

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2020.01.006

辽西北风沙区不同人工林土壤真菌群落结构及功能特征

邓娇娇^{1,2}, 朱文旭^{1,2}, 张岩^{1,2}, 殷有^{1,2}, 周永斌^{1,2*}

(1. 沈阳农业大学林学院, 辽宁 沈阳 110161; 2. 中国森林生态系统监测网络辽宁辽河平原森林生态系统定位研究站, 辽宁 昌图 112500)

摘要: [目的] 为了揭示土壤真菌群落结构及功能对不同人工林的响应特征和响应机制, 评估不同人工林对地下生态系统的影响。[方法] 以辽西北风沙区樟子松人工林、油松人工林和杨树人工林为研究对象, 对每个样地采用“S”型布点采样, 采集 0~10 cm 表层土壤并进行混合, 采用 Illumina Miseq 高通量测序技术和 FUNGuild 软件, 获取并分析辽西北风沙区不同人工林土壤真菌群落组成与功能特征, 并对土壤真菌群落多样性与土壤环境因子进行相关性分析。[结果] 表明: 杨树人工林能显著增加土壤 pH 值、土壤可溶性有机碳和速效磷的含量, 降低土壤的 C/N。该区人工林土壤优势真菌门类群是子囊菌门和担子菌门, 优势真菌属类群为 *Guehomyces*、被孢霉属及青霉菌属。NMDS 和 heatmap 分析结果表明, 不同人工林土壤真菌群落结构和功能特征差异显著, 都可划分为两个聚类, 其中, 樟子松人工林和油松人工林土壤真菌群落结构和功能的相似性较大, 而杨树人工林土壤真菌群落与针叶林土壤真菌群落结构和功能的差异较大。土壤 pH、速效磷、DOC 和 C/N 是影响土壤真菌多样性和土壤真菌群落功能的主要因子。[结论] 不同人工林对土壤特性及土壤真菌群落的结构和功能特征具有不同的影响, 杨树人工林显著提高土壤养分有效性, 增加土壤真菌多样性。因此, 在辽西北风沙区种植杨树较针叶树能更好地改善土壤。

关键词: 辽西北沙区; 人工林; 真菌群落; 真菌功能

中图分类号: S714.2

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2020)01-0044-11

辽西北风沙区是典型的生态脆弱区, 位于我国科尔沁沙地南缘, 该区水资源不足, 气候干燥, 植被覆盖率低, 大风频繁, 是三北防护林体系建设工程的重点治理区域。自 20 世纪 50 年代以来, 我国一直在实施大规模沙漠化治理工程^[1], 进行大面积人工造林^[2]。1978 年以来, 我国启动了世界上最大的造林项目“三北防护林带发展计划”^[3]。近四十年来, 该地区营造了大面积防护林, 在生态修复中起着重要的作用。防护林体系的构建是改善沙区生态环境的有效措施, 不仅有助于减轻风沙危害^[4], 防止土壤退化, 而且防护林种植有助于改良土壤, 增加土壤有机质含量^[5], 从而影响土壤微生物的活性。

土壤微生物是陆地生态系统的重要生物驱动力

之一^[6], 是土壤生物地球化学循环中最核心的部分^[7], 是控制生态系统中 C、N 和其他养分流的关键^[8], 在推动土壤生态系统的平衡稳定发展方面发挥着至关重要的作用^[9]。而且, 土壤微生物也是最敏感的指标之一^[10-12], 较土壤理化特性更能反映土壤质量。诸多研究表明, 植被类型、土壤特性以及土壤微生物具有一定的相关性^[13-14], 土壤理化性质及养分含量的改变会显著影响微生物群落功能多样性^[15-16], 土壤微生物在提高土壤氮、磷、钾, 改善土壤质量等方面也具有重要作用^[17]。微生物多样性较高表明土壤养分补充性能较好, 且微生物对底物的利用率高^[18]。其中, 土壤真菌是土壤中的主要分解者之一, 能够分解土壤中的有机物(植物残体),

