2026, 66(10): 4974-4992
CSTR: 32112.14.j.AMS.20260124
DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20260124

微生物学报
*Acta Microbiologica Sinica*
http://journals.im.ac.cn/actamicrocn

Research Article 研究报告

# 不同海拔梯度拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落结构及多样性分析

王永霞[1,2]，陈松焱[1]，郑睿杰[1]，朗杰[3]，周义清[2]，江旭[2]，邢震[1*]，阮志勇[2*]

1 西藏农牧大学 林草学院，西藏 林芝
2 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所，北方干旱半干旱耕地高效利用全国重点实验室，北京
3 西藏农牧大学 植物科学学院，西藏 林芝

王永霞, 陈松焱, 郑睿杰, 朗杰, 周义清, 江旭, 邢震, 阮志勇. 不同海拔梯度拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落结构及多样性分析[J]. 微生物学报, 2026, 66(10): 4974-4992.
WANG Yongxia, CHEN Songyan, ZHENG Ruijie, LANG Jie, ZHOU Yiqing, JIANG Xu, XING Zhen, RUAN Zhiyong. Microbial community structures and diversity in the rhizosphere soil of *Meconopsis baileyi* at different altitudinal gradients[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(10): 4974-4992.

**摘　要：**【目的】探究不同海拔梯度拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落结构特征。【方法】利用高通量测序技术对拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物组成及多样性进行研究，并结合环境因子进行相关性分析。【结果】在不同海拔梯度下，拟藿香叶绿绒蒿根际土壤细菌和真菌共有属种类具有明显差异，低海拔共有属种类均大于高海拔，且随海拔的上升呈下降趋势。其多样性随海拔升高呈现先升后降的趋势；真菌的丰富度随海拔的升高而增加，细菌的丰富度随海拔升高也在增加，但在海拔 4 100 m 急剧减少。根际土壤细菌中假单胞菌门(*Pseudomonadota*)为最优势菌门，土壤真菌中子囊菌门(*Ascomycota*)为最优势菌门，相对丰度均随海拔的增加整体呈现出下降趋势。海拔对真菌群落结构的塑造作用较为显著，细菌群落虽受海拔影响，但类群分布的海拔特异性相对较弱，多样性更趋稳定。高海拔梯度微生物的共现网络更紧密、核心类群更突出，在极端环境下微生物协同共存，而低海拔梯度网络较松散，在适宜环境下微生物独立生存。pH、电导率(electrical conductivity, EC)、速效磷(available phosphorus, AP)、土壤温度(soil temperature, ST)、土壤含水量(soil moisture content, SMC)为影响不同海拔梯度拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落结构的主要驱动因子。【结论】海拔显著影响拟藿香叶绿绒蒿根际微生物的物种组成与群落分布，多

资助项目：10种野生林下资源培育与示范(LZLCJ603324061)；高原特色农牧科技小院建设及综合服务能力提升项目(XK2024-01, XK2024-04, YJSJD2025-6)；西藏农牧大学林学博士点项目(一期) (533325001)
This work was supported by the Project for Cultivation and Demonstration of 10 Wild Understory Resources (LZLCJ603324061), the Construction and Comprehensive Service Capacity Improvement of the Science and Technology Courtyard for Plateau-Characteristic Animal Husbandry and Agriculture (XK2024-01, XK2024-04, YJSJD2025-6), and the Establishment of the Doctoral Program in Forestry at Xizang Agricultural and Animal Husbandry University (Phase I) (533325001).
*Corresponding authors. E-mail: XING Zhen, xztibetan@xza.edu.cn; RUAN Zhiyong, ruanzhiyong@caas.cn
Received: 2026-02-09; Accepted: 2026-04-22; Published online: 2026-05-29

样性随海拔升高整体呈先升后降趋势，丰富度整体呈增加趋势，细菌丰富度在高海拔时骤降。优势菌门相对丰度随海拔升高整体下降，海拔对真菌群落结构塑造作用更显著；高海拔微生物共现网络更紧密而低海拔更松散，pH、EC 等是塑造群落结构的主要驱动因子。

**关键词：**拟藿香叶绿绒蒿；不同海拔梯度；根际土壤；微生物多样性

# Microbial community structures and diversity in the rhizosphere soil of *Meconopsis baileyi* at different altitudinal gradients

**WANG Yongxia[1,2], CHEN Songyan[1], ZHENG Ruijie[1], LANG Jie[3], ZHOU Yiqing[2], JIANG Xu[2], XING Zhen[1*], RUAN Zhiyong[2*]**

1 College of Forestry and Grassland, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi, Xizang, China
2 State Key Laboratory of Efficient Utilization of Arable Land in China, Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, China
3 College of Plant Science, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi, Xizang, China

**Abstract: [Objective]** To explore the structural characteristics of microbial communities in the rhizosphere soil of *Meconopsis baileyi* along different altitude gradients. **[Methods]** This study employed high-throughput sequencing to investigate the microbial community composition and diversity in the rhizosphere soil of *M. baileyi* and conducted a correlation analysis on the microbial community characteristics with environmental factors. **[Results]** At different altitudinal gradients, there are significant differences in the common genera of bacteria and fungi in the rhizosphere soil of *M. baileyi*. The common genera at low altitudes are all greater than those at high altitudes, and show a downward trend with increasing altitude. Their diversity initially increased and then decreased with increasing elevation. Fungal species richness generally increased with elevation, whereas bacterial species richness also increased but declined sharply at 4 100 m. *Pseudomonadota* was the most dominant phylum among soil bacteria, and *Ascomycota* was the most dominant phylum among soil fungi. Their relative abundance generally showed a downward trend with the rise in altitude. Altitude exerted a more significant shaping effect on the fungal community structure. Although bacterial communities were also affected by altitude, the altitude specificity of taxonomic group distribution was weak, and diversity tended to be more stable.The co-occurrence networks of microorganisms at high altitude gradients were more compact, with core groups being more prominent, which indicated collaborative coexistence of microorganisms in extreme environments. In contrast, the networks at low altitude gradients were looser, with microorganisms surviving independently in suitable environments. Soil pH, electrical conductivity (EC), available phosphorus (AP), soil temperature (ST), and soil moisture content (SMC) were identified as the major drivers shaping microbial community structure across altitudinal gradients. **[Conclusion]** Altitude significantly affects the species composition and community distribution of rhizosphere microorganisms in *M. baileyi*. Diversity generally increased initially and then decreased with

increasing elevation, whereas species richness showed an overall increasing trend; however, bacterial richness declined sharply at the highest elevation.The relative abundance of the dominant phyla of both communities generally decreases as altitude rises, and altitude has a more significant role in shaping the fungal community structure. In addition, the microbial co-occurrence networks are more compact at high altitudes but looser at low altitudes, with pH and EC acting as key environmental drivers of microbial community structure.

**Keywords:** *Meconopsis baileyi*; different altitudinal gradients; rhizosphere soil; microbial diversity

土壤是微生物生长繁殖的天然培养基，为微生物创造出许多微生境及生存空间[1]。植物根际是植物根系与土壤微生物相互作用的重要场所[2]，植物根际微生物作为土壤微生物中较活跃的部分，聚居着细菌、真菌、放线菌等各类微生物类群，是根系与土壤之间养分转化和运输的重要枢纽[3]。这些微生物的生长、分布和繁殖受植物根系生长发育的影响，表现出明显的根际效应，对根系吸收和转化土壤中的微量元素有重要作用[4]。

海拔作为一种环境因子，通过引起气候、温度、植被、土壤、养分等一系列影响因子的变化[5]，进而对微生物的分布产生影响。Bryant等[6]首次对土壤微生物多样性与海拔格局的相关性进行研究，发现物种丰富度随海拔增加呈单调递减模式。也有研究表明，海拔是影响土壤细菌群落结构和多样性的关键因素之一，不同海拔梯度下土壤细菌群落组成存在显著差异[7]，随着海拔的增加，土壤微生物群落的多样性和组成发生变化，呈先增后降的趋势[8]。截至目前，土壤微生物多样性的分布暂无明确的格局模式，通常表现为无趋势、线性(下降或上升)、单峰、下凹等多种模式[9]。

拟藿香叶绿绒蒿(*Meconopsis baileyi*)是罂粟科(Papaveraceae)绿绒蒿属的多年生一次开花植物。花通常为蓝色或紫色，花大色艳，花果期6−10月，是著名的高山野生花卉，极具观赏价值。同时也是人工培育观赏植物品种的重要原始材料来源，具有较大的开发潜力[10]。然而，对于绿绒蒿微生物的相关研究目前报道相对较少。陈舒婷等[11]通过高通量测序对多刺绿绒蒿与全缘叶绿绒蒿的根系微生物组成进行研究，发现其群落结构具有不同的组成特征。黄顺满等[3]对不同海拔全缘叶绿绒蒿土壤细菌群落多样性进行研究，表明随海拔的升高全缘叶绿绒蒿土壤细菌多样性及丰富度呈上升趋势。

目前尚无对色季拉山不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落结构的系统研究。因此，本研究以色季拉山不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤样本为研究对象，拟通过 Illumina HiSeq 高通量测序技术分析土壤微生物群落组成及多样性分布特征，揭示拟藿香叶绿绒蒿土壤微生物群落多样性和结构，挖掘维持绿绒蒿生长的核心微生物菌群，以期为拟藿香叶绿绒蒿的人工栽培提供科学依据。

# 1 材料与方法

## 1.1 样品的采集与处理

于 2023 年 7 月 23 日，在西藏自治区林芝市色季拉山 3 400−4 100 m 的海拔区域，以 100 m 为梯度，选取 2 m×2 m 的样方，采集拟藿香叶绿绒蒿根际土壤，编号分别为 N3400、N3500、N3600、N3900、N4000、N4100，数字代表每个样点的海拔，每个梯度 3 个重复。按照采样海拔梯度划分，3 400−3 600 m 3 个海拔梯度归为相对低海拔用字母 L 表示，3 900−4 100 m 归为相对高海拔用字母 H 表示。采样时佩戴无菌手套，将拟藿香叶绿绒蒿植株连同根部一起放入无菌袋，置于装有干冰的泡沫盒中带回实验室。

在实验室处理阶段，抖落大块土壤后去除

植物残留、石砾等其他杂质，用毛刷收集根系表面 0−5 mm 的根际土[12]，将附着紧实、不易脱落根土的植物根系剪成小段放入 50 mL 灭菌离心管中，加适当无菌水振荡 1 min，反复冲洗 1−3 次确保根际土全部脱落。收集的根际土放入离心机中，在 8 000 r/min 离心 5 min。弃去上清液后，一部分长期保存于−80 ℃超低温冰箱备用，另一部分立即用于 DNA 提取及后续分析。

