

DOI: 10.13324/j.cnki.jfcf.2023.01.011

不同海拔百山祖冷杉细根性状及微生物群落组成

胡 瑞¹, 吴 宪¹, 吴友贵², 刘 宇^{1,3}

(1. 华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241;

2. 凤阳山-百山祖国家级自然保护区管理局百山祖管理处, 浙江 丽水 323808;

3. 上海污染控制与生态安全研究院, 上海 200092)

摘要: 研究植物性状及与植物密切相关的微生物群落沿海拔的变异, 有助于理解个体对环境变化的适应能力。以生存于不同海拔高度的极小种群野生植物百山祖冷杉(*Abies beshanzenensis*) 成年个体(海拔 951、1 400 和 1 590 m 处为人工培育实生苗; 海拔 1 750 m 处为野生成年个体) 为研究对象, 利用根系扫描仪测定百山祖冷杉细根性状, 利用高通量测序技术分析百山祖冷杉根际土壤及根内微生物(细菌及真菌) 群落组成, 探究根际土壤及根内微生物群落和细根性状在不同海拔高度的差异。结果表明: 不同海拔高度的百山祖冷杉周围土壤养分有效性较差, 理化性质除铵态氮含量和 pH 值外均存在显著差异($P < 0.05$)。根际土壤及根内真菌和细菌群落沿海拔变异明显。为适应土壤生物及非生物因子沿海拔的变化, 百山祖冷杉采取不同的细根营养策略; 细根具有高度可塑性, 与外生菌根真菌产生协同效应缓解了百山祖冷杉受到的生存限制。

关键词: 百山祖冷杉; 海拔梯度; 细根性状; 微生物群落组成; 植物-微生物相互作用

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 2096-0018(2023)01-0084-08

开放科学标识码
(OSID 码)

Traits of fine roots and composition of microbial communities of *Abies beshanzenensis* at different altitudes

HU Rui¹, WU Xian¹, WU Yougui², LIU Yu^{1,3}

(1. School of Ecology and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200241, China;

2. Management of Baishanzu, Fengyangshan-Baishanzu National Nature Reserve, Lishui, Zhejiang 323808, China;

3. Shanghai Institute of Pollution Control and Ecological Security, Shanghai 200092, China)

Abstract: Studies on the variation of plant traits and plant-associated microbiomes at different altitudes will contribute to understanding the adaptation of plants to climate change. In this study, we selected three extant adults of *A. beshanzenensis* at 1 750 m and other adults from artificially cultivated seedlings at different altitudes (951, 1 400, and 1 590 m), and investigated their differences in root traits and microbial community compositions in the rhizosphere soil and roots. We used a root scanner and high-throughput sequencing to explore these differences at different altitudes. The main results were as follows: the nutrient availability around *A. beshanzenensis* was low. There were significant differences in physicochemical properties at different altitudes, except in ammonium nitrogen and pH value ($P < 0.05$). The fungal and bacterial communities in the rhizosphere soil and roots at different altitudes have obvious variance. In order to adapt to the variation in soil biotic and abiotic factors across altitudes, *A. beshanzenensis* adopted different fine root foraging strategies. The fine roots of *A. beshanzenensis* showed high plasticity and could effectively cooperate with ECM fungi to increase fitness.

Key words: *Abies beshanzenensis*; altitudinal gradient; fine root traits; microbial community composition; plant-microbiome interactions

植物对气候变化(升温和干旱)的适应从长期进化的角度来看主要由植物微生物与其宿主之间的相互作用驱动^[1]。具体而言,细根作为活跃的植物器官之一,暴露在土壤生态系统中,通过直接的根系活动(机械、生化过程)^[2]和间接由根系相关微生物介导的反应^[3]驱动土壤养分循环和维持物种共存,细根性状如直径、比根长、菌根共生可具体表征植物对生境的适应能力,而与植物有密切关系的微生物群落协助植物快速响应环境变化。但是,目前全球变暖不断加剧,由其诱发的级联反应(降水格局改变、干旱频发、虫害加剧、物候提前、土壤温度上升等)影响之深远^[4-6],正改变着细根构型及细根和微生物间相互作用关

收稿日期: 2022-05-16 修回日期: 2022-08-16

基金项目: 浙江凤阳山-百山祖国家级自然保护区科研基金项目(2020FWR0208); 国家自然科学基金项目“全球变暖对土壤病原真菌维持森林树种多样性纬度格局的影响”(3167053)、 “土壤病原真菌在亚热带森林稀有树种维持方面的作用研究”(32071645)。

第一作者简介: 胡瑞(1996-),女,硕士研究生,从事生物多样性研究。Email: 51193903032@stu.ecnu.edu.cn。通信作者: 刘宇(1981-),男,教授,从事生物多样性研究。Email: yuliu@des.ecnu.edu.cn。