收稿日期: 2019-02-20 修回日期: 2019-04-12

基金项目: 国家科技支撑(2015BAD07B010303)和辽宁省宜林地营林决策平台构建及示范项目(201304216)资助

* 通讯作者: 周永斌, 博士, 教授。主要研究方向: 森林资源与生态环境研究。E-mail: yyzyb@163.com

为植物提供养分^[19], 部分真菌有助于提高植物的抗逆性, 维持植物正常生长。同时, 土壤真菌在促进土壤稳固、团聚体的形成以及改善土壤结构方面具有重要作用^[20], 对土壤环境乃至整个生态系统都会产生重要影响。在生态系统恢复过程中, 真菌群落的变化是一个关键性指标^[21], 不同树种土壤真菌数量和群落结构具有显著差异^[19, 22]。除真菌群落多样性和结构之外, 微生物功能也是反映土壤质量的重要因子。其中, FUNGuild 软件的开发利用有助于我们更好地研究真菌功能类群, 且已被众多的学者用于真菌功能群的研究^[23-24]。

目前, 针对辽西北风沙区防护林的研究主要集中在不同防护林土壤 C、N、P 垂直分布特征^[25], 土壤水稳性团聚体质量分数和有机质质量分数方面^[26], 而针对该地区不同防护林土壤真菌的多样性及功能尚无系统报道。因此, 本研究以辽宁省西北部的昌图县付家林场典型的人工防护林, 樟子松人工林 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv.)、油松人工林 (*P. tabuliformis* Carrière)、杨树人工林 (*Populus × canadensis* Moench) 为研究对象, 探讨不同人工防护林下土壤真菌群落结构和功能特征, 以期为该地区植被恢复和人工林固沙造林树种的选择提供参考。

1 研究区概况

试验地位于辽宁铁岭市昌图县付家林场, 地处科尔沁沙地东南边缘, 位于辽宁、内蒙古、吉林三省区交汇处, 地势平坦, 地貌属辽河冲积平原兼有少量沙丘。土壤类型大部分为风沙土。该地属温带半湿润半干旱大陆性季风气候, 最高气温为 35.6 °C, 最低气温为 -31.5 °C, 降雨集中在 7—8 月, 年平均降水量 400~550 mm, 年蒸发量 1 843 mm, 远高于年降水量, 极度干旱。该地区的原有植被为少量的灌木和草本, 现植被以樟子松和杨树等形成的防风固沙林为主 (表 1)。

表 1 样地信息

Table 1 Sampling site information

树种 Tree species	林分密度 Stand density/ (plant·hm ⁻²)	树高 Height /m	胸径 Diameter at breast height/cm	郁闭度 Crown density/%
杨树人工林 <i>Populus × canadensis</i>	1 100	15.10	13.30	60
樟子松人工林 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	275	14.10	33.56	65
油松人工林 <i>Pinus tabuliformis</i>	575	10.56	18.50	70

2 研究方法

2.1 土壤样品的采集与处理

2018 年 7 月, 分别在试验区选择杨树人工林、樟子松人工林和油松人工林 3 块样地。在每个样地中设置 3 块 20 m×20 m 样方, 每个样方间距 100 m 以上, 去除表层石块和落叶等杂物, 在每个样方内采用“S”形多点取样, 利用土钻在树木周围采集 0~10 cm 土层样品, 将土壤样品混匀, 作为 1 个重复, 每个处理 3 个重复, 共 9 个土壤样品, 放入无菌自封袋内, 做好标记, 放入冰盒带回实验室。去除土壤样品中的植物残根、石砾等杂物, 研碎混匀, 过 2 mm 筛。一部分土壤样品风干后用于土壤化学性质的测定, 一部分土壤样品于 4 °C 保存, 用于可溶性有机碳的测定, 另一部分于 -80 °C 冰箱内进行冷藏保存, 用于分子生物学的测定分析 (3 个样地的 3 个样方的样品均作为一个独立样品进行高通量测序)。

2.2 土壤化学性质的测定

pH 值采用 2.5 : 1 的水土比, 用 pH 计 (TP310) 进行测定; 土壤全氮含量采用元素分析仪 (Elementar, Germany) 进行测定; 土壤可溶性有机碳含量采用碳氮元素分析仪 (TOC, Multi N/C 3100, Analytik Jena AG Multi N/C 3100, Analytik Jena AG) 进行测定; 速效磷采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定。

