 25(3): 1078-1088.
- [22] 宋一凡, 卢亚静, 刘铁军, 等. 荒漠草原不同雨量带土壤-植物-微生物 C、N、P 及其化学计量特征 [J]. 生态学报, 2020, 40(12): 4011-4023.
- SONG Y F, LU Y J, LIU T J, et al. Soil-plant-microbial C, N, P and their stoichiometric characteristics in different rainfall zones of desert steppe [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4011-4023.
- [23] GENRE A, LANFRANCO L, PEROTTO S, et al. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses [J]. Nature Reviews Microbiology, 2020, 18(11): 649-660.
- [24] LIANG X F, TIAN H L, FENG P Y, et al. Biochar reduces nitrogen leaching of digestate field application by inhibiting nitrification and enhancing nitrate conversion [J]. Journal of Cleaner Production, 2025, 526: e146677.
- [25] 鞠文亮, 马登科, 刘翔. 湿地土壤有机碳周转过程及稳定性研究进展 [J]. 生态学报, 2026, 46(2): 643-662.
- JU W L, MA D K, LIU X. Research progress on the turnover process and stability of soil organic carbon in wetlands [J]. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(2): 643-662.
- [26] 李宝刚, 聂新军, 孔德雷, 等. 炭基肥对稻田土壤养分及细菌群落结构的影响 [J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(6): 1243-1254.
- LI B G, NIE X J, KONG D L, et al. Effects of biochar based fertilizer on soil nutrients and bacterial community structure [J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2025, 42(6): 1243-1254.
- [27] GE W, GUI Y, ZHU G S, et al. Waste wood in agroforestry systems improves phallus Dongsun yield by regulating soil bacterial interactions and improving soil properties [J]. Applied Soil Ecology, 2025, 216: e106555.
- [28] ZHENG C X, HE T X, WANG C R, et al. Key enzymes, functional genes, and metabolic pathways of the nitrogen removal-related microorganisms [J]. Critical Reviews in Environmental Science and Technology, 2024, 54(23): 1672-1691.
- [29] KRAFT B, STROUS M, TEGETMEYER H E. Microbial nitrate respiration: Genes, enzymes and environmental distribution [J]. Journal of Biotechnology, 2011, 155(1): 104-117.
- [30] ZHAO Z Z, GAO B Q, HENAWY A R, et al. Effects of chicken manure-derived black soldier fly organic fertilizer on soil carbon and nitrogen cycling: Insights from metagenomic and microbial network analysis [J]. Environmental Research, 2025, 286: e122775.
- [31] WANG H, ZHANG K R, ZHANG X D, et al. Changes in keystone species attenuate the complexity and stability of soil microbial networks during alpine meadow degradation [J]. Ecological Indicators, 2025, 179: e114292.
- [32] QIAO Z W, LIU C, YAN R, et al. Effects of C and N application on azotobacter and nitrogen cycle in farmland soils of central Guizhou, China [J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2023, 10(1): e141.
- [33] HALLIN S, JONES C M, SCHLOTER M, et al. Relationship between N-cycling communities and ecosystem functioning in a 50-year-old fertilization experiment [J].

- The ISME Journal, 2009, 3(5):597-605.
- [34] FAN K K, WEISENHORN P, GILBERT J A, et al. Soil pH correlates with the co-occurrence and assemblage process of diazotrophic communities in rhizosphere and bulk soils of wheat fields[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 121:185-192.
- [35] LIU D, ZHANG S, ZHUANG W R, et al. Reforestation significantly enriches soil microbial carbon, nitrogen, and phosphorus cycling genes but simplifies their co-occurrence network[J]. Applied Soil Ecology, 2025, 207:e105935.
- [36] SHEN F Y, FEI L J, PENG Y L, et al. Optimized water-nitrogen management enhances soil nitrogen cycling and microbial functions to enhance wheat yield[J]. Plant and Soil, 2025, 515(2):1819-1844.
- [37] GUO Z H, HUANG X B, LI C, et al. Altitudinal influences on soil microbial diversity: The pivotal role of plant functional composition in shaping bacterial and fungal communities[J]. Forest Ecology and Management, 2025, 586:e122728.
- [38] LI J B, SHEN Z H, LI C N, et al. Stair-step pattern of soil bacterial diversity mainly driven by pH and vegetation types along the elevational gradients of Gongga Mountain, China[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9:e569.