系, 因此为了理解当前及未来全球变暖背景下的植物适应能力, 进而理解植物种群动态, 有必要开展细根及其密切相关的微生物群落相互作用的研究。有报道指出, 海拔梯度变化会引起温度及其他因子变化, 从而影响植物的生长, 因此, 可以利用海拔变化来探究温度上升对植物和微生物群落的影响^[7]。

百山祖冷杉(*Abies beshanzuensis*) 为松科针叶树种, 仅分布于浙江百山祖, 目前野外残存 3 棵野生成年植株, 被纳入极小种群野生植物的名单进行重点保护^[8]。最大熵模型(MaxEnt) 结合气象数据的模拟认为, 人类活动引起的全球变暖叠加在自然气候变化上将摧毁百山祖冷杉现处生境以及向上转移空间, 该物种在野外销声匿迹是必然的^[9]。百山祖冷杉被正式定名的六七十年间, 针对此物种的保护以无性繁殖(嫁接^[10]、水培^[11]等) 为主。然而, 有研究指出, 当前栖息地生境已经不适宜百山祖冷杉的繁育和生长^[12], 因此有必要进一步探究此物种的生存环境及其对气候变化适应能力来寻求其他措施保护此物种。本研究沿海拔收集百山祖冷杉(951、1 400 和 1 590 m 为人工培育实生苗; 1 750 m 为野生成年个体) 细根和根际土壤, 分析百山祖冷杉根际土壤及根内真菌和细菌群落、细根性状和土壤理化性质沿海拔的变化, 从植物-微生物相互作用的角度阐明百山祖冷杉响应环境变化的能力, 对进一步提升百山祖冷杉的保护效果有重要意义。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

百山祖位于浙江省庆元县(119°03′~119°06′ E, 27°04′~27°05′ N), 海拔约 1 856.7 m, 山高林茂, 属于典型亚热带季风气候, 气候温润, 雨热同期。原生百山祖冷杉分布点(1 750 m 山谷处) 年平均气温约 10.6 °C, 最低气温出现在 1 月, 约 -2.0 °C; 最高气温出现在 7 月, 约 23.8 °C。年平均降水量达 2 110.1 mm, 最小降水量出现在 1 月, 约 45.8 mm, 最大降水量出现在 7 月, 约 342.8 mm^[13]。

1.2 研究对象

2000 年, 百山祖林业管理人员将 1992 年萌发的百山祖冷杉幼苗移栽到海拔 951、1 400 以及 1 590 m。2020 年, 在每个海拔随机选定 5 棵百山祖冷杉(人工培育实生苗) 加上 1 750 m 的 3 棵百山祖冷杉(野生植株) 作为研究对象, 收集细根及土壤, 采样点基本信息如表 1 所示。

表 1 百山祖冷杉的采样点基本信息
Table 1 Basic information on sampling sites of *A. beshanzuensis*

采样点 Sampling site	海拔 Altitude/m	株数 Number	平均树高 Average height/m	平均胸径 Average DBH/cm
原生地 Yuanshengdi	1 750	3	11.90	35.53
百山站 Baishanzhan	1 590	27	3.65	7.52
茶木淤 Chamuyu	1 400	5	4.23	7.26
门林后 Menlinhou	951	11	6.04	15.92

1.3 样品采集与测定

1.3.1 土壤样品收集和理化性质测定 清除百山祖冷杉周围的凋落物和杂草后, 在深 0~10 cm 处收集约 250 g 土壤装入无菌自封袋, 记录好采样信息, 利用便携保温箱(内置冰袋) 运回实验室。50 g 鲜土用于测定含水量、铵态氮及硝态氮含量。剩下的土壤风干后, 用于测定土壤有机碳、总磷、有效磷、总氮含量及 pH 值。

1.3.2 根际土壤及根内微生物群落的高通量测序 沿百山祖冷杉主根寻找细根, 使用枝剪剪取细根, 装入塑封袋, 放在便携保温箱(内置冰袋) 带回实验室进行处理。用磷酸盐缓冲液浸泡细根, 将浑浊的浸出液转移到离心管中, 使用离心机离心(离心半径 30 cm, 参数设置为 8 000 r·min⁻¹, 时间为 2 min), 结束后抛弃上清液, 保留沉淀下的土壤, 用于测定根际土壤微生物群落。

剪取约 5 g 的百山祖冷杉细根, 用无菌水清洗干净, 浸泡在体积分数 75% 的酒精中约 90 s 后用体积分数 2% 的次氯酸浸泡 10 min, 再使用无菌水多次冲洗获得表面无菌的细根样本, 最后使用液氮处理 30 s, 保存于 -80 °C 超低温冰箱中, 用于测定根内微生物群落。

使用 DNA 试剂盒对样品 DNA 抽提, 随后进行 PCR 扩增, 细菌的扩增片段为 16S rDNA 的 V5~V7 区, 片段长度为 420 bp, 引物为 799-F 和 1193-R。真菌的扩增片段为 ITS 的 V3~V4 区, 片段长度为 350~450 bp, 引物为 ITS3-F 和 ITS4-R。