2.3 土壤 DNA 提取和高通量测序

土壤总 DNA 提取采用美国 OMEGA 公司的 MoBio PowerSoil® DNA Isolation Kit (MP Biomedicals, Santa Ana, CA, USA) 试剂盒, 每个样品称取约 0.5 g 新鲜土壤, 按照试剂盒提取步骤进行。用 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 提取质量 (纯度和完整性), 用核酸定量仪 NanoDrop ND-1000 (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) 检测 DNA 提取物的浓度和纯度。用引物 ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3') 和 ITS2 (5'-GCTGCGTTCCTTCATCGATGC-3') 进行真菌 ITS 区扩增。PCR 扩增体系共 25 μL, 包含: DNA 模板 2 μL, 各 1 μL 上下游引物 (10 μmol·L⁻¹), 缓冲液 5 μL, Q5 高保真缓冲液 5 μL, 0.25 μL 高保真 DNA 聚合酶 (5 U·μL⁻¹), dNTP (2.5 mmol·L⁻¹) 2 μL, 超纯水 (dd H₂O) 8.75 μL。PCR 扩增条件为: 98 °C 预变性 2 min, 然后 98 °C 15 s, 55 °C 30 s,

72 °C 30 s, 25 个循环, 最后, 72 °C 延伸 5 min。PCR 扩增产物经 2% 琼脂糖凝胶电泳进行检测, 并对目标片段进行切胶回收, 回收采用 AXYGEN 公司的凝胶回收试剂盒, 产物送上海派森诺生物科技有限公司, 采用 TruSeq Nano DNA LT Library Prep Kit (Illumina 公司) 制备测序文库。

2.4 真菌功能预测

将 QIIME 输出的 OUT 表和物种信息表合并, 上传到 FUNGuild 网站, 进行比对和解析真菌群落的营养型、功能分组。依据营养方式划分到病理营养型 (pathotroph)、共生营养型 (symbiotroph) 和降解营养型 (saprotroph) 3 个营养方式以及 12 个 Guild 类中, 据此进行真菌生态功能群分析。

2.5 统计分析

通过使用 QIIME 软件对原始下机序列进行过滤、拼接、去除嵌合体^[27], 并对序列长度进行筛选。然后, 将有效数据进行 OTU 归类, 对 OTUs 进行群落丰富度指数和群落均匀度指数分析, 包括 Chao1 指数、ACE 指数、Shannon 指数和 Simpson 指数。不同人工林土壤特性、真菌多样性指数和真菌群落组成差异比较采用单因素方差分析 (one way ANOVA), 不同处理间的差异显著性校验采用最小显著性差异法 LSD (Least-Significant Difference) 法。

使用 RStudio v3.5.1 软件中的“gplot”和“pheatmap”来构建评价土壤真菌群落间多样性与土壤理化性质的相关性热图。使用 RStudio v3.5.1 软件中的“vegan”对相对丰度为前 50 的真菌属以及不同真菌功能类群进行聚类分析并绘制热图。采用 Unweighted UniFrac 距离来分析不同土壤样品间真菌群落结构的差异, 并通过非度量多维尺度 (NMDS) 进行可视化。采用 Canoco 4.5 中的典型相关分析 (CCA) 来研究土壤环境因子与土壤真菌群落功能类群的相关性。

3 结果与分析

3.1 不同人工林土壤特性

通过测定, 发现昌图县付家林场不同类型人工林的土壤化学性质差异显著 (见表 2), 杨树人工林土壤 pH 值为 5.92, 显著高于油松和樟子松人工林 ($P < 0.05$); 杨树人工林土壤可溶性有机碳和速效磷的含量分别为 $105.46 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $16.00 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 均显著高于樟子松和油松人工林 ($P < 0.05$), 樟子松人工林下土壤的全氮含量最高, 为 $1.05 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 显著高于杨树和油松人工林 ($P < 0.05$), 杨树人工林土壤 C/N 为 9.15, 显著低于樟子松和油松人工林 ($P < 0.01$)。通过比较, 发现杨树人工林能显著增加土壤 pH、土壤可溶性有机碳和速效磷的含量, 降低土壤 C/N。