### 1.2 土壤微生物 DNA 提取

称取 1.50 g 根际土壤样品，使用 E.Z.N.A® Mag-Bind 土壤 DNA 试剂盒(OMEGA 公司)提取总基因组 DNA[13]。用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的完整性并测定其浓度。

### 1.3 PCR 扩增及测序

样品总 DNA 提取后，采用通用引物对细菌 16S rRNA 基因 V3−V4 区域和真菌 ITS1 区域分别进行 PCR 扩增。细菌通用引物为 338F (5′-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3′) 和 806R (5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′)[14]。PCR 反应体系(30 μL)：2×Hieff Robust PCR Master Mix 15 μL，上、下游引物(10 μmol/L)各 1 μL，模板 DNA 10−20 ng，补充 $ddH_2O$ 至 30 μL[15]。PCR 反应程序：95 ℃预变性 5 min；94 ℃变性 30 s，55 ℃退火 30 s，72 ℃延伸 90 s，共 30 个循环；72 ℃终延伸 10 min。真菌通用引物为 ITS1F (5′-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3′) 和 ITS2R (5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′)[16]。PCR 反应体系：2×Trans Fidelity PCR Super Mix 15 μL，上、下游引物(10 μmol/L)各 1 μL，模板 DNA 1−3 μL，补充 $ddH_2O$ 至 30 μL[17]。PCR 反应程序参照细菌设置。扩增完成后，对 PCR 产物进行纯化、定量和均一化处理，构建高通量测序文库，使用 Qubit@ 3.0 荧光计(ThermoFisher Scientific 公司)进行评估，每个样品重复测定 3 次[18]。最终由派森诺生物科技有限公司通过 Illumina HiSeq 2500 平台进行双端测序(PE250)，单端读长为 250 bp。

### 1.4 序列处理

利用 USearch 对文库中的序列进行聚类，去除低质量序列，对有效数据序列进行去噪，合并双端数据，过滤嵌合体，得到高质量的扩增子序列变体(amplicon sequence variant, ASV)代表性序列。基于 SILVA 数据库对每个代表性序列进行物种注释。

### 1.5 数据分析

使用 QIIME 2 (version 2021.4)软件，采用 classify-sklearn 的方法，以 SILVA 138/UNITE v8.3 为参考数据库，将获得的分类学信息按照界(kingdom, K.)、门(phylum, P.)、纲(class, C.)、目(order, O.)、科(family, F.)、属(genus, G.)、种(species, sp.)的不同分类水平进行物种注释；用 R (version 4.2.1)软件绘制物种相对丰度的柱状堆叠图、热图和稀释曲线，并计算 Observed_species 和 Shannon 等 α 多样性指数。基于 Bray-Curtis 距离矩阵进行 β 多样性分析，绘制主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)图，根据数据的正态性和方差齐性分别采用参数和非参数检验，两组间差异比较选用 Student's *t* 检验，多于 2 组选用 Tukey 检验，估算群落的物种丰富度、多样性及多样性指数组间差异。基于物种丰度，使用 MENA (http://ieg4.rccc.ou.edu/MENA/)构建共现网络，使用 Gephi 软件及 Fruchterman-Reingold 布局算法[19]进行可视化。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同海拔根际微生物测序结果

通过高通量测序，共获得细菌 16S rRNA 基因原始序列 69 918−90 892 条和真菌 ITS 原始序列 61 032−156 657 条，经质控、去噪、拼接、去嵌合体及去除单序列后，最终获得有效高质量序列 28 323−47 658 条和 43 829−107 519 条。如图 1 所示，细菌和真菌的样本稀释曲线均呈急剧升高后逐渐趋于平缓的趋势，且测序覆盖度接近于 1，说明对更多的序列进行检测只能产

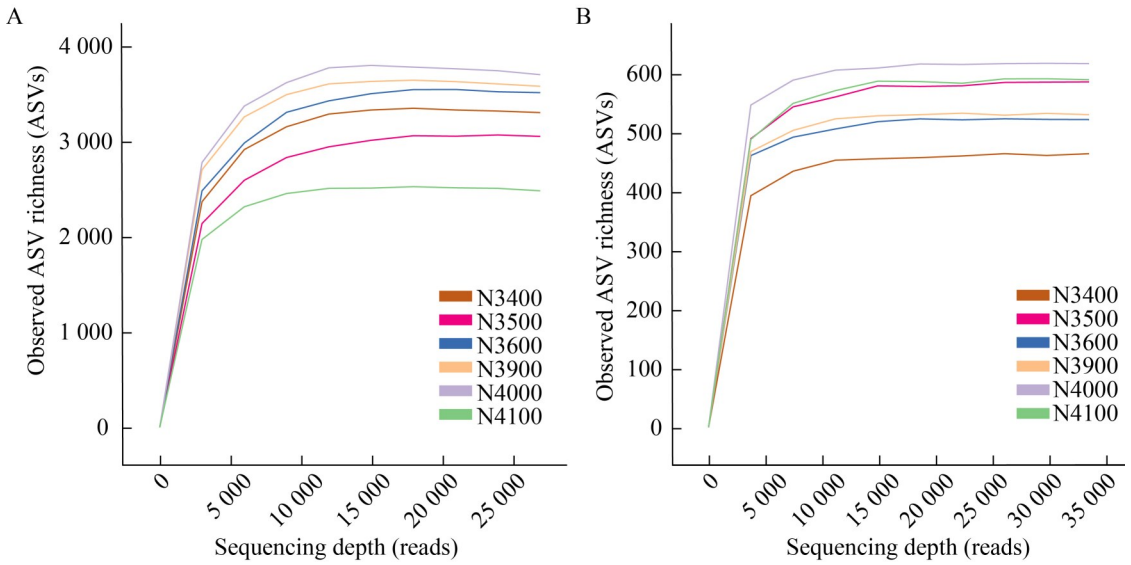



**图1　不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落稀释曲线**

Figure 1　Rarefaction curves of rhizosphere soil microbial communities associated with *Meconopsis baileyi* across different altitudinal gradients. A: Bacteria; B: Fungi.

生较少的 ASVs，表明样品测序深度合理，能够表征拟藿香叶绿绒蒿根际土壤中绝大多数的菌种信息。

## 2.2　不同海拔根际微生物群落结构的比较分析

由图 2 可知，低海拔根际细菌的共有属 257 个(图 2A)，根际真菌的共有属 70 个(图 2C)；高海拔根际细菌的共有属为 197 个(图 2B)，根际真菌共有属仅为 45 个(图 2D)，且低海拔根际微生物的种类均大于高海拔的，从整体来看，随海拔的上升呈下降趋势，这可能是由于高海拔温度低、紫外辐射强，部分微生物无法适应极端环境，导致其微生物种类减少。

从热图上看(图 3)，不同海拔梯度根际微生物也存在很大差异性，根际细菌在高海拔时(N3900−N4100)，*KD4-96*、*Subgroup_2* 及土杆菌属(*Chthoniobacter*)占据较高的丰度，在低海拔时(N3400−N3600)，贪噬菌属(*Variovorax*)、出芽单胞菌属(*Gemmatimonas*)、黄杆菌属(*Flavobacterium*)均具有较高的占比(图 3A)。根际真菌在高海拔时，占据较高丰度的菌属为蜡壳耳属(*Sebacina*)、丝盖伞属(*Inocybe*)、蜡蘑属(*Laccaria*)，且蜡壳耳属为菌根真菌，与植物根系具有较强的互作关系，在低海拔时，红菇属(*Russula*)、腐质霉属(*Humicola*)及未定义的菌属 *Rhizophydiales_gen_Incertae_sedis* 在拟藿香叶绿绒蒿根际微生物群落中占主要位置(图 3B)。真菌热图的颜色分化比细菌更强烈，表明真菌对海拔变化更敏感，可能是由于真菌通过孢子传播，受环境湿度、温度的影响较大，导致其差异显著，而细菌则表现出较强的环境适应能力。

## 2.3　不同海拔根际微生物群落 α 多样性分析

### 2.3.1　Shannon 指数分析

Shannon 指数和 Observed_species 指数反映不同样本的物种多样性，Shannon 指数表示样本的多样性，数值越大说明群落物种多样性越高；Observed_species 指数表示样本丰富度，数值越大表明观测到的物种越多。由图 4A 可知，*P* 值为 0.160，说明根际细菌样本之间的 Shannon 多样性指数差异不显著($P$>0.05)。各样本 Shannon 指数的总体分布较接近，但仍存在一定差异，

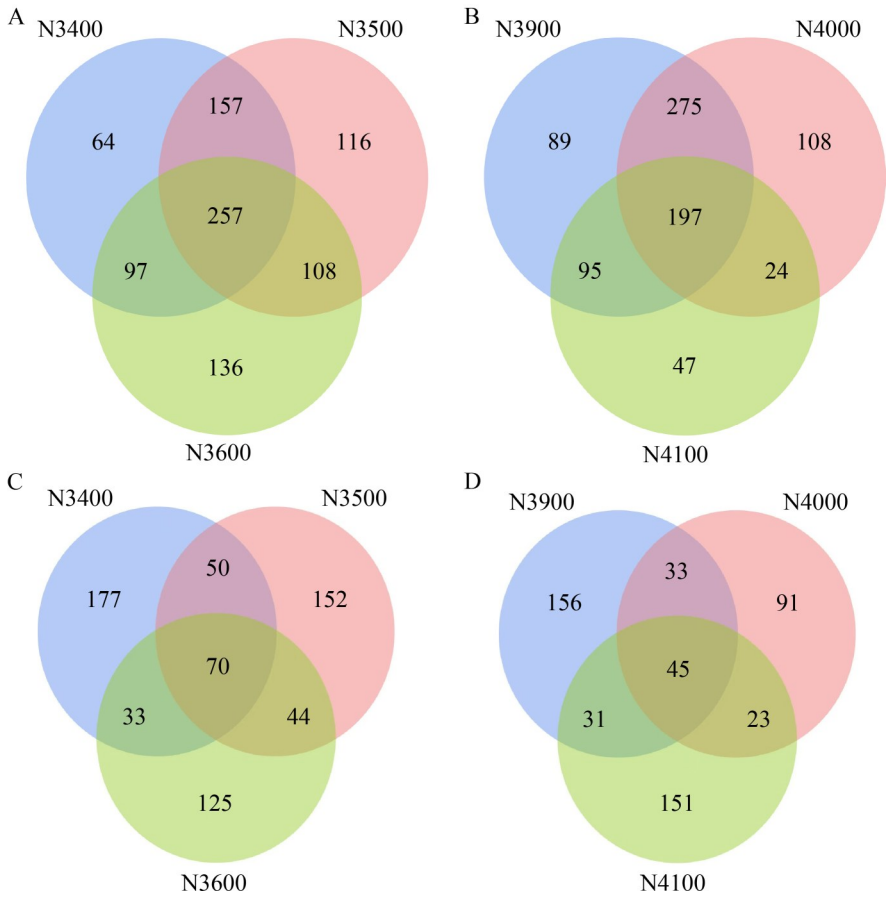



**图2 不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物韦恩图分析**

Figure 2 Venn diagram analysis of rhizosphere soil microbial communities associated with *Meconopsis baileyi* across different altitudinal gradients. A: Bacteria (L); B: Bacteria (H); C: Fungi (L); D: Fungi (H).