1.3.3 细根性状测定 考虑到 1~2 级细根承担着吸收资源和水分的责任, 因此将 1~2 级根划分出来使用根系扫描仪扫描后利用 WinRhizo 根系性状分析软件完成性状分析, 获得根直径数据, 之后将细根放入烘箱(65 °C)中烘至恒重, 称重, 通过根长度和根干重的比值计算得比根长, 根面积与根干重的比值计算得比根面积, 根干重和根体积的比值计算得根组织密度。随机截取 50 个约 1 cm 长的细根, 置于解剖镜下观察细根外生菌根(ectomycorrhizal, ECM)真菌侵染情况, 计算外生菌根真菌侵染率。

$$P/\% = N/(N + n) \times 100 \tag{1}$$

式中: P 表示外生菌根真菌侵染率; N 表示活外生菌根段数; n 表示活的非外生菌根段数。

由于采根会对植物造成某种程度的伤害, 未采集 1 750 m 处 3 棵成年野生百山祖冷杉细根, 因此没有此处百山祖冷杉细根性状数据。

1.4 数据分析

利用 Tukey HSD 多重比较法明确百山祖冷杉周围土壤理化性质沿海拔差异的显著程度。采用 Kruskal-Wallis 秩和检验量化沿海拔百山祖冷杉细根性状差异。选用 Chao1 指数及 Shannon 指数表征百山祖冷杉根际土壤及根内细菌和真菌群落 Alpha 多样性。利用相关性分析揭示百山祖冷杉细根性状、土壤理化性质与根际土壤及根内细菌和真菌群落之间的相关性。利用置换多元方差分析方法(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)探究不同海拔下根际土壤及根内细菌及真菌群落 Beta 多样性的差异, 在此基础上进行变差分解分析(variation partitioning analysis, VPA), 进一步确定每个解释变量与根际土壤及根内细菌和真菌群落变异的相关性。以上分析均在 R 软件中进行。

2 结果与分析

2.1 不同海拔高度的百山祖冷杉周围土壤理化性质

如表 2 所示, 不同海拔高度的百山祖冷杉周围土壤理化性质除铵态氮含量和 pH 值外均存在显著差异($P<0.05$)。3 个海拔处(951、1 400 和 1 590 m)的百山祖冷杉周围土壤 pH 值为 3.97~4.85, 均呈酸性, 含水量为 21.63%~34.45%, 土壤养分有效性差。

表 2 不同海拔高度的百山祖冷杉周围土壤理化性质
Table 2 Soil physicochemical properties around *A. beshanzuensis* at different altitudes

海拔 Altitude /m	总磷含量 Total phosphorus /(g·kg ⁻¹)	有效磷含量 Available phosphorus /(mg·kg ⁻¹)	总氮含量 Total nitrogen /(g·kg ⁻¹)	铵态氮含量 Ammonium nitrogen /(mg·kg ⁻¹)	硝态氮含量 Nitrate nitrogen /(mg·kg ⁻¹)	有机碳含量 Organic carbon /(g·kg ⁻¹)	pH 值 pH value	含水量 Water content /%
951	0.76±0.10a	19.54±13.94a	0.35±0.03b	24.00±3.34a	7.16 ±1.98a	3.86±0.31b	4.74±0.23a	21.63±0.84b
1 400	0.32±0.05b	6.26±1.31b	0.45±0.07a	40.56±12.85a	2.72±1.18b	6.43±1.04a	3.97±0.58a	34.45±5.58a
1 590	0.60±0.13a	33.44±9.68a	0.24±0.04c	22.35±7.46a	2.84±1.70ab	3.10±0.72b	4.85±0.82a	29.22±2.63a

注: 表中数值为均值±标准误, 同列数据后不同字母表示不同海拔下土壤理化性质存在显著性差异($P<0.05$)。Note: the values are mean±standard error. Different letters in the same column indicate significant differences in soil physical and chemical properties at different altitudes ($P<0.05$).

2.2 不同海拔高度的百山祖冷杉细根性状

不同海拔高度的百山祖冷杉细根直径、比根长和比根面积呈现显著性差异($P<0.05$, 图 1)。随海拔上升, 细根直径减小, 而比根长和比根面积增加, 这表明生存于高海拔处的百山祖冷杉细根汲取水分和养分的能力相对优越, 而生存于低海拔处的百山祖冷杉细根抵御胁迫的能力相对较强, 适应策略由资源获取型转换为资源保守型。如图 2 所示, 细根直径与硝态氮含量呈现显著正相关($P<0.05$), 而细根比根长与总氮含量呈现显著负相关($P<0.05$), ECM 真菌侵染率与含水量呈显著负相关($P<0.05$)。