表 2 不同人工林土壤特性

Table 2 Soil properties for different plantation forests

树种 Tree species	pH 值 pH value	可溶性有机碳 DOC/($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	全氮 Total N/($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	碳氮比 C/N ratio	速效磷 Available P/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)
杨树人工林 <i>Populus × canadensis</i>	5.92±0.11aA	105.46±7.81aA	0.85±0.08bA	9.15±0.26bB	16.00±1.80aA
樟子松人工林 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	5.57±0.21bA	83.42±18.42abA	1.05±0.10aA	11.41±0.31aA	3.77±1.43bB
油松人工林 <i>Pinus tabulaeformis</i>	5.53±0.17bA	80.10±32.32bB	0.97±0.07abA	11.79±0.49aA	3.09±0.98bB

注: 表中数据为均值±标准差($n=3$), 不同小写字母表示不同处理之间差异显著($P < 0.05$), 不同大写字母表示不同处理之间差异显著($P < 0.01$)。

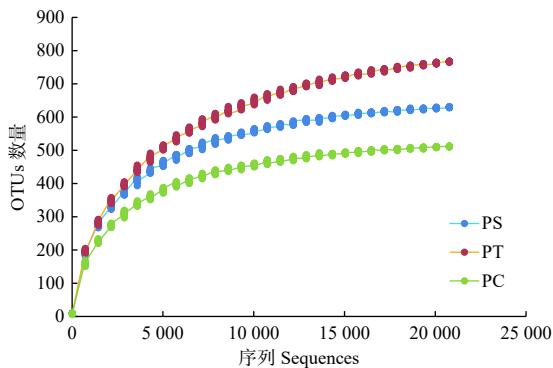
3.2 不同人工林土壤真菌多样性特性

通过对 9 个样地的土壤样品 DNA 测序分析, 以 97% 相似性阈值进行 OTU 聚类, 获得真菌群落结构组成信息。真菌测序深度 (Coverage) 为 97%, 与数据库进行比对后可知, 真菌包括 15 个门、54 个纲和 513 个属。测序结果经去除嵌合体和低质量的序列后, 从所有样品中共得到真菌 ITS 序列 494, 675 条, 平均每个土壤样品有 54 963 条序列, 平均长度为 330 bp。为了确定样品的稀疏曲

线, 从每个样本中随机选择 21 490 个 reads, 在 3% 差异水平下, 随着实测序列数量的增加, 曲线趋于平坦, 表明本试验获得了大部分样本信息, 能够反映不同人工林土壤真菌群落组成 (图 1)。当序列相似度为 97% 时, 在真菌门水平上, 樟子松人工林、油松人工林和杨树人工林分别有 579、464 和 708 个 OTU (表 3)。基于 Unweighted UniFrac 距离的 NMDS 分析结果, 发现樟子松人工林和油松人工林土壤真菌群落结构具有较大的相似性, 都位

于 NMDS1 轴的负半轴, 而杨树人工林真菌群落位于 NMDS1 轴的正半轴, 与樟子松和油松人工林土壤真菌群落明显沿 NMDS1 轴分开 (图 2)。

通过分析发现, 付家林场不同人工林土壤真菌群落多样性指数存在显著差异, 杨树人工林土壤真菌的 Simpson 指数、Chao1 指数和 ACE 指数分别为 0.980、905.96 和 931.47, 都显著高于其他 ($P < 0.05$); 油松人工林最低, 分别为 0.942、472.46 和 471.26。不同人工林土壤真菌的 Shannon 指数无显著差异 (表 3)。土壤 pH 值与 ACE 指数 ($r = 0.81, P < 0.01$) 和 Chao1 指数 ($r = 0.81, P < 0.01$) 呈极显著正相关; 土壤 DOC 与土壤真菌 Simpson 指数 ($r = 0.86, P < 0.01$), ACE 指数 ($r = 0.79, P < 0.05$) 和 Chao1 指数 ($r = 0.78, P < 0.05$) 呈显著正相关。土壤 AP 与土壤真菌 ACE 指数 ($r = 0.86, P < 0.01$) 和 Chao1 指数 ($r = 0.86, P < 0.01$) 呈极显著正相关, 土壤 C/N 与土壤真菌 Simpson 指数 ($r = -0.80, P < 0.01$), ACE ($r = -0.91, P < 0.01$) 和 Chao1 指数