特别是 N3500 波动最大，箱体高且存在离群值(outlier)；N3600、N3900 和 N4100 箱体较窄，但分布相对集中。Shannon 指数从 N3400 到 N4100 总体呈先升后降的变化趋势，N3900 达到最高，可能是适宜的环境条件(如养分、温湿度)促进了多种微生物的生长，从而提高了 Shannon 指数。由图 4B 可知，*P* 值为 0.049，说明根际真菌样本之间的 Shannon 多样性指数存在显著差异($P<0.05$)。从 N3400 到 N4100 呈“M”趋势，相比细菌，其 Shannon 指数的分布较分散，特别是 N3400、N4100 组波动较大，箱体高且存在离群值(outlier)。

根际细菌各海拔的 Shannon 指数集中在 9–11 之间，多样性水平整体较高，根际真菌各海拔的 Shannon 指数集中在 5–8 之间，整体多样性水平低于细菌，且多样性随海拔显著变化。细菌群落的稳定性更强，而真菌群落的特化性更强，根际微环境的变化导致真菌多样性显著分化。综上所述，随着海拔的变化其根际微生物的多样性也发生差异，细菌的多样性大于真菌，且海拔对根际真菌多样性具有显著筛选作用。

### 2.3.2 观测物种数分析

由图 4C 可知，根际细菌各海拔的 Observed_species 指数集中在 2 000–4 000 之间，整体物种丰富度较高，不同海拔根际细菌的物

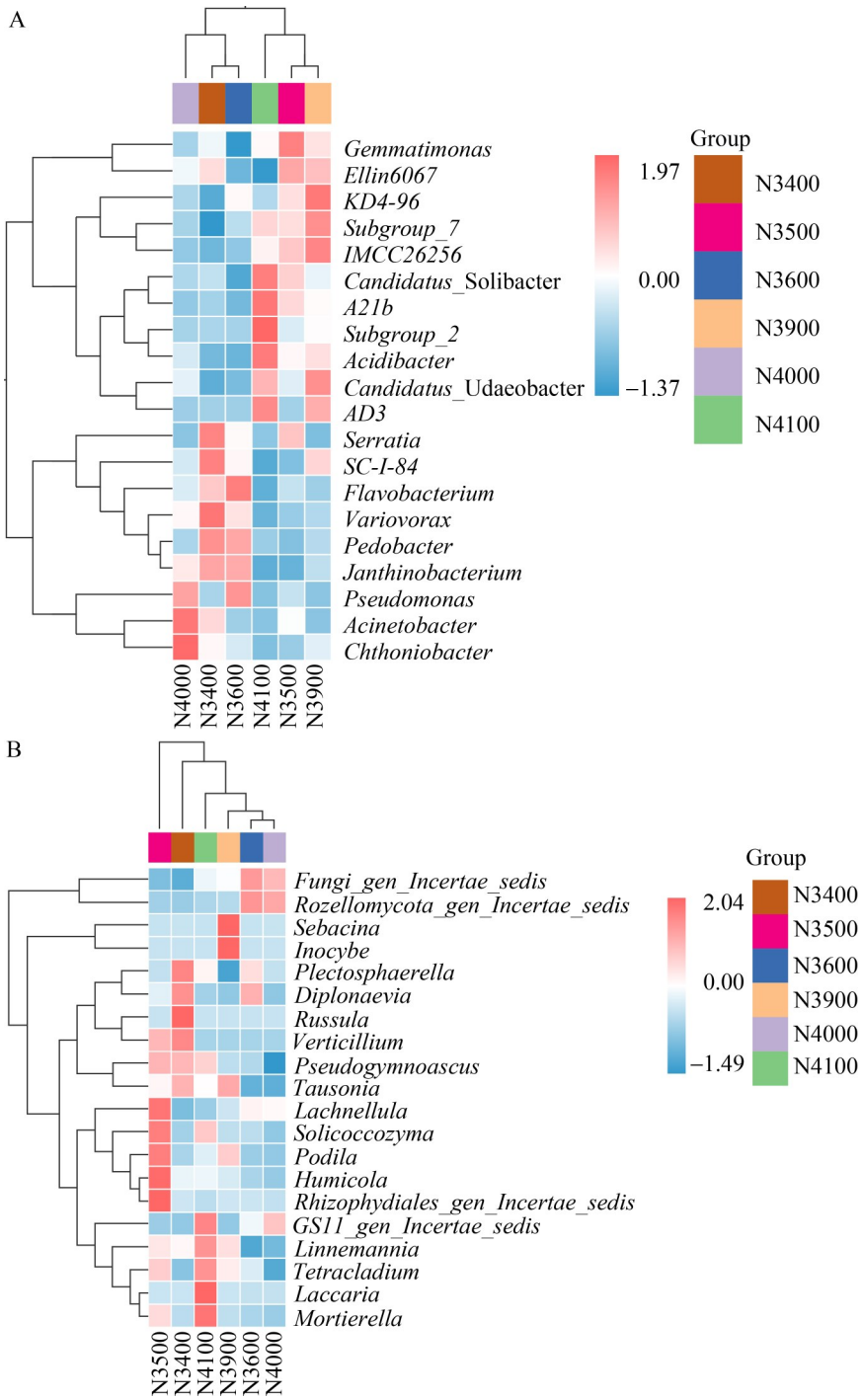



**图3　不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物属分类水平热图**

Figure 3　Heatmap of genus-level microbial composition in the rhizosphere soil of *Meconopsis baileyi* across different altitudinal gradients. A: Bacteria; B: Fungi.

种丰富度存在显著差异($P$<0.05)。N4100 的 Observed_species 指数显著低于其他组，但其 Shannon 指数却高于 N3400 和 N3600，说明该样本的物种多样性较高，但由于海拔原因，一些微生物无法适应高寒气候环境，导致物种丰富度下降。N3900 的丰富度较高且分布相对集中，

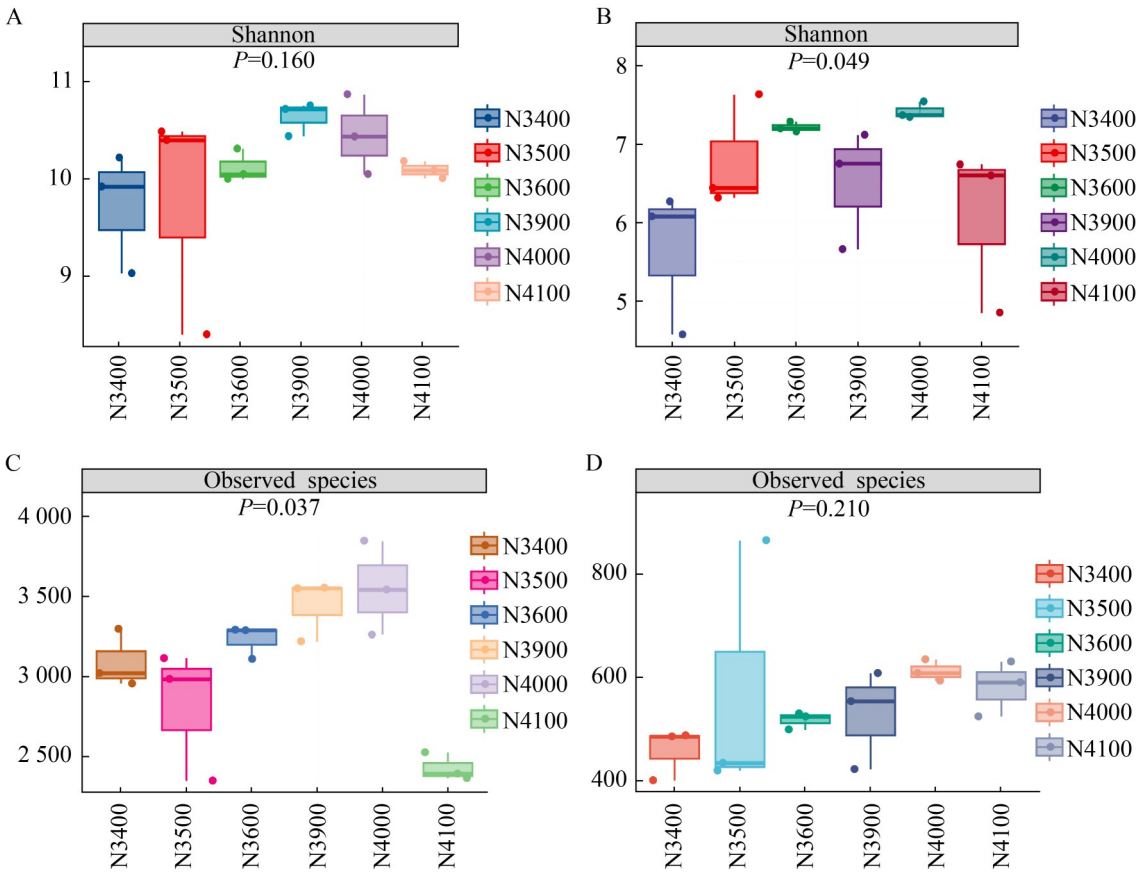



**图4　不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落α多样性分析**

Figure 4　Alpha diversity analysis of rhizosphere soil microbial communities associated with *Meconopsis baileyi* across different altitudinal gradients. A: Bacteria (Shannon index); B: Fungi (Shannon index); C: Bacteria (Observed_species index); D: Fungi (Observed_species index).