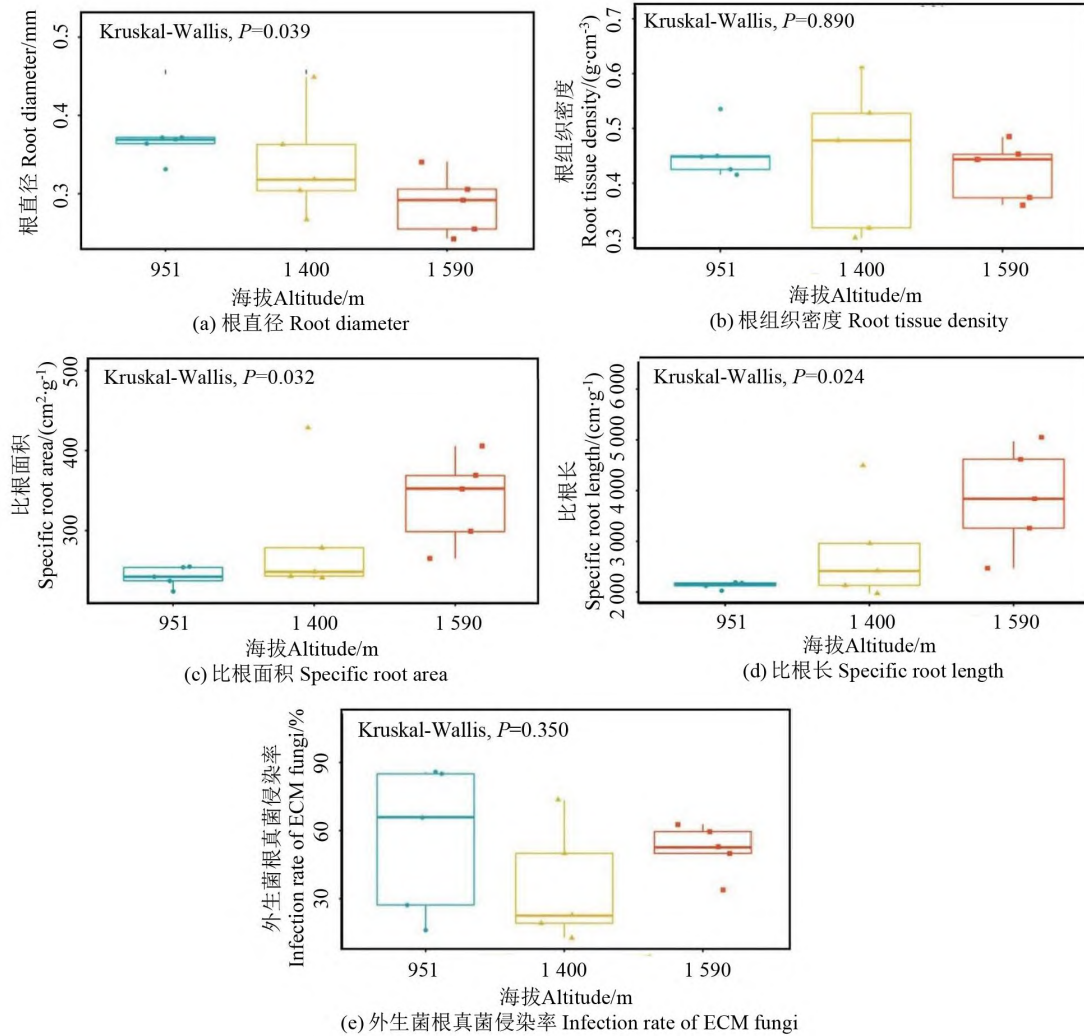
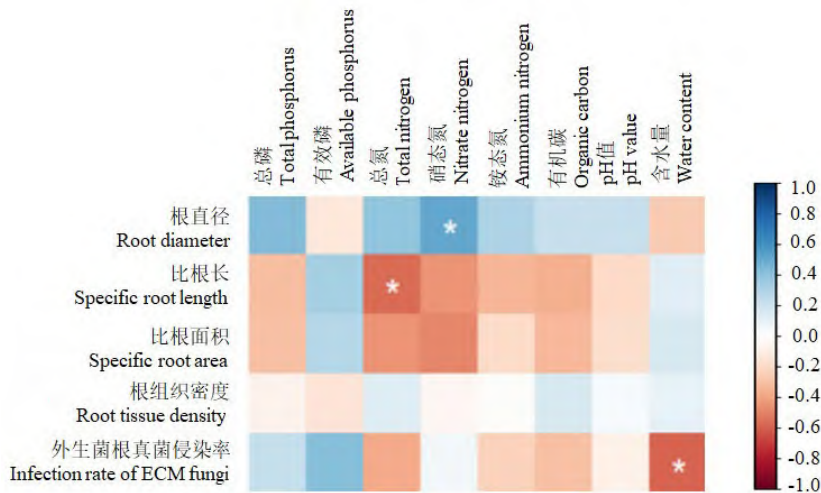