注: PS 表示樟子松人工林; PT 表示油松人工林; PC 表示杨树人工林, 下同。

Notes: PS indicating *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation forest; PT indicating *Pinus tabuliformis* plantation forest; PC indicating *Populus × canadensis* Moench plantation forest. The same below

图 1 3 个真菌群落高通量测序的 ITS rDNA 稀疏曲线

Fig. 1 Rarefaction curves of ITS rDNA for high throughput sequencing of three fungal communities

表 3 不同人工林土壤真菌多样性指数

Table 3 Soil fungal diversity index in different plantation forests

树种 Tree species	OTUs	Simpson 指数 Simpson index	Chao 1 指数 Chao1 index	ACE 指数 ACE index	Shannon 指数 Shannon index
樟子松人工林 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	579	0.962±0.018abAB	617.97±40.91bB	622.58±49.00bB	6.60±0.66aA
油松人工林 <i>Pinus tabuliformis</i>	464	0.942±0.004bB	472.46±57.46cC	471.26±56.13cC	6.14±0.51aA
杨树人工林 <i>Populus × canadensis</i>	708	0.980±0.003aA	905.96±33.74aA	931.47±38.63aA	6.73±0.77aA

注: 表中数据为均值±标准差(n=3), 不同小写字母表示不同处理之间差异显著($P < 0.05$), 不同大写字母表示不同处理之间差异显著($P < 0.01$)。

($r = -0.91, P < 0.01$) 呈极显著负相关 (图 3)。

3.3 不同人工林土壤真菌群落结构特征

研究发现, 付家林场不同样地土壤真菌群落组成存在差异, 根据真菌的高级分类可知^[28], 所得序列属于 14 门 (不包括 unidentified), 优势菌门为子囊菌门 (Ascomycota) 和担子菌门 (Basidiomycota), 它们的相对丰度分别为 49.58%~59.56% 和 23.99%~29.77%。其他相对丰度占 1% 以上的门分别为被孢霉门 (Mortierellomycota) (3.89%)、油壶菌门 (Olpidiomycota) (1.28%) 和壶菌门 (Chytridiomycota) (1.21%)。油松人工林中子囊菌门的相对丰度最高, 而油松人工林土壤中担子菌门、被孢霉门和壶菌门的相对丰度均最低 (图 4)。

在纲水平上, 平均相对丰度大于 1% 的纲共有 9 个, 分别为座囊菌纲 (Dothideomycetes) (13.86%~20.68%)、伞菌纲 (Agaricomycetes) (12.83%~22.28%)、粪壳菌纲 (Sordariomycetes) (6.38%~23.09%)、散囊菌纲 (Eurotiomycetes) (0.26%~23.80%)、银耳纲 (Tremellomycetes) (5.93%~13.55%)、锤舌菌纲 (Leotiomycetes) (5.44%~6.68%)、被孢霉纲 (Mortierellomycetes) (2.13%~4.83%)、盘菌纲 (Pezizomycetes) (0.22%~7.06%) 和 GS18 (0.17%~2.58%)。其中, 座囊菌纲、伞菌纲、锤舌菌纲、被孢霉纲和盘菌纲的相对丰度在不同人工林样地中无显著差异。在杨树人工林土壤中粪壳菌纲和银耳纲的相对丰度最高, 且显著高于其他人工林样地 ($P < 0.05$), 然而, 在油松人工林土壤中散囊菌纲相对丰度含量最高, 显著高于其他样地 ($P < 0.05$) (图 5)。

在所有的样品中共检测出 513 个属, 其中, 相对丰度大于 1% 的主要的真菌类群为 *Guehomyces* (3.96%)、被孢霉属 (*Mortierella*) (3.88%)、青霉菌属 (*Penicillium*) (3.31%)、*Plectosphaerella* (2.52%)、小皮伞属 (*Marasmius*) (2.50%)、*Knufia* (2.33%)、*Phallus* (2.31%)、*Devriesia* (1.54%)、红菇属 (*Russula*)