N3500 的离散程度较大，但中心值仍接近中间水平。根际真菌各海拔的 Observed_species 指数集中在 400−800 之间，整体物种丰富度远低于细菌，且不同海拔根际真菌的物种丰富度无显著差异 ($P$>0.05)。从 N3400 到 N4100 其 Observed_species 指数呈上升趋势，但 N3500 组的波动较大，箱体高且存在离群值，表明组内样本丰富度差异显著，可能是采样过程中出现局部特殊生境的偶然采样，导致组内物种丰富度出现差异性(图 4D)。

细菌 Observed_species 指数远高于真菌，根际细菌丰富度随海拔显著变化，对海拔较敏感，但真菌较稳定，在海拔变化下无显著差异。根际土壤中细菌类群数量多，在不同海拔微环境(如养分、pH)影响下，筛选出不同细菌类群，导致丰富度产生显著差异。高海拔的极端环境(低温、寡营养)对微生物的生存具有限制，细菌因物种丰富、部分类群可适应高海拔环境，最终丰富度表现出显著差异。真菌因物种数少、具有特有性，仅能在适应的海拔区间维持生存，因此丰富度在海拔变化下无显著差异。

## 2.4　不同海拔根际微生物群落 β 多样性分析

使用 Bray-Curtis 距离矩阵主坐标分析(PCoA)对不同海拔梯度拟藿香叶绿绒蒿的土壤微生物群落整体进行分析(图 5)。H 与 L 的根际

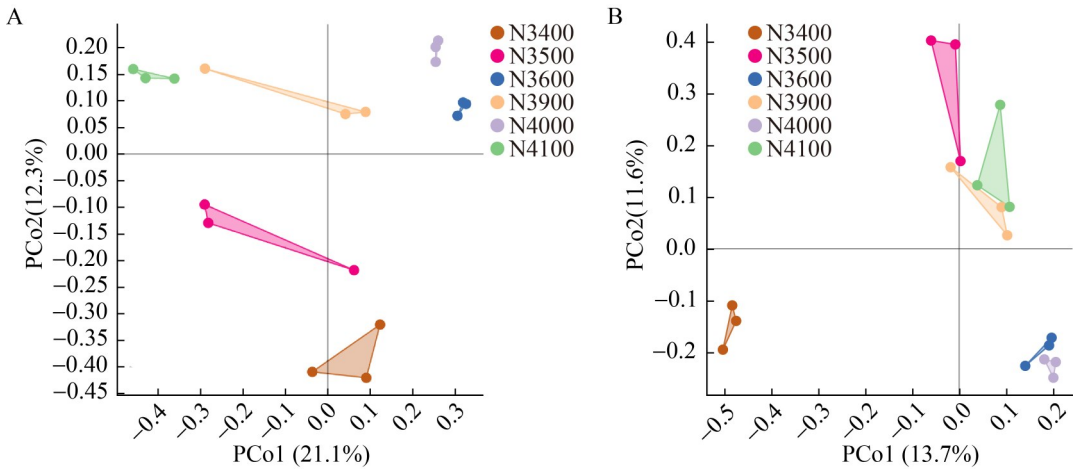



**图5　不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落Bray-Curtis距离矩阵的主坐标分析**

Figure 5　Principal coordinates analysis (PCoA) based on Bray-Curtis distance of rhizosphere soil microbial communities associated with *Meconopsis baileyi* across different altitudinal gradients. A: Bacteria; B: Fungi.

土壤细菌在第一主坐标上的差异解释率为21.1% (图 5A)，表明海拔高度能影响细菌的群落结构，N3400 与 N4100 这 2 组远离其他组，且 N3400 偏正值端，N4100 靠近 PCo1 的负值端，可能是由于环境因子(如 pH、有机质、湿度、温度)的差异对微生物群落的选择性作用。N4000 样本较为集中，说明该样本内群落组成较为一致。N3500 样本点分布较分散，表明该样本内群落组成存在较大差异性，可能是样本采集原因导致该样本出现显著差异。

H 与 L 的根际土壤真菌在第一主坐标上的差异解释率为 13.7% (图 5B)，小于细菌，不同海拔的真菌群落样本呈现明显的聚类分隔。N3400 主要集中在左侧，且远离其他组，说明该组群落结构与其他组具有显著差异，可能是低海拔环境筛选出大量嗜营养的微生物类群。N3500、N3900 和 N4100 这 3 个样本距离较近且组内差异较大，可能是这 3 组存在一些适应性较强的优势真菌类群(如特定菌根真菌、腐生真菌)，减少了群落结构的差异，在图中呈现出较近距离，且微环境存在局部差异，导致不同采样点的真菌群落组成差异显著。N3600 和 N4000 聚集在最右侧，与其他组差异也较明显，可能是环境因子(如 pH、水分等)的差异筛选出不同的真菌类群，导致群落结构发生变化。

## 2.5　不同海拔根际微生物群落结构组成分析

### 2.5.1　根际土壤微生物门分类水平相对丰度

由图 6A 可知，拟藿香叶绿绒蒿根际土壤细菌门丰度前 10 的物种主要为假单胞菌门(*Pseudomonadota*) (34.86%–58.21%)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*) (6.51%–31.81%)、拟杆菌门(*Bacteroidota*) (3.50%–19.38%)、放线菌门(*Actinobacteriota*) (5.56%–16.08%)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)(1.61%–5.71%)、绿屈挠菌门(*Chloroflexota*) (1.22%–6.23%)、疣微菌门(*Verrucomicrobiota*) (1.97%–4.94%)、粘球菌门(*Myxococcota*)(0.33%–1.65%)及 *Patescibacteriota* (0.37%–0.84%)和一个未被定义的细菌门。各海拔梯度中假单胞菌门的丰度均为最高，为最优势菌门，在低海拔时其占比最高，平均为(54.70%)，在高海拔时相对较低(40.63%)，随海拔的增加整体呈现出下降趋势，而酸杆菌门、拟杆菌门及放线菌门的相对丰度在不同海拔中也各不相同。在低海拔时，尤其是 3 400 m 的梯度下，酸杆菌门的占比最少，拟杆菌门的占比

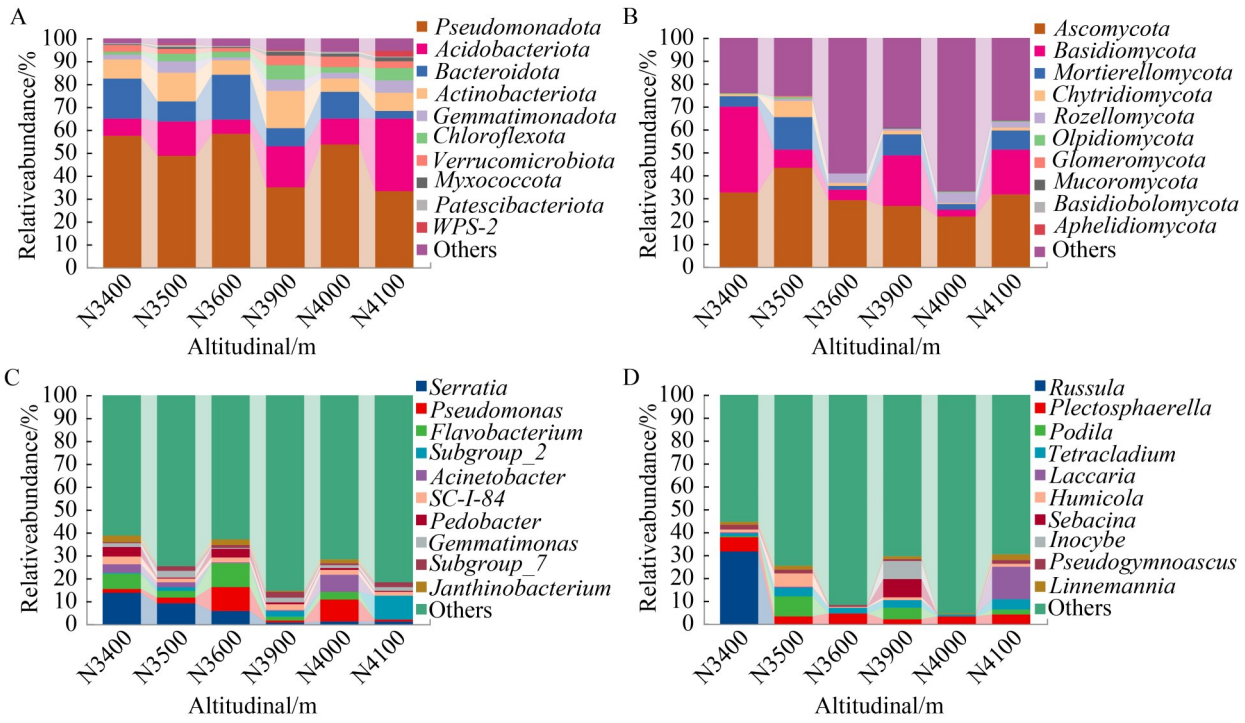



**图6 不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落结构组成分析**

Figure 6 Composition and structure of rhizosphere soil microbial communities associated with *Meconopsis baileyi* across different altitudinal gradients. A: Bacterial phylum; B: Fungal phylum; C: Bacterial genus; D: Fungal genus. The top 10 taxa at the phylum and genus levels are shown. Taxa with relative abundance <1% were grouped as “others”.

最多，而在 4 100 m 的海拔梯度下，酸杆菌门的占比最多，拟杆菌门的占比最少。这可能是酸杆菌门能抵御恶劣环境，耐低温及辐射，而拟杆菌门受环境影响较大，适合在低海拔区域生存。此外，放线菌门不论是在低海拔梯度还是高海拔梯度都有存在，推测此类微生物对于环境的抵抗力较强，耐低温的同时也能在低海拔梯度生存。同时，芽单胞菌门、绿屈挠菌门、疣微菌门、粘球菌门、*Patescibacteriota* 等也在不同海拔中有不同占比的分布，使拟藿香叶绿绒蒿根际细菌群落呈现出多样性及复杂性。

如图 6B 可知，根际土壤真菌门丰度前 10 的物种主要为子囊菌门(*Ascomycota*) (21.81%–43.18%)、担子菌门(*Basidiomycota*) (2.97%–37.45%)、被孢霉门(*Mortierellomycota*) (1.89%–14.21%)、壶菌门(*Chytridiomycota*) (0.66%–7.01%)、罗兹菌门(*Rozellomycota*) (0.19%–4.67%)、油壶菌门(*Olpidiomycota*)(0–1.09%)、球囊菌门(*Glomeromycota*) (0–0.40%)、毛霉门(*Mucoromycota*) (0–0.08%)、其他类群(Others) (24.12%–67.32%)及丰度较少的蛙粪霉门(*Basidiobolomycota*)和 *Aphelidiomycota*。各海拔梯度中子囊菌门的丰度均为最高，为最优势菌门，其次为担子菌门，随海拔的上升整体呈现出下降趋势，被孢霉门及壶菌门的相对丰度在不同海拔样本中也各不相同，且随海拔上升整体呈波动减少的趋势。球囊菌门、毛霉门、蛙粪霉门、*Aphelidiomycota* 等在不同海拔中分布均较少，在相对丰度前 10 的物种其相对丰度也小于 1%。高海拔样本中 Others 的占比大于低海

拔样本，各个门水平的丰度较少，可能是高海拔区域的极端环境所导致的。壶菌门在海拔N3500的样本中占据较大丰度，可能是N3500的样点采集于河谷地带，为壶菌门提供了适宜的水分环境，因此其具有较大占比。罗兹菌门在高海拔样本中占比较大，可能是此类真菌在高海拔低温、寡营养的胁迫下有助于提高植物对非生物胁迫的耐受性，利于植物的生长发育。