图 1 不同海拔高度的百山祖冷杉细根性状

Figure 1 Root traits of *A. beshanzuensis* at different altitudes



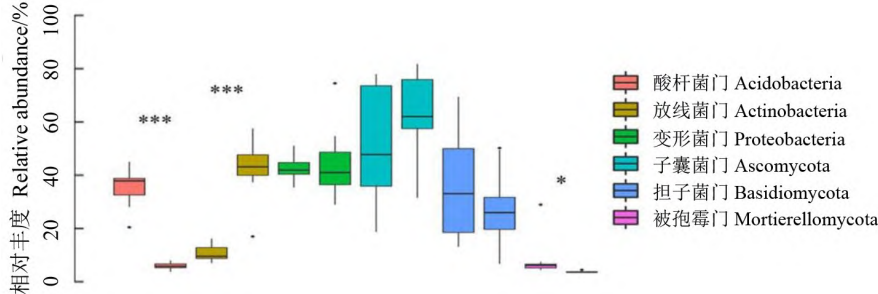
注: 颜色深浅代表相关程度。* 表示 $P < 0.05$ 。Note: the shade of color indicates the degree of correlation. * $P < 0.05$.

图 2 百山祖冷杉细根性状和土壤理化性质的相关性分析

Figure 2 Correlations between root traits of *A. beshanzuensis* and soil physicochemical properties

2.3 不同海拔高度根际土壤及根内微生物群落

2.3.1 根际土壤及根内细菌和真菌群落组成变化 从根际土壤到根内(图3),放线菌门相对丰度显著增加($P<0.001$),而酸杆菌门相对丰度显著下降($P<0.001$),被孢霉门相对丰度显著下降($P<0.05$)。



注: 同色组左边为根际土壤,右边为根内。*表示 $P<0.05$,***表示 $P<0.001$ 。Note: the left side of the same color group is the rhizosphere soil and the right side is the root. * $P<0.05$, *** $P<0.001$.

图3 根际土壤与根内优势菌(门水平)相对丰度差异

Figure 3 Differences in the relative abundance of dominant microorganisms (phylum level) between the rhizosphere soil and roots of *A. beshanzuensis*

2.3.2 根际土壤及根内微生物群落 Alpha 多样性 如表3所示,百山祖冷杉根际土壤细菌群落 Shannon 指数与土壤有效磷含量呈显著正相关($P<0.05$),与总氮和铵态氮含量呈显著负相关($P<0.05$),与有机碳含量呈极显著负相关($P<0.01$);根际土壤真菌群落 Chao1 指数与总氮含量呈显著正相关($P<0.05$);根内细菌群落 Chao1 指数与 pH 值、细根直径呈显著正相关($P<0.05$),与比根长呈显著负相关($P<0.05$)。

表3 土壤性质、细根性状与微生物 Alpha 多样性相关性

Table 3 Correlations between soil physicochemical properties, root traits and alpha-diversity of microbial communities of *A. beshanzuensis*

指标 Indexes	根际土壤细菌 Bacteria in rhizosphere soil		根际土壤真菌 Fungi in rhizosphere soil		根内细菌 Bacteria in root	
	Shannon 指数 Shannon index	Chao1 指数 Chao index	Shannon 指数 Shannon index	Chao1 指数 Chao index	Shannon 指数 Shannon index	Chao1 指数 Chao index
	有效磷 Available phosphorus	0.57*	-0.04	-0.30	-0.45	-0.15
总氮 Total nitrogen	-0.64*	0.01	0.34	0.52*	0.27	0.09
铵态氮 Ammonium nitrogen	-0.59*	-0.16	0.06	0.45	0.42	0.01
有机碳 Organic carbon	-0.71**	-0.22	0.13	0.48	0.29	-0.07
pH 值 pH value	0.50	0.48	0.24	-0.24	0.21	0.56*
根直径 Root diameter	-0.16	0.12	0.20	0.30	0.44	0.64*
比根长 Specific root length	0.17	-0.18	-0.05	-0.25	-0.31	-0.58*

注: 仅展示与微生物群落存在相关性的指标。*表示 $P<0.05$,**表示 $P<0.01$ 。Note: only indexes that are relevant to microbial communities are shown. * $P<0.05$, ** $P<0.01$.