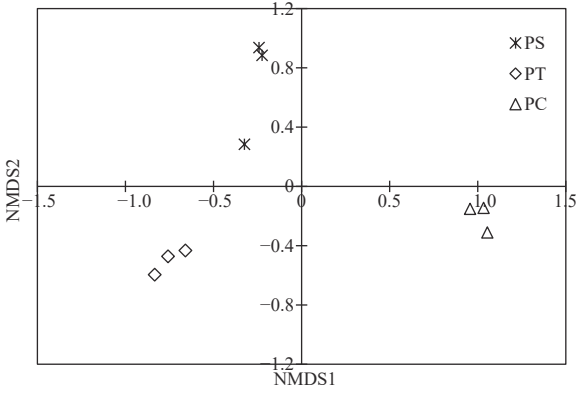
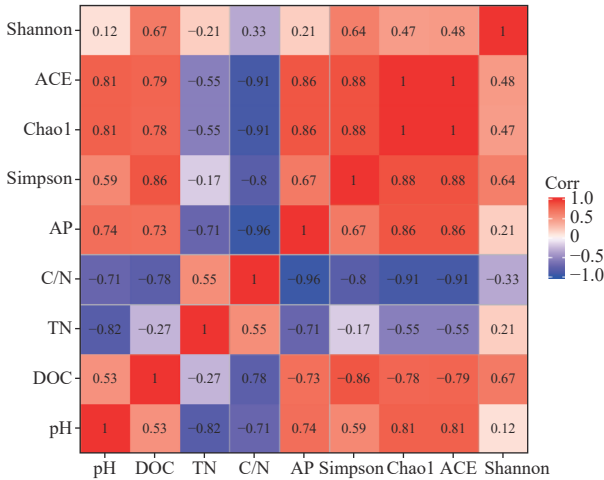


图 2 不同人工林土壤真菌群落非度量多维尺度分析
 Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis based on Unweighted UniFrac distance under different plantation forests



注: DOC、TN、C/N、AP 分别表示土壤可溶性有机碳、全氮、碳氮比、速效磷。

Note: DOC、TN、C/N、AP indicate soil dissolved organic carbon, total nitrogen, C/N ratio, available phosphorus

图 3 土壤特性与微生物多样性间的相关性

Fig. 3 The relationships between soil characteristics and soil fungal community diversity

(1.48%), *Trechispora* (1.37%)、*Microidium* (1.35%)、*Lectera* (1.17%) 和 篮状菌属 (*Talaromyces*)(1.10%) (图 6)。相对丰度前 50 的真菌属的热图分析表明, 不同植被类型的真菌群落结构不同, 可以划分为两个类群, 其中樟子松人工林和油松人工林为一类, 杨树人工林为单独一类 (图 7)。

3.4 不同人工林土壤真菌群落功能比较

真菌的生态功能类群是基于营养型来划分的。根据 FUNGuild 数据库的比对结果, 对 3 种人工林真菌的营养型 (trophic mode) 进行分类统计, 结果如图 3 所示, 检测到 8 个营养型 (Trophic mode),