### 2.5.2 根际土壤微生物属分类水平相对丰度

由图6C可得知，拟藿香叶绿绒蒿根际土壤细菌前10的属主要分布在沙雷氏菌属(*Serratia*) (0.37%－13.66%)、假单胞菌属(*Pseudomonas*) (0.62%－10.43%)、黄杆菌属(*Flavobacterium*) (0.24%−10.31%)、不动杆菌属(*Acinetobacter*) (0−7.38%)、土地杆菌属(*Pedobacter*) (0.38%－4.19%)、芽单胞菌属(*Gemmatimonas*) (0.45%−3.11%)、詹氏杆菌属(*Janthinobacterium*) (0－0.67%)等7个属，剩余3个属未被注释，共占比为0.70%−5.32%，其中未知的和未被定义的细菌占细菌序列的61.52%−85.31%。从整体来看，随着海拔梯度的增加，各菌属的丰度呈下降趋势，其中沙雷氏菌属和黄杆菌属的变化最为明显，在低海拔时沙雷氏菌属的丰度为9.53%，高海拔时为1.06%，下降了8.47%；黄杆菌属在低海拔其丰度为6.62%，高海拔为1.76%，下降4.86%。说明海拔对沙雷氏菌属、黄杆菌属2个菌属的定殖具有很大的影响。

由图6D可知，根际土壤真菌前10的属主要分布在红菇属(*Russula*) (0－31.49%)、*Plectosphaerella* (1.82%－6.17%)、*Podila* (0－8.94%)、*Tetracladium* (0.86%－4.88%)、蜡蘑属(*Laccaria*) (0−14.08%)、腐质霉属(*Humicola*) (0−5.82%)、蜡壳耳属(*Sebacina*) (0−8.20%)、丝盖伞属(*Inocybe*) (0－7.68%)、假裸囊菌属(*Pseudogymnoascus*) (0－1.96%)、*Linnemannia* (0−2.32%)。其中，红菇属只存在N3400海拔，可能是低海拔梯度的温湿度及富养条件适合其定殖生长。蜡壳耳属和丝盖伞属2个菌属只分布在3 900 m海拔，推测N3900的样点具有丰富植被类型，蜡壳耳属和丝盖伞属通过菌根共生获取共生植物养分，因此在该海拔区域占据较高丰度。蜡蘑属仅在4 100 m海拔分布，其对高海拔的强紫外线、低温等极端条件具有适应性，而其他菌群的适应性较弱，使其在竞争中占据优势地位。在海拔4 000 m时，其微生物种类及数量最少，可能是该海拔处于N3900向N4100的过渡带，生境特殊，在失去N3900特有菌属资源时又未形成N4100特有类群的优势，最终导致微生物种类和数量显著减少。

## 2.6 不同海拔根际微生物群落网络共现分析

在科水平下，以0.05%为筛选标准对ASVs丰度进行分析构建共现网络，如图7所示，绿色的边表示正相关，反映本研究中细菌间呈现较强的正相关关系：高海拔条件下微生物群落的聚集程度更高，而低海拔环境中微生物群落分布相对分散。高海拔样本中(图7B)，黄色杆菌科(*Xanthobacteraceae*)、出芽单胞菌科(*Gemmatimonadaceae*)、亚硝化单胞菌科(*Nitrosomonadaceae*)的类群间均为正相关，且节点连接度较高，推测它们在同一海拔生境中存在功能协同效应，可共同作用促进宿主植物的生长。低海拔样本中(图7A)，丛毛单胞菌科(*Comamonadaceae*)、黄杆菌科(*Flavobacteriaceae*)、假单胞菌科(*Pseudomonadaceae*)、诺卡氏菌科(*Nocardioidaceae*)的类群间虽均为正相关，但整体连接度偏低，这与低海拔梯度更温和适宜的微生物生长气候环境特征相契合。相较于细菌群落，真菌的微生物群落整体分布更为分散。高海拔样本中(图7D)，蜡盘菌科(*Rutstroemiaceae*)、须腹菌科(*Rhizopogonaceae*)、被孢霉科(*Mortierellaceae*)的类群间均为正相关，这类菌科的节点丰度显著高于其他菌科，是该网络的核心类群，推测其在土壤有机质分解、

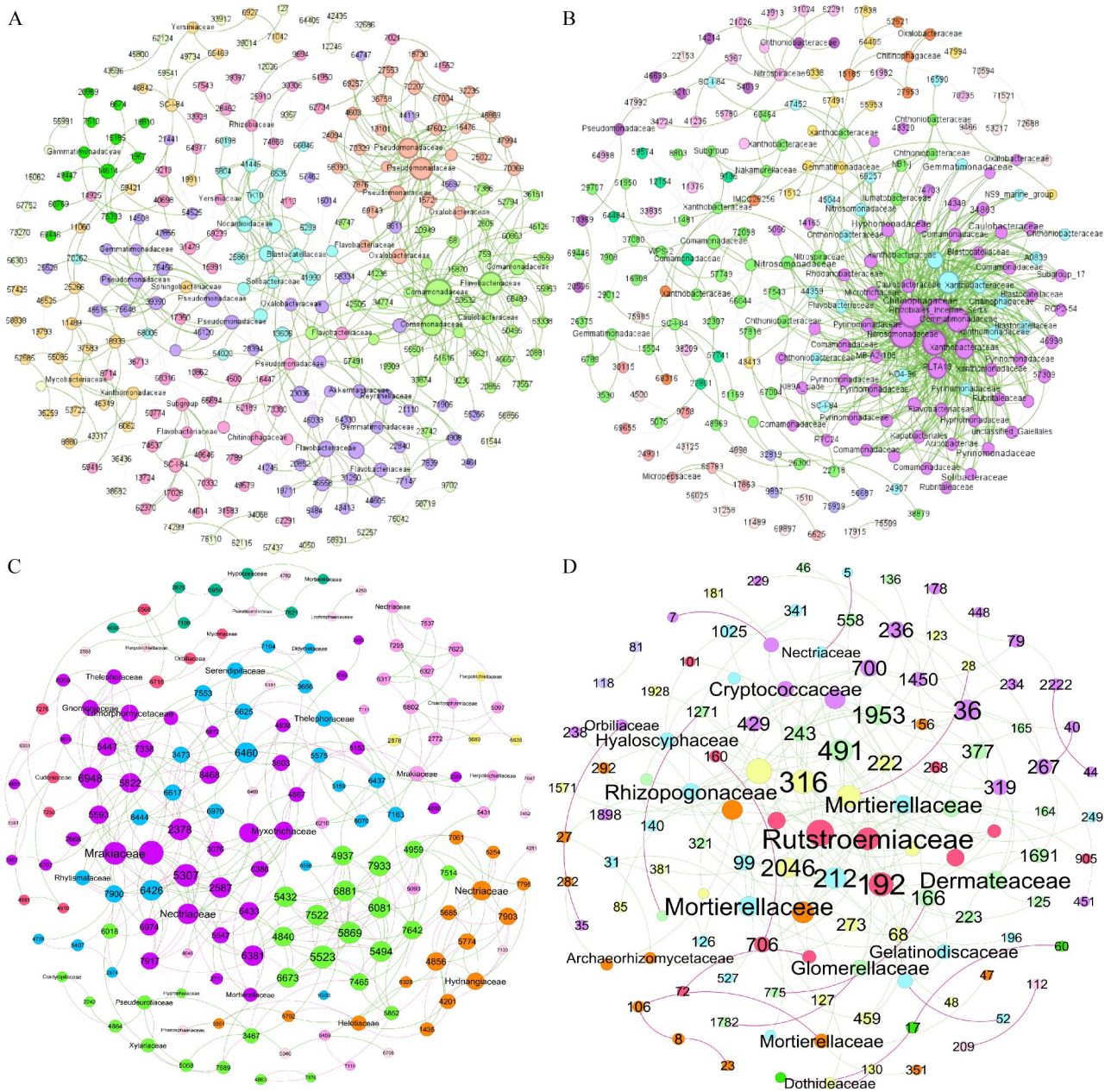



**图7　不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物的网络共现分析(科水平)**

Figure 7　Network co-occurrence analysis of rhizosphere soil microbial communities associated with *Meconopsis baileyi* across different altitudinal gradients (family level). A: Bacteria (L); B: Bacteria (H); C: Fungi (L); B: Fungi (H).

植物菌根共生等关键生态过程中发挥核心功能。低海拔样本中(图7C)，黏毛菌科(*Myxotrichaceae*)和丛赤壳科(*Nectriaceae*)的类群间虽均为正相关，但连接度不高，类群间互作强度相对均匀，反映低海拔环境更适配这类菌科的独立定殖与生长。

由此可知，高海拔梯度的根际微生物共现网络结构更紧密、核心功能类群的地位更突出，极端环境下微生物倾向于通过协同互作实现共存；而低海拔梯度的共现网络结构更松散，适

宜的生存环境下微生物多以独立生存的方式维持种群。海拔梯度与微生物类群共同塑造了根际群落的互作模式，且真菌类群对共生互作关系具有更强的依赖性。

## 2.7 不同海拔根际微生物冗余分析

从冗余分析结果可以看出(图 8)，在低海拔，根际细菌 RDA1 和 RDA2 二者共同解释了 67.84% 的总变异(total variation) (图 8A)，土壤理化性质中(表 1)，pH、速效磷(available phosphorus, AP)、有机质(organic matter, OM)的箭头较长，且与该排序方向的样本呈显著正相关，表明三者对微生物群落有显著的驱动作用，其中影响细菌群落组成及结构的关键因子为 AP，pH 的驱动作用次之。相比细菌，根际真菌 RDA1 和 RDA2 的总解释率仅为 39.52% (图 8C)，低于细菌群落。土壤理化性质中，pH、