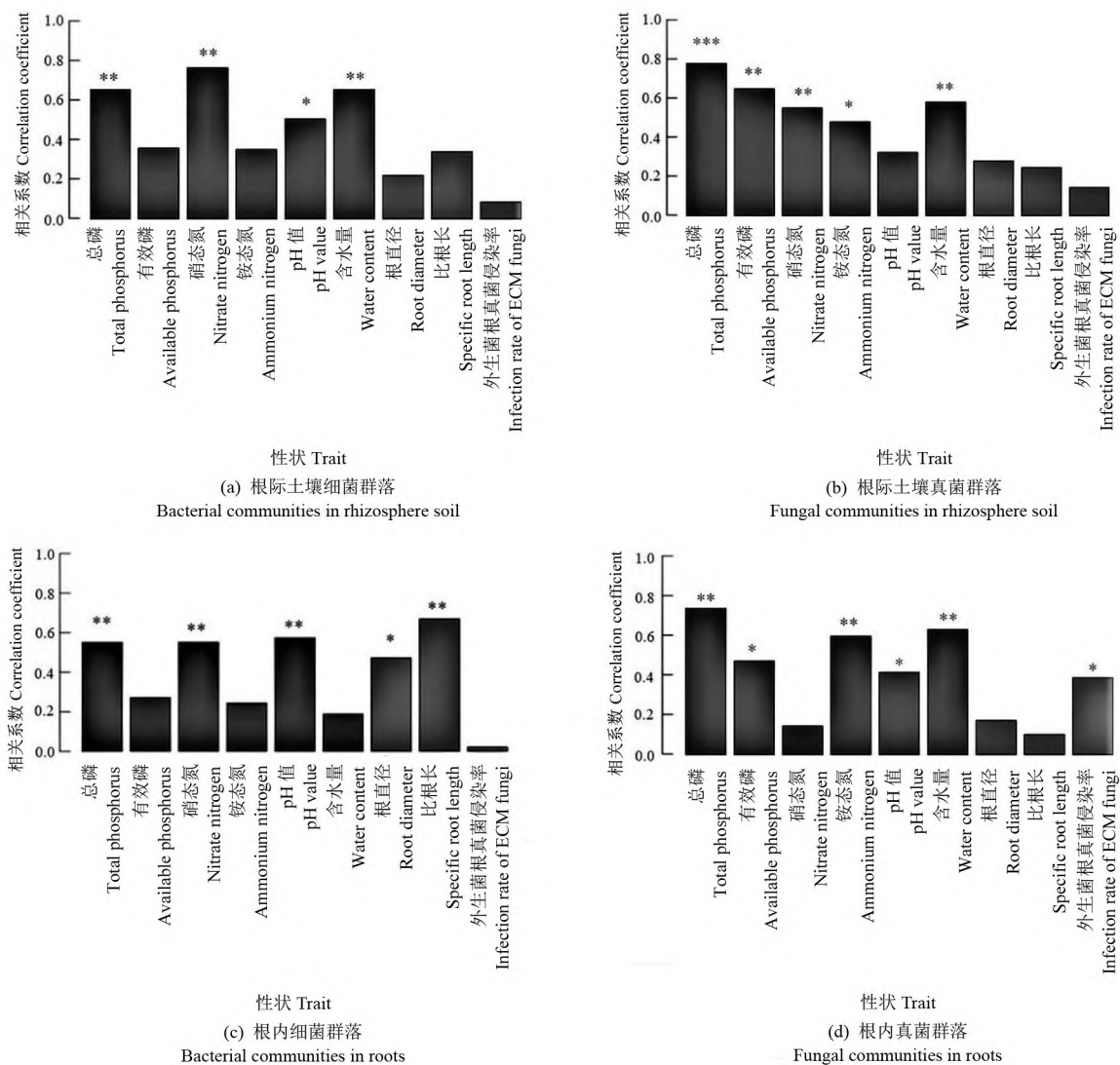
2.3.3 根际土壤及根内微生物群落 Beta 多样性 百山祖冷杉根际土壤细菌和真菌($P<0.001$)及根内细菌($P<0.001$)和真菌($P<0.01$)群落结构存在极显著差异(表4)。如图4所示,根际土壤细菌群落变异与总磷、硝态氮、含水量($P<0.01$)和 pH 值($P<0.05$)有显著相关性;根际土壤真菌群落变异与总磷($P<0.001$)、含水量、有效磷、硝态氮($P<0.01$)和铵态氮($P<0.05$)有显著相关性;根内细菌群落变异与总磷、硝态氮、pH 值、细根比根长($P<0.01$)和细根直径($P<0.05$)有显著相关性;根内真菌群落变异与总磷、铵态氮、含水量($P<0.01$)、有效磷、pH 值和 ECM 真菌感染率($P<0.05$)有显著相关性。

表4 不同海拔高度根际土壤及根内微生物群落差异

Table 4 Differences in microbial community structure of *A. beshanzuensis* in the rhizosphere soil and roots at different altitudes

生态位 Compartment	微生物群落 Microbial community	R^2	P
根际土壤 Rhizosphere soil	细菌群落 Bacterial community	0.39	<0.001 ***
	真菌群落 Fungal community	0.37	<0.001 ***
根内 Root	细菌群落 Bacterial community	0.30	<0.001 ***
	真菌群落 Fungal community	0.25	<0.002 **

注: **表示 $P<0.01$,***表示 $P<0.001$ 。Note: ** $P<0.01$, *** $P<0.001$.