- [39] 李星冉, 刘怡萱, 董石, 等. 西藏勒布沟土壤微生物多样性和群落组成的海拔分布特征及其影响因素[J]. 生态学报, 2025, 45(19):9465-9475.
- LI X R, LIU Y X, DONG S, et al. Elevation distribution characteristics and influencing factors of soil microbial diversity and community composition in Lebu Valley, Xizang[J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(19):9465-9475.
- [40] GUO X Y, WANG Z W, LI H, et al. Multifaceted precipitation patterns impact biocrust functionality in drylands: A cascade of variability *via* species replacement in soil microbiota [J]. Global Ecology and Biogeography, 2025, 34(5):e70061.
- [41] 王辛辛, 刘岩, 张威, 等. 基于稳定性同位素核酸探针技术的红壤微生物底物利用策略研究[J]. 土壤学报, 2022, 59(1):274-284.
- WANG X X, LIU Y, ZHANG W, et al. Strategies for soil microbes utilizing exogenous substrates in ultisol based on nucleic acid stable isotope probing technique[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(1):274-284.
- [42] YU Z H, LI Y S, WANG G H, et al. Effectiveness of elevated CO₂ mediating bacterial communities in the soybean rhizosphere depends on genotypes [J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2016, 231:229-232.
- [43] WARD N L, CHALLACOMBE J F, JANSSEN P H, et al. Three genomes from the Phylum Acidobacteria provide insight into the lifestyles of these microorganisms in soils[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(7):2046-2056.
- [44] 冯哲, 孔涛, 张晓瑛, 等. 两个海拔亚高山粗枝云杉林土壤真菌群落差异及其驱动因素[J]. 生态学报, 2025, 45(4):1987-1998.
- FENG Z, KONG T, ZHANG X Y, et al. Community differences and driving factors of soil fungi of subalpine *Picea asperata* forests at two altitudes [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(4):1987-1998.
- [45] CHENG H Y, YUAN M S, TANG L, et al. Integrated microbiology and metabolomics analysis reveal responses of soil microorganisms and metabolic functions to phosphorus fertilizer on semiarid farm [J]. Science of the Total Environment, 2022, 817:e152878.
- [46] XIANG G, WU R T, ZHANG M M, et al. Simulated nitrogen deposition alters the ectomycorrhizal fungal community structure in northern Korean pine plantations [J]. Catena, 2023, 233:e107525.
- [47] CHEN W Q, WANG J Y, CHEN X, et al. Soil microbial network complexity predicts ecosystem function along elevation gradients on the Tibetan Plateau [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 172:e108766.
- [48] ZHOU T X, WANG S R, WU Q L, et al. Assembly, network stability, and dominant function of bacterial communities in different habitats of a large shallow lake: The role of habitat generalists [J]. Ecological Indicators, 2025, 177:e113761.
- [49] ZHONG Y, SORESENSEN P O, ZHU G Y, et al. Differential microbial assembly processes and co-occurrence networks in the soil-root continuum along an environmental gradient [J]. iMeta, 2022, 1(2):e18.
- [50] WANG X, WANG Z C, LIU W C, et al. Abundant and rare fungal taxa exhibit different patterns of phylogenetic niche conservatism and community assembly across a geographical and environmental gradient [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 186:e109167.
- [51] MA Z Y, JIAO S, ZHENG K K, et al. Multiple spatial scales of bacterial and fungal structural and functional traits affect carbon mineralization [J]. Molecular Ecology, 2024, 33(3):e17235.
- [52] FAN Q P, LIU K F, WANG Z L, et al. Soil microbial subcommunity assembly mechanisms are highly variable and intimately linked to their ecological and functional traits [J]. Molecular Ecology, 2024, 33(7):e17302.
- [53] FENG Z L, LI N, DENG Y F, et al. Biogeography and assembly processes of abundant and rare soil microbial taxa in the southern part of the Qilian Mountain National Park, China [J]. Ecology and Evolution, 2024, 14(2):e11001.
- [54] LIU Z H, FANG J, SONG B, et al. Stochastic processes dominate soil arbuscular mycorrhizal fungal community assembly along an elevation gradient in central Japan [J]. Science of the Total Environment, 2023, 855:e158941.