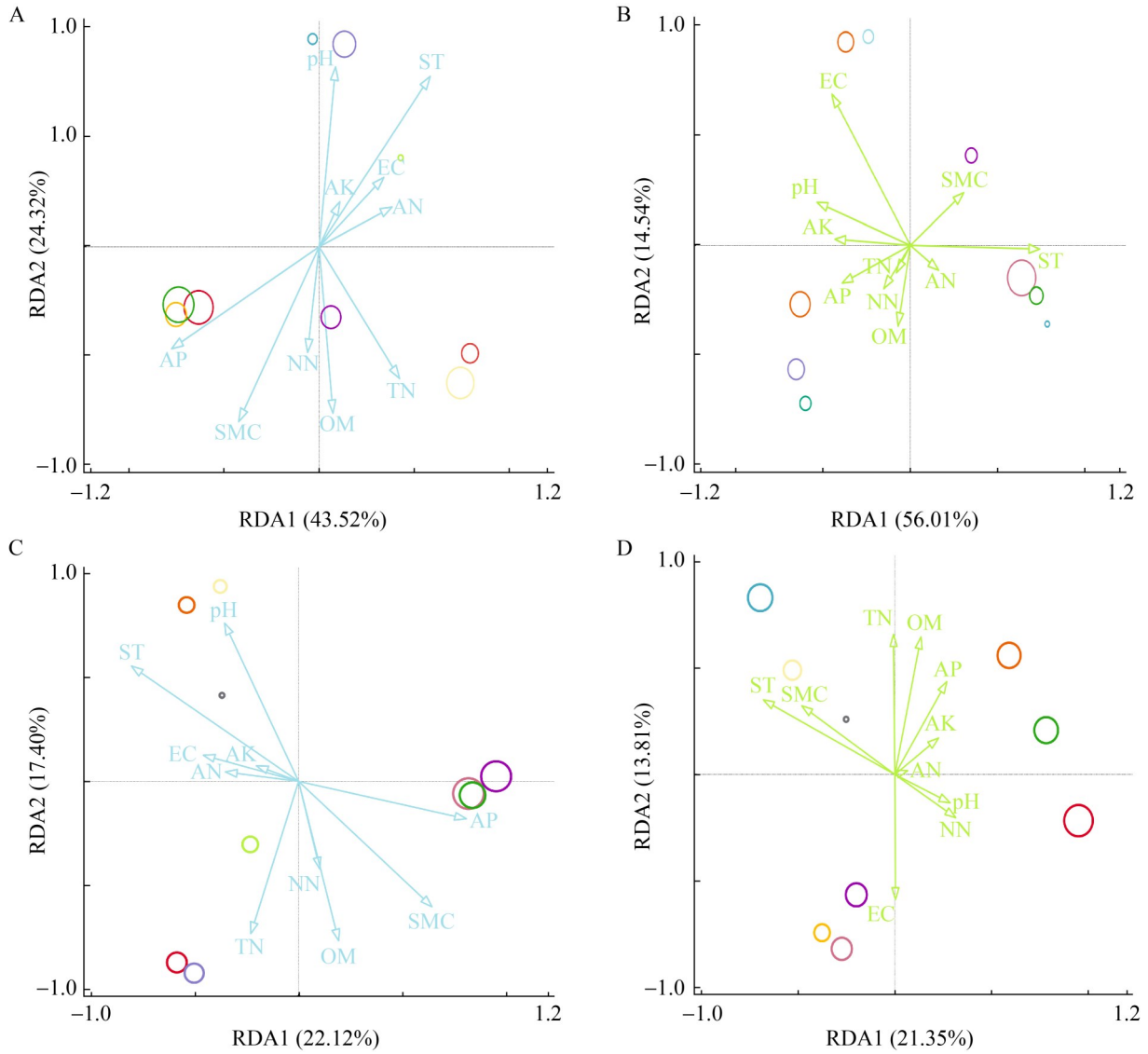



**图8 不同海拔拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落冗余分析**

Figure 8 Redundancy analysis of rhizosphere soil microbial communities associated with *Meconopsis baileyi* across different altitudinal gradients. A: Bacteria (L); B: Bacteria (H); C: Fungi (L); D: Fungi (H).

**表1 不同海拔梯度土壤的理化性质**

Table 1 Soil physicochemical properties across different altitudinal gradients

| Items | N3400 | N3500 | N3600 | N3900 | N4000 | N4100 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| pH | 5.86±0.15a | 5.33±0.09b | 5.35±0.26b | 5.43±0.07b | 5.46±0.12b | 5.21±0.34b |
| OM/(g/kg) | 48.39±2.36b | 115.73±26.27a | 97.03±35.30ab | 113.66±7.24a | 152.09±49.51a | 147.27±37.41a |
| TN/(g/kg) | 2.56±0.17c | 4.354±0.84abc | 2.96±0.63bc | 4.20±1.70abc | 5.54±2.26ab | 5.79±1.37a |
| AK/(mg/kg) | 270.52±40.74a | 277.69±116.86a | 241.11±19.73a | 243.55±52.04a | 297.04±185.06a | 190.50±124.00a |
| AP/(mg/kg) | 13.48±4.61a | 21.23±10.30a | 33.55±2.17a | 14.30±3.32a | 26.88±18.14a | 15.68±15.82a |
| SMC/(g/kg) | 27.18±0.19b | 36.92±2.42ab | 40.95±4.98a | 42.18±2.79a | 37.91±12.99ab | 46.06±9.81a |
| NN/(mg/kg) | 2.42±0.90a | 5.84±2.40a | 4.27±2.40a | 3.465±1.20a | 4.40±4.98a | 2.85±2.41a |
| AN/(mg/kg) | 1.18±0.48a | 1.05±0.32a | 0.87±0.26a | 0.94±0.22a | 0.10±0.01a | 1.04±0.50a |
| ST/℃ | 14.20±0.31a | 11.06±0.17d | 8.61±0.20e | 12.07±0.67c | 11.57±0.61cd | 13.23±0.65b |
| EC/(mS/cm) | 0.002±0.000b | 0.002±0.001b | 0.001±0.001b | 0.003±0.000a | 0.002±0.001ab | 0.002±0.001b |

OM: Organic matter; TN: Total nitrogen; AK: Available potassium; AP: Available phosphorus; SMC: Soil moisture content; NN: Nitrate nitrogen; AN: Ammonium nitrogen; ST: Soil temperature; EC: Electrical conductivity. Values followed by different lowercase letters are significantly different at $P<0.05$ level.

AP、全氮(total nitrogen, TN)的箭头较长，且与该方向的样本呈显著正相关，表明 AP 和 pH 对微生物群落有显著的驱动作用，是影响拟霍香叶绿绒蒿土壤真菌群落的关键环境因素，与细菌群落的主导环境影响因子基本一致。

在高海拔中，根际细菌 2 个排序主轴总共解释了 70.55% 的总变异(图 8B)，模型解释力比低海拔细菌群落更高。土壤理化性质中土壤温度 (soil temperature, ST)、电导率 (electrical conductivity, EC)、土壤含水量 (soil moisture content, SMC)、AP 的箭头较长，且与样本的距离较近，说明它们对群落结构有较大的影响，其中影响拟霍香叶绿绒蒿土壤细菌群落组成的关键环境因素为 ST 和 EC。真菌 2 个排序主轴的总解释率仅为 35.16% (图 8D)，远低于细菌，说明土壤理化性质对细菌群落变异的整体解释力远强于真菌群落。土壤理化性质中 EC、SMC 的箭头较长，且与样本距离较近，表明影响高海拔拟霍香叶绿绒蒿土壤真菌群落特征的主要环境因子为 EC 和 SMC。

由此可知，影响不同海拔梯度拟霍香叶绿绒蒿土壤微生物群落结构的主要驱动因子为 pH、EC、AP、ST、SMC，其中对低海拔梯度微生物群落组成及结构产生主导影响的关键因素是 pH、AP，而 EC、ST、SMC 则是驱动高海拔梯度微生物群落组成及结构变化的关键因素，随着海拔梯度变化，调控微生物群落的主导环境影响因子也发生相应转变。

# 3 讨论

## 3.1 不同海拔根际微生物优势物种

本研究对不同海拔梯度拟霍香叶绿绒蒿根际土壤微生物的群落结构进行分析，研究结果显示：在门水平上，不同海拔梯度拟霍香叶绿绒蒿的根际土壤细菌群落主要由假单胞菌门及酸杆菌门组成。在氮素利用、病虫害防治及土壤修复等方面，假单胞菌门都发挥着重要作用[20]。假单胞菌属(*Pseudomonas*)是最常见的具有促生和生防功能的微生物，本研究中在不同海拔梯度中假单胞菌门始终保持最优势菌门的地位。Guan 等[21]研究发现假单胞菌门、放线菌门、酸杆菌门在高原高寒生态系统中为主要优势菌群，本研究结果与其一致。放线菌门和芽单胞菌门相对丰度随海拔上升呈增加趋势，海拔可能是导致其相对丰度上升的间接驱动因素。

有研究发现芽单胞菌门可以在极端环境中生存，提高植物对碳的利用效率，加快宿主植物的生长速度[22]。酸杆菌门和绿屈挠菌门在低海拔的丰度相对较低，且随海拔的上升有增加趋势，而温度升高会导致酸杆菌门和绿屈挠菌门的种群数量大幅减少，同时降低其对碳源的利用效率[23]。这可能是海拔升高带来的温度变化间接调控 2 个菌门的分布，后续对拟藿香叶绿绒蒿进行人工栽培时可考虑施加酸杆菌门或绿屈挠菌门中的促生功能菌株，有益于其适应低海拔栽培环境。拟杆菌门的相对丰度随海拔的增加呈下降趋势，与酸杆菌门的相对丰度分布恰恰相反，推测可能是高海拔环境压力促使酸杆菌门种群扩张，酸杆菌门的菌群逐步替代拟杆菌门的部分生态功能[24]。

曹丽花等[25]在研究色季拉山不同海拔土壤真菌群落组成时发现，子囊菌门为真菌的优势菌门。Dong 等[26]在探究青藏高原土壤细菌和真菌群落多样性时发现，真菌中占据最高丰度的菌门为子囊菌门。本研究中，根际真菌的最优势菌门同样为子囊菌门，与上述研究结果一致。子囊菌门大多数为腐生菌，对有机质的降解具有重要作用[27]，且在各个海拔梯度中均有大量分布，表明其对拟藿香叶绿绒蒿的生长能产生有益作用。此外，本研究中土壤真菌优势菌门还包括担子菌门，这与姜雪薇等[28]、吴晓颖等[29]的研究结论一致。主要是这 2 类真菌在有机质分解和养分循环过程中具有不可替代的重要作用[30]，可为拟藿香叶绿绒蒿的生长提供必需的养分需求。

## 3.2 不同海拔根际微生物多样性

不同海拔高度下，根际微生物群落多样性和组成存在显著差异[31]。在本研究中，拟藿香叶绿绒蒿根际土壤细菌和真菌的多样性均随海拔升高总体呈先升后降趋势；真菌的丰富度随海拔的升高总体呈上升趋势，细菌的丰富度随海拔升高也逐步增加，但在海拔 4 100 m 时出现急剧减少。有研究发现土壤微生物多样性随海拔的升高呈现出下降趋势[32-33]，本研究结果与其不完全一致。孙媛媛等[34]在研究色季拉山不同深度土壤真菌多样性时发现，在表层土壤中，真菌丰富度及多样性均随海拔升高而显著降低；在底层土壤中，多样性则表现出先升高后降低的趋势。本研究结果与其底层土壤变化趋势较为一致，可能是样本采集的土壤深度不同所引起的差异。黄顺满等[3]研究发现，随着海拔的增加，全缘叶绿绒蒿土壤细菌群落的多样性和丰富度呈现递增的趋势。而本研究中二者在高海拔时均有所下降，可能是由于拟藿香叶绿绒蒿与全缘叶绿绒蒿的生境不同导致的，拟藿香叶绿绒蒿多分布在半阴偏湿润的环境，全缘叶绿绒蒿则位于海拔更高的干旱强光区域，大部分生长在流石滩生境中。