注: * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, *** 表示 $P < 0.001$ 。Note: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ 。

图 4 土壤理化性质、细根性状与微生物群落变异的关系

Figure 4 The relationship between soil physicochemical properties, root traits and the variation of microbial communities in the rhizosphere soil and roots of *A. beshanzuensis*

3 讨论

3.1 百山祖冷杉根际土壤及根内微生物群落

百山祖冷杉会主动招募特定的微生物群落以获得正反馈, 这与其他研究结果一致^[14]。具体而言, 从百山祖冷杉根际土壤到根内, 放线菌门的相对丰度增加。放线菌的厚细胞壁可以抵御外界胁迫, 向外延展的菌丝可以帮助勘探并吸收土壤中的水分和矿物质^[15], 同时向外分泌化合物加速复杂有机物的分解^[16]。而真菌群落, 不论根际土壤还是根内, 均以子囊菌门和担子菌门为主。作为真菌界中最大的类群, 子囊菌能与宿主形成共生关系, 可以促进生态系统养分循环和增强土壤养分可利用性^[17]; 担子菌可以加速复杂有机质的分解^[18]。尽管被孢霉门真菌具有促进植物生长的功能, 在改善土壤性状的同时提高植株的抗性^[19], 但到根内相对丰度显著降低, 生存空间被放线菌及其它微生物占据。

沿海拔梯度, 精细尺度下的土壤理化性质变化能够影响微生物群落^[20], 但程度不尽相同。这可能是因为土壤养分差异导致土壤微生物境异质性大, 使得配置给细根的资源不相似^[21], 加上微生物代谢和功能的差异以及对不同环境因素响应模式的差异, 增加了百山祖冷杉根际土壤及根内微生物群落的 Beta

多样性的差异。此外,我们的研究还强调了细根性状与真菌群落的紧密关系。由于微生物类群间的生理差异性和生态偏好性^[22],相比于细菌,真菌往往直接依赖于植物凋落物生存,是植物坏死组织的关键分解者,更重要的是一些真菌可以与植物形成共生关系^[23]。由此可知,与植物有密切关系的微生物群落构建是以植物选择和其他环境因素共同作用的生态过程为基础的。

3.2 百山祖冷杉采取不同的细根策略响应生境变化

通常情况下,植物生存于难预测的环境下(如寒冷或季节干旱)会采取大比根长和小直径的根性状组合^[24],即利用资源获取型策略来优化植物勘探资源及获取养分的能力;植物生存于干燥的环境中会采取大直径和高组织密度的根性状组合,即利用资源保守型策略来可以提升植物抵御胁迫的能力^[25]。本研究的结果与其一致,百山祖低海拔处温度较高,水分蒸发快,土壤环境干燥,生存于此环境下喜湿润温凉条件的百山祖冷杉为缓解外界胁迫,形成了直径较大且组织密度较高的细根;而高海拔处温度低,会出现季节性干旱,生存于此环境下的百山祖冷杉为提升获取资源的能力,进化出比根长较大且直径较小的细根。从百山祖高海拔到低海拔,百山祖冷杉生存策略由资源获取型转换成资源保守型。值得注意的是,不同海拔高度的百山祖冷杉根组织密度均没有呈现显著差异,低海拔处的百山祖冷杉直径大则组织密度相对较高,而高海拔处的百山祖冷杉在提高根系获取养分能力的同时保持了相对较大的根组织密度是为了延长根系寿命,降低资源损耗^[26]。这也说明了百山祖冷杉细根适应策略与环境资源供应能力和百山祖冷杉生境偏好有关。

逆境条件下,植物细根会及时调整其适应策略来优化植物对矿物营养的吸收效率,积极响应环境变化^[27]。本研究中,相比磷含量,土壤氮含量对根直径、比根长等影响更为显著,氮元素更易被微生物转化成易迁移吸收的有机氮,部分 ECM 真菌就具备这种能力^[28]。土壤养分有效性(总磷、总氮等)较差,使得百山祖冷杉必须改变其根系的空间构型,进化出直径更小的细根来获取土壤缝隙间的资源,同时进化出比根长较大的细根以提高资源利用效率。此外,土壤水分含量也关乎着植物的健康生长。本研究发现 ECM 真菌的侵染率与含水量呈负相关($P < 0.05$)。当细根吸收到的水分无法满足植物的生存需求时,ECM 真菌的侵染率将增加。ECM 菌丝能够在未木栓化的细根表面形成菌套(mantle),同时在根组织内部的细胞间隙形成哈氏网(Hartig net),并对外延展成菌索,这些结构可以帮助植物在土壤中搜寻到更多的水分,最大限度地扩大营养吸收和转移的速率^[29]。

4 结论

百山祖冷杉栖息地的土壤养分有效性不高且含水量较低,会影响植物与微生物相互作用关系,进而影响百山祖冷杉的生存。未来可以通过人工调节土壤养分及水分,采用生境保护及物种保护并举的方式来改善百山祖冷杉生存状况。此外,考虑到 ECM 真菌可以帮助缓解百山祖冷杉所面临的环境胁迫,今后应当进一步对外生菌根真菌进行深入研究。