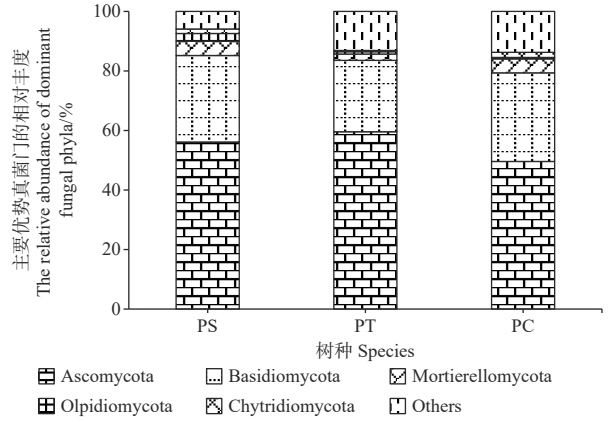


图 4 不同人工林土壤优势真菌门的相对丰度

Fig. 4 The relative abundances of dominant fungal communities at phylum level

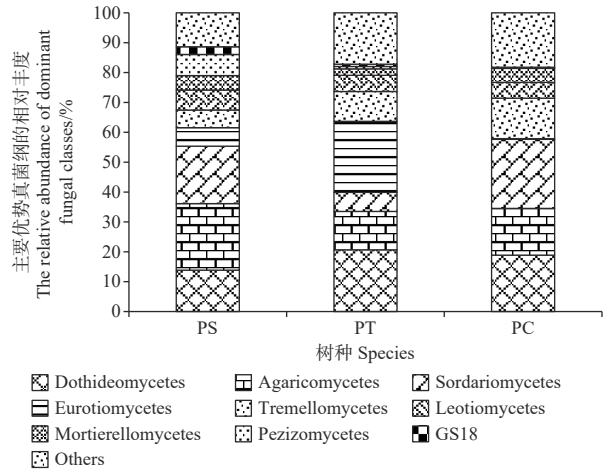


图 5 不同人工林优势真菌纲相对丰度

Fig. 5 The relative abundances of dominant fungal communities at class level

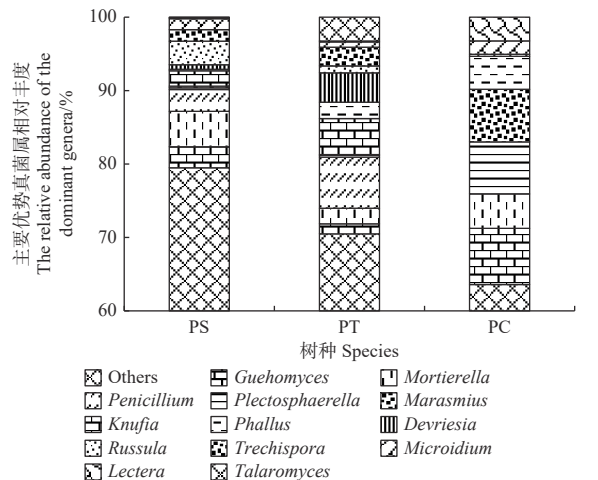


图 6 不同人工林土壤真菌属水平相对丰度

Fig. 6 The relative abundances of fungal communities at genus level

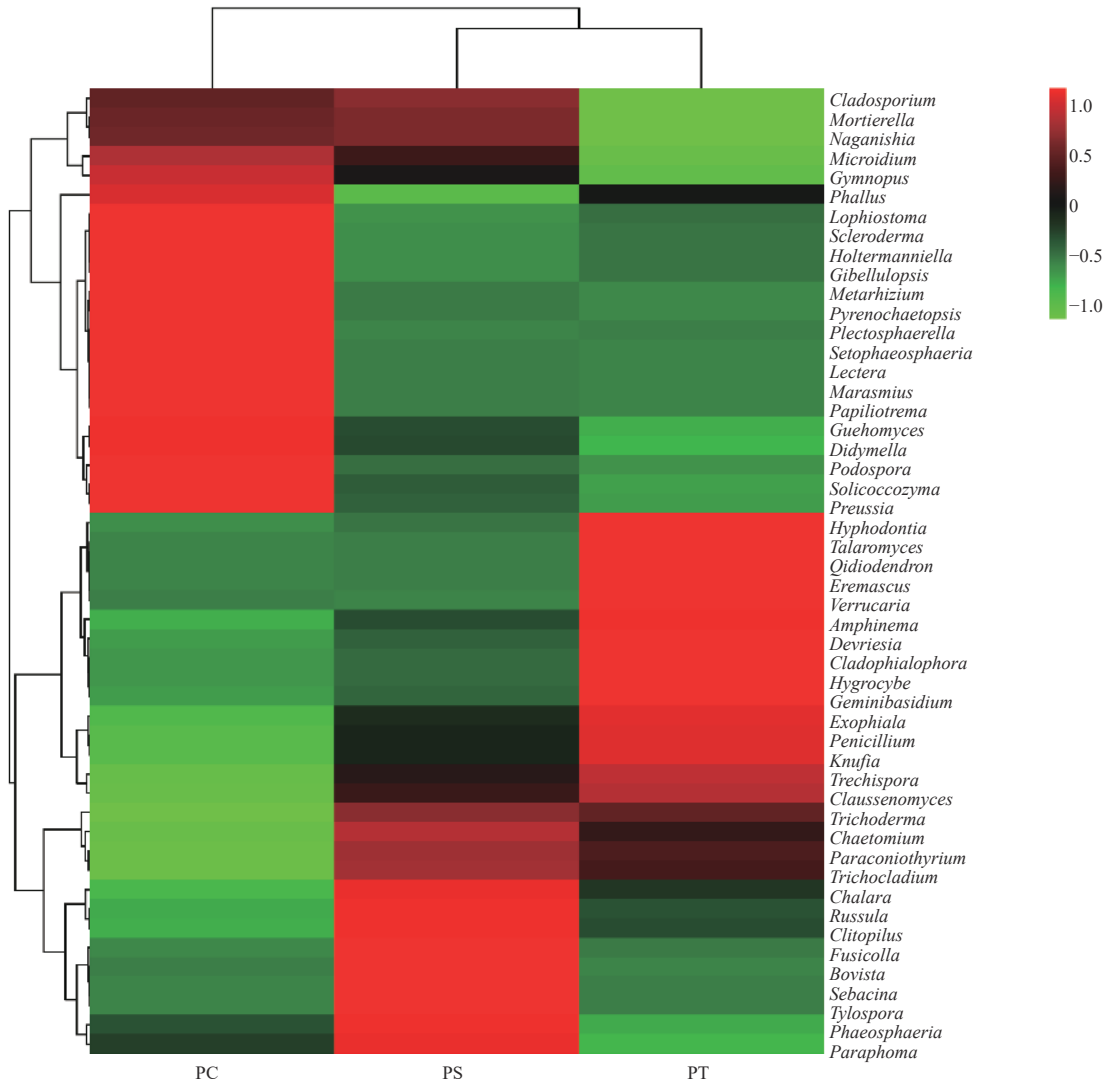


图 7 不同人工林相对丰度为前 50 的土壤真菌属热图

Fig. 7 The heatmap diagram of fungal genera with relative abundance of the top 50 in different plantation forest soils