袁春玲等[35]研究发现，无论是细菌还是真菌，高海拔生境中的 ASVs 数量是最少的，在本研究中，无论是拟藿香叶绿绒蒿根际细菌还是真菌，低海拔的微生物种类数量均大于高海拔，与其研究结果一致。此外在研究中还发现，细菌的丰富度和多样性均大于真菌，可能是真菌群落多样性对环境变化更加敏感[36]，从而导致真菌的丰富度和多样性小于细菌。已有研究表明，土壤中的细菌微生物类群数量最多，其种群数量和物种丰富度均远高于真菌[37-38]。

综上所述，海拔对土壤微生物的群落结构产生影响，通过高通量测序数据分析发现，拟藿香叶绿绒蒿根际土壤中微生物的多样性指数随海拔的增加呈现出先增后减的趋势，表明海拔的变化，会影响拟藿香叶绿绒蒿根际土壤中微生物的物种多样化程度。周潇等[39]研究发现，随海拔的变化雪茄烟叶中的细菌群落组成及相对丰度都有所不同，且在中低海拔时，其群落多样性和丰富度均达到最高，推测可能是中低海拔更有利于提供支撑微生物多样性发展的适宜环境，本研究结果与其相似。

### 3.3 不同海拔根际微生物多样性影响因子

有研究表明，海拔梯度并不直接影响土壤微生物群落组成及多样性，主要是通过调控土壤温度、养分、气候、空间等因素驱动土壤理化性质变化，进而影响微生物群落结构特征[40-41]。土壤理化性质能直接或间接影响土壤微生物群落[42]，同时也会影响植物的正常生长发育。本研究通过关联性分析发现，土壤理化性质中 pH、EC、AP、ST、SMC 是影响不同海拔梯度拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落的主要驱动因子，其中土壤 pH 对群落结构的影响最大，可能是由于土壤 pH 能够改变微生物对养分的利用率、区系构成、代谢活性及种间互作关系，从而对微生物多样性产生影响[43-44]。Bryant 等[6]发现土壤 pH 是影响微生物在不同海拔分布特征的重要因素。秦浩等[45]研究指出，pH 是影响不同海拔土壤细菌群落组成和多样性的关键因子。字洪标等[46]对不同林分土壤微生物群落特征进行研究，发现土壤 pH 和含水量是影响微生物群落的主要因子，本研究结果与上述研究一致。此外，植物生长发育所必需的 N、P、K 等元素，其转化和利用率同样也受到土壤 pH 的调控，进而间接影响细菌群落的结构[47]。除 pH 影响因素之外，土壤含水量也是影响微生物活性的重要因子之一[48]，而在 Duan 等[33]的研究中发现，电导率是影响微生物多样性的关键因子，因此对微生物多样性产生影响的因子并不是单一的。

本研究中不同的生境条件下影响微生物群落分布的环境因子也有所不同，不论是 pH、电导率还是土壤含水量均是影响微生物多样性的关键因素，此外，速效磷及土壤温度也在群落构建过程中发挥重要作用。

## 4 结论

本研究表明，海拔显著影响拟藿香叶绿绒蒿根际微生物的物种组成与群落分布，随着海拔的升高，根际微生物共有属种类呈递减趋势，多样性随海拔升高整体呈先升后降趋势，丰富度整体呈增加趋势，但细菌在最高海拔时其丰富度骤降；根际土壤细菌中最优势菌门为假单胞菌门，土壤真菌中子囊菌门为最优势菌门，其相对丰度均随海拔的增加整体呈下降趋势。此外，海拔对真菌群落结构的塑造作用比细菌更加显著，在高海拔梯度，微生物的共现网络更紧密、核心功能类群的地位更突出，低海拔梯度时共现网络结构则较松散；pH、电导率、速效磷、土壤温度及土壤含水量是驱动不同海拔梯度拟藿香叶绿绒蒿根际土壤微生物群落结构差异的主要环境因子。

### 作者贡献声明

王永霞：总体构思、方法论、形式分析、初稿写作；陈松焱：调查研究和数据管理；郑睿杰：审核与编辑写作；朗杰：指导、审核与编辑写作；周义清：调查研究；江旭：调查研究、审核与编辑写作；邢震：获取资助、指导、审核与编辑写作；阮志勇：指导、审核与编辑写作。

### 作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

### 参考文献

[1] Cao TT, Luo YC, Shi M, Tian XJ, Kuzyakov Y. Microbial interactions for nutrient acquisition in soil: miners, scavengers, and carriers[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 188: 109215.

[2] Zhang JY, Liu YX, Zhang N, Hu B, Jin T, Xu HR, Qin Y, Yan PX, Zhang XN, Guo XX, Hui J, Cao SY, Wang X, Wang C, Wang H, Qu BY, Fan GY, Yuan LX, Garrido-Oter R, Chu CC, et al. NRT1.1B is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37(6): 676-684.

[3] 黄顺满, 周麟, 贾维嘉, 崔明雷, 梁实, 屈燕. 不同海拔全缘叶绿绒蒿土壤细菌群落多样性及 PICRUSt 功能预测[J]. 西南农业学报, 2025, 38(4): 785-795.
Huang SM, Zhou L, Jia WJ, Cui ML, Liang S, Qu Y. Soil bacterial community diversity and PICRUSt function prediction of *Meconopsis integrifolia* at different

altitudes[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2025, 38(4): 785-795 (in Chinese).
[4] Berg G, Smalla K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere: plant species, soil type and rhizosphere communities[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2009, 68(1): 1-13.
[5] 李丹维, 王紫泉, 田海霞, 和文祥, 耿增超. 太白山不同海拔土壤碳、氮、磷含量及生态化学计量特征[J]. 土壤学报, 2017, 54(1): 160-170.
Li DW, Wang ZQ, Tian HX, He WX, Geng ZC. Carbon, nitrogen and phosphorus contents in soils on Taibai Mountain and their ecological stoichiometry relative to elevation[J]. Acta Pedologica Sinica, 2017, 54(1): 160-170 (in Chinese).
[6] Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Green JL. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(supplement_1): 11505-11511.
[7] Liu WX, Guo SQ, Zhang HP, Chen Y, Shao YZ, Yuan ZL. Effect of altitude gradients on the spatial distribution mechanism of soil bacteria in temperate deciduous broad-leaved forests[J]. Microorganisms, 2024, 12(6): 1034.
[8] 李梦莹, 王翔翔, 李佳鸿, 周玉婷, 陈琳琳, 林梦婉, 谢发之, 杨伟光, 王钦. 海拔高度对土壤有机碳及微生物群落的影响机制[J]. 环境科学与技术, 2025, 48(10): 14-20.
Li MY, Wang XX, Li JH, Zhou YT, Chen LL, Lin MW, Xie FZ, Yang WG, Wang Q. Mechanism of altitude impact on soil organic carbon and microbial communities[J]. Environmental Science & Technology, 2025, 48(10): 14-20 (in Chinese).
[9] 厉桂香, 马克明. 土壤微生物多样性海拔格局研究进展[J]. 生态学报, 2018, 38(5): 1521-1529.
Li GX, Ma KM. Progress in the study of elevational patterns of soil microbial diversity[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(5): 1521-1529 (in Chinese).
[10] 杜军华, 张文静, 李继荣, 李颖. 青藏高原特色植物资源绿绒蒿属植物的开发和利用[J]. 青海师范大学学报(自然科学版), 2011, 27(4): 52-57.
Du JH, Zhang WJ, Li JR, Li Y. Development and utilization of *Meconopsis*, a characteristic plant resource of the Qinghai-Xizang Plateau[J]. Journal of Qinghai Normal University (Natural Science Edition), 2011, 27(4): 52-57 (in Chinese).
[11] 陈舒婷. 两种绿绒蒿属植物根系微生物多样性特征及可培养内生菌分离与抗菌活性研究[D]. 拉萨: 西藏大学, 2023.
Chen ST. Characteristics of root zone microbial diversity and isolation and antibacterial activity of culturable endophytes of two plants of *Meconopsis* species[D]. Lhasa: Xizang University, 2023 (in Chinese).
[12] 田明慧, 滕凯, 田峰, 巢进, 张胜, 皮静, 扈雪琴, 丁伟. 不同烟草青枯病抗感品种根际土壤细菌群落结构特征分析[J]. 植物医学, 2022, 1(6): 42-49.
Tian MH, Teng K, Tian F, Chao J, Zhang S, Pi J, Hu XQ, Ding W. Analysis of bacterial community structure characteristics in rhizosphere soil of different tobacco bacterial wilt resistant and susceptible varieties[J]. Plant Health and Medicine, 2022, 1(6): 42-49 (in Chinese).
[13] 程立君, 王磊, 吴银梅, 高兴国, 师睿, 胡志芳. 高通量测序技术分析光叶珙桐根际土壤微生物多样性[J]. 广东农业科学, 2019, 46(1): 43-49.
Cheng LJ, Wang L, Wu YM, Gao XG, Shi R, Hu ZF. Analysis on microbial diversity in rhizosphere soil of *Davidia* involucrate by high-throughput sequencing[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2019, 46(1): 43-49 (in Chinese).
[14] Dai TJ, Wen DH, Bates CT, Wu LW, Guo X, Liu S, Su YF, Lei JS, Zhou JZ, Yang YF. Nutrient supply controls the linkage between species abundance and ecological interactions in marine bacterial communities[J]. Nature Communications, 2022, 13: 175.
[15] 井赵斌, 程积民, 张宝泉, 李红红. 基于454焦磷酸测序法的典型草原土壤真核生物多样性[J]. 草业科学, 2013, 30(11): 1690-1697.
Jing ZB, Cheng JM, Zhang BQ, Li HH. Eukaryote diversity of typical grassland soil based on 454 pyrosequencing[J]. Pratacultural Science, 2013, 30(11): 1690-1697.
[16] 王燕. 全缘叶绿绒蒿土壤微生物群落的分析及资源挖掘[D]. 林芝: 西藏农牧学院, 2023.
Wang Y. Analysis of the soil microbial community of *Meconopsis integrifolia* and excavation of resources[D]. Nyingchi: Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, 2023 (in Chinese).
[17] 李洁, 林莹, 徐美玉, 王飞, 徐凌川. 基于高通量和传统培养法分析白首乌根际真菌多样性[J]. 生物资源, 2023, 45(1): 82-92.
Li J, Lin Y, Xu MY, Wang F, Xu LC. Analysis of fungal diversity in the rhizosphere of *Cynanchum bungei* Decne based on high-throughput and traditional culture methods[J]. Biotic Resources, 2023, 45(1): 82-92 (in Chinese).
[18] 卢宝慧, 高成林, 赵玥, 刘晨阳, 杨鹤, 唐玲玲, 许永华. 运用高通量测序技术分析人参不同栽培模式根际土壤微生物多样性[J]. 东北林业大学学报, 2021, 49(3): 113-119.
Lu BH, Gao CL, Zhao Y, Liu CY, Yang H, Tang LL, Xu YH. *Panax ginseng* rhizosphere microorganism diversity in different cultivation modes by high-throughput sequencing technology[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2021, 49(3): 113-119 (in Chinese).
[19] Bastian M, Heymann S, Jacomy M. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks[J]. Proceedings of the International AAAI Conference on Web and Social Media, 2009, 3(1): 361-362.
[20] 陈香碧, 苏以荣, 何寻阳, 覃文更, 魏亚伟, 梁月明, 吴金水. 不同干扰方式对喀斯特生态系统土壤细菌优势类群—变形菌群落的影响[J]. 土壤学报, 2012, 49(2): 354-363.
Chen XB, Su YR, He XY, Qin WG, Wei YW, Liang YM, Wu JS. Effect of human disturbance on composition of the dominant bacterial group *Proteobacteria* in karst soil ecosystems[J]. Acta Pedologica Sinica, 2012, 49(2): 354-363 (in Chinese).
[21] Guan XY, Wang JF, Zhao H, Wang JJ, Luo XM, Liu F, Zhao FQ. Soil bacterial communities shaped by