参考文献

- [1] TRIVEDI P, BATISTA B D, BAZANY K E, *et al.* Plant-microbiome interactions under a changing world: responses, consequences and perspectives[J]. *New Phytologist*, 2022, 234(6): 1951-1959.
- [2] BARDGETT R D, MOMMER L, DE VRIES F T. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2014, 29(12): 692-699.
- [3] CLASSEN A T, SUNDQVIST M K, HENNING J A, *et al.* Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial-plant interactions: what lies ahead? [J]. *Ecosphere*, 2015, 6(8): 1-21.
- [4] CRAWFORD R M M. Cold climate plants in a warmer world[J]. *Plant Ecology & Diversity*, 2008, 1(2): 285-297.
- [5] IPCC. Climate change 2014: synthesis report. contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[R]. Geneva, Switzerland: IPCC, 2014.
- [6] SEDDON A W R, MACIAS-FAURIA M, LONG P R, *et al.* Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability[J]. *Nature*, 2016, 531(7593): 229-232.
- [7] KÖRNER C. The use of 'altitude' in ecological research[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [8] 中华人民共和国国家林业和草原局,发展改革委,财政部,等. 国家公园等自然保护地建设及野生动植物保护重大工程建设规划(2021—2035年)[R/OL]. [2022-06-10]. https://www.forestry.gov.cn/html/main/main_5461/

20220317105954150795620/file/20220317110037174111763.pdf.

- [9] 王清春,李晖,李晓笑. 中国冷杉属植物的地理分布特征及成因初探[J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(9): 11-15.
- [10] 吴鸣翔,吴善兴,马海泉,等. 百山祖冷杉异砧嫁接试验初报[J]. 浙江林业科技, 1996, 16(5): 28-29.
- [11] 饶龙兵,吴友贵. 极度濒危植物百山祖冷杉水培繁殖(英文)[J]. 农业科学技术, 2009, 10(3): 43-45, 54.
- [12] 刘柯,刘彬,袁璐,等. 濒危植物百山祖冷杉种子发育特征及其胚培养[J]. 植物学报, 2021, 56(5): 573-583.
- [13] 刘晓彤. 百山祖冷杉适宜分布区模拟: 寻找极小种群扩散的潜在分布区[D]. 金华: 浙江师范大学, 2019.
- [14] PÉREZ-JARAMILLO J E, MENDES R, RAAIJMAKERS J M. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions[J]. *Plant Molecular Biology*, 2016, 90(6): 635-644.
- [15] DE VRIES F T, SHADE A. Controls on soil microbial community stability under climate change[J]. *Frontiers in microbiology*, 2013, 4: 265.
- [16] MACKELPRANG R, WALDROP M P, DEANGELIS K M, *et al.* Metagenomic analysis of a permafrost microbial community reveals a rapid response to thaw[J]. *Nature*, 2011, 480(7377): 368-371.
- [17] BEIMFORDE C, FELDBERG K, NYLINDER S, *et al.* Estimating the phanerozoic history of the Ascomycota lineages: combining fossil and molecular data[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2014, 78: 386-398.
- [18] YELLE D J, RALPH J, LU F C, *et al.* Evidence for cleavage of lignin by a brown rot basidiomycete[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(7): 1844-1849.
- [19] HANAKA A, OZIMEK E, MAJEWSKA M, *et al.* Physiological diversity of spitsbergen soil microbial communities suggests their potential as plant growth-promoting bacteria[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(5): 1207.
- [20] WRIGHT R J, GIBSON M I, CHRISTIE-OLEZA J A. Understanding microbial community dynamics to improve optimal microbiome selection[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 85.
- [21] WEIDNER S, KOLLER R, LATZ E, *et al.* Bacterial diversity amplifies nutrient-based plant-soil feedbacks[J]. *Functional Ecology*, 2015, 29(10): 1341-1319.
- [22] WARING B G, AVERILL C, HAWKES C V. Differences in fungal and bacterial physiology alter soil carbon and nitrogen cycling: insights from meta-analysis and theoretical models[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(7): 887-894.
- [23] VAN DER HEIJDEN M G A, MARTIN F M, SELOSSE M A, *et al.* Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406-1423.
- [24] WEEMSTRA M, KIORAPOSTOLOU N, VAN RUIJVEN J, *et al.* The role of fine-root mass, specific root length and life span in tree performance: a whole-tree exploration[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(3): 575-585.
- [25] MCCORMACK M L, IVERSEN C M. Physical and functional constraints on viable belowground acquisition strategies[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1215.
- [26] EISSENSTAT D M, WELLS C E, YANAI R D, *et al.* Building roots in a changing environment: implications for root longevity[J]. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 33-42.
- [27] OSTONEN I, TRUUM, HELMISAARI H S, *et al.* Adaptive root foraging strategies along a boreal-temperate forest gradient[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(3): 977-991.
- [28] CORRÊA A, HAMPP R, MAGEL E, *et al.* Carbon allocation in ectomycorrhizal plants at limited and optimal N supply: an attempt at unraveling conflicting theories[J]. *Mycorrhiza*, 2011, 21(1): 35-51.
- [29] AGERER R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae[J]. *Mycological Progress*, 2006, 5(2): 67-107.

(责任编辑: 卢凤美)