geochemical factors and land use in a less-explored area, Xizang Plateau[J]. BMC Genomics, 2013, 14: 820.
[22] Koblížek M, Dachev M, Bína D, Nupur, Piwosz K, Kaftan D. Utilization of light energy in phototrophic *Gemmatimonadetes*[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2020, 213: 112085.
[23] Wu JF, Xiong JB, Hu CJ, Shi Y, Wang K, Zhang DM. Temperature sensitivity of soil bacterial community along contrasting warming gradient[J]. Applied Soil Ecology, 2015, 94: 40-48.
[24] Shen WS, Ni YY, Gao N, Bian BY, Zheng SN, Lin XG, Chu HY. Bacterial community composition is shaped by soil secondary salinization and acidification brought on by high nitrogen fertilization rates[J]. Applied Soil Ecology, 2016, 108: 76-83.
[25] 曹丽花, 刘合满, 杨红, 连玉珍. 色季拉山不同海拔土壤微生物及真菌群落组成特征[J]. 水土保持学报, 2022, 36(6): 371-378.
Cao LH, Liu HM, Yang H, Lian YZ. Soil microbial distribution and fungal community composition at different altitudes on sejila mountain, southeastern Xizang[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2022, 36(6): 371-378 (in Chinese).
[26] Dong L, Li JJ, Sun J, Yang C. Soil degradation influences soil bacterial and fungal community diversity in overgrazed alpine meadows of the Qinghai-Xizang Plateau[J]. Scientific Reports, 2021, 11: 11538.
[27] Beimforde C, Feldberg K, Nylinder S, Rikkinen J, Tuovila H, Dörfelt H, Gube M, Jackson DJ, Reitner J, Seyfullah LJ, Schmidt AR. Estimating the Phanerozoic history of the *Ascomycota* lineages: combining fossil and molecular data[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 78: 386-398.
[28] 姜雪薇, 马大龙, 臧淑英, 张冬有, 孙弘哲. 高通量测序分析大兴安岭典型森林土壤细菌和真菌群落特征[J]. 微生物学通报, 2021, 48(4): 1093-1105.
Jiang XW, Ma DL, Zang SY, Zhang DY, Sun HZ. Characteristics of soil bacterial and fungal community of typical forest in the Greater Khingan Mountains based on high-throughput sequencing[J]. Microbiology China, 2021, 48(4): 1093-1105 (in Chinese).
[29] 吴晓颖, 杨方岩, 李寿如, 贾景丽, 于秀梅, 刘大群, 赵伟全. 菌药协同防治马铃薯疮痂病后蛭石基质微生物菌群的变化[J]. 河南农业科学, 2022, 51(1): 89-96.
Wu XY, Yang FY, Li SR, Jia JL, Yu XM, Liu DQ, Zhao WQ. Variation of microbial flora in vermiculite matrix after synergistic control of potato common scab disease[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2022, 51(1): 89-96 (in Chinese).
[30] Schneider T, Keiblinger KM, Schmid E, Sterflinger-Gleixner K, Ellersdorfer G, Roschitzki B, Richter A, Eberl L, Zechmeister-Boltenstern S, Riedel K. Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions[J]. The ISME Journal, 2012, 6(9): 1749-1762.
[31] Yang N, Zhou CN, Li Y, Deng YJ. Microbial specialists in high-altitude forest soils: environmental sensitivity and ecological significance[J]. Frontiers of Environmental Science & Engineering, 2025, 19(3): 30.
[32] Duan YL, Zhao JH, Zhang JB, Wang LL, Chen Y, Wang XY, Wu FS, Li YQ. Contrasting patterns and drivers of soil microbial communities in high-elevation montane grasslands and deserts of the Qinghai-Xizang Plateau in China[J]. Catena, 2025, 258: 109321.
[33] Luo MY, Jia X, Zhao YH, Ren K, Zhang L, Mu Q, Yang SY. Elevational decline in soil bacterial diversity and its positive role in driving soil multifunctionality: a global meta-analysis[J]. Catena, 2026, 262: 109688.
[34] 孙媛媛, 徐梦, 李月芬, 张旭博. 色季拉山不同深度土壤真菌多样性的海拔分布格局及其影响机制[J]. 土壤学报, 2023, 60(4): 1169-1182.
Sun YY, Xu M, Li YF, Zhang XB. Elevational distribution pattern of fungal diversity and the driving mechanisms at different soil depths in mount segrila[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(4): 1169-1182 (in Chinese).
[35] 袁春玲, 韦思茹, 唐家兴, 乔江, 蔡燕梅, 夏雪梅, 李馨雨, 陈贵英. 贡嘎山子梅村不同海拔土壤微生物多样性分析[J]. 四川师范大学学报(自然科学版), 2025, 48(6): 804-817.
Yuan CL, Wei SR, Tang JX, Qiao J, Cai YM, Xia XM, Li XY, Chen GY. Analysis of soil microbial diversity at different altitudes in zimei village, Gongga Mountain[J]. Journal of Sichuan Normal University (Natural Science), 2025, 48(6): 804-817 (in Chinese).
[36] 马富龙, 王雨晴, 郝瑜, 段继超, 刘霏霏, 席琳乔, 韩路. 海拔梯度对昆仑山北坡中部草原植物与土壤微生物群落结构与多样性的影响[J]. 植物生态学报, 2025, 49(5): 732-747.
Ma FL, Wang YQ, Hao Y, Duan JC, Liu FF, Xi LQ, Han L. Effects of altitude gradient on plant and soil microbial community structure and diversity in the middle part of the northern slope of the Kunlun Mountains, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2025, 49(5): 732-747 (in Chinese).
[37] Alexander M. Introduction to Soil Microbiology[M]. New York: Wiley, 1977.
[38] Delgado-Baquerizo M, Oliverio AM, Brewer TE, Benavent-González A, Eldridge DJ, Bardgett RD, Maestre FT, Singh BK, Fierer N. A global atlas of the dominant bacteria found in soil[J]. Science, 2018, 359(6373): 320-325.
[39] 周潇, 何福英, 禹紫云, 陆欣, 董军忠, 王玥, 王冰冰, 李田, 刘妍. 海拔高度对云产雪茄烟叶品质及微生物菌落结构的影响[J]. 中国农学通报, 2024, 40(34): 8-14.
Zhou X, He FY, Yu ZY, Lu X, Dong JZ, Wang Y, Wang BB, Li T, Liu Y. Influence of altitude on quality and microbial community structure of Yunnan produced cigar tobacco leaves[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2024, 40(34): 8-14 (in Chinese).
[40] Klimek B, Jaźwa M, Choczyński M, Stolarczyk M, Niklińska M. The drivers of soil microbial communities structure on forest stands along the altitudinal gradient in western carpathians[J]. Acta Oecologica, 2020, 108: 103643.
[41] 向前胜, 张登山, 孙奎, 王宁. 高寒地区不同海拔梯度西北小檗生境土壤微生物群落结构及多样性分析[J]. 西北植物学报, 2021, 41(6): 1036-1050.

Xiang QS, Zhang DS, Sun K, Wang N. Analysis of soil microbial community structure and diversity in *Berberis vernae* habitat at different altitudes in Alpine Region[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2021, 41(6): 1036-1050 (in Chinese).

[42] Landa BB, Montes-Borrego M, Aranda S, Soriano MA, Gómez JA, Navas-Cortés JA. Soil factors involved in the diversity and structure of soil bacterial communities in commercial organic olive orchards in Southern Spain[J]. Environmental Microbiology Reports, 2014, 6(2): 196-207.

[43] 张坤, 包维楷, 杨兵, 胡斌. 林下植被对土壤微生物群落组成与结构的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2017, 23(6): 1178-1184.
Zhang K, Bao WK, Yang B, Hu B. The effects of understory vegetation on soil microbial community composition and structure[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2017, 23(6): 1178-1184 (in Chinese).

[44] Liu J, Liu M, Wu M, Jiang CY, Chen XF, Cai ZJ, Wang BR, Zhang J, Zhang TL, Li ZP. Soil pH rather than nutrients drive changes in microbial community following long-term fertilization in acidic Ultisols of Southern China[J]. Journal of Soils and Sediments, 2018, 18(5): 1853-1864.

[45] 秦浩, 李蒙爱, 高劲, 陈凯龙, 张殷波, 张峰. 芦芽山不同海拔灌丛土壤细菌群落组成和多样性研究[J]. 生态环境学报, 2023, 32(3): 459-468.
Qin H, Li MA, Gao J, Chen KL, Zhang YB, Zhang F. Composition and diversity of soil bacterial communities in shrub at different altitudes in Luya Mountain[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2023, 32(3): 459-468 (in Chinese).

[46] 字洪标, 向泽宇, 王根绪, 阿的鲁骥, 王长庭. 青海不同林分土壤微生物群落结构(PLFA)[J]. 林业科学, 2017, 53(3): 21-32.
Zi HB, Xiang ZY, Wang GX, Ade Luji, Wang CT. Profile of soil microbial community under different stand types in Qinghai Province[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2017, 53(3): 21-32 (in Chinese).

[47] Zhang XM, Liu W, Zhang GM, Jiang L, Han XG. Mechanisms of soil acidification reducing bacterial diversity[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 81: 275-281.

[48] Odriozola I, Navrátilová D, Tláskalová P, Klinerová T, Červenková Z, Kohout P, Větrovský T, Čížková P, Starý M, Baldrian P. Predictors of soil fungal biomass and community composition in temperate mountainous forests in Central Europe[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 161: 108366.