分别为致病菌-腐生-共生营养型 (Pathogen-Saprotroph-Symbiotroph)、病理营养型 (Pathotroph)、病理-腐生营养型 (Pathotroph-Saprotroph)、病理-腐生-共生营养型 (Pathotroph-Saprotroph-Symbiotroph)、病理-共生营养型 (Pathotroph-Symbiotroph)、腐生营养型 (Saprotroph)、腐生-共生营养型 (Saprotroph-Symbiotroph) 和共生营养型 (Symbiotroph)。该区 3 种人工林土壤真菌主要以腐生营养型为主, 腐生-共生营养型次之。对不同人工林土壤真菌功能类群进行聚类分析结果表明, 不同人工林真菌群落功能可划分为两个类群, 其中油松人工林和红松人工林土壤真菌群落功能为一类, 杨树人工林土壤真菌功能类群为一类 (图 8)。

为研究土壤真菌群落功能与土壤环境因子间的

相关性, 采用 CCA 分析对土壤环境因子和真菌群落功能类的关系进行限制性排序分析, 如图 9 所示, 土壤 pH ($r=0.76$)、可溶性有机碳 ($r=0.61$)、C/N ($r=-0.83$) 和速效磷 ($r=-0.75$) 与 CCA1 轴的相关性较大, 第一轴的解释量为 53.0%。土壤速效磷 ($r=-0.54$) 与第二轴的相关性较大, 解释量为 36.5%。由此可见, 土壤 pH、可溶性有机碳、C/N 和速效磷为土壤真菌群落功能的主要影响因素。

4 讨论

4.1 土壤环境因子对不同人工林的响应

不同人工防护林会显著改变土壤化学特性。与樟子松和油松人工林相比, 杨树人工林土壤 pH 值最高 (表 1)。Yoshimura 等人^[29] 研究发现, 松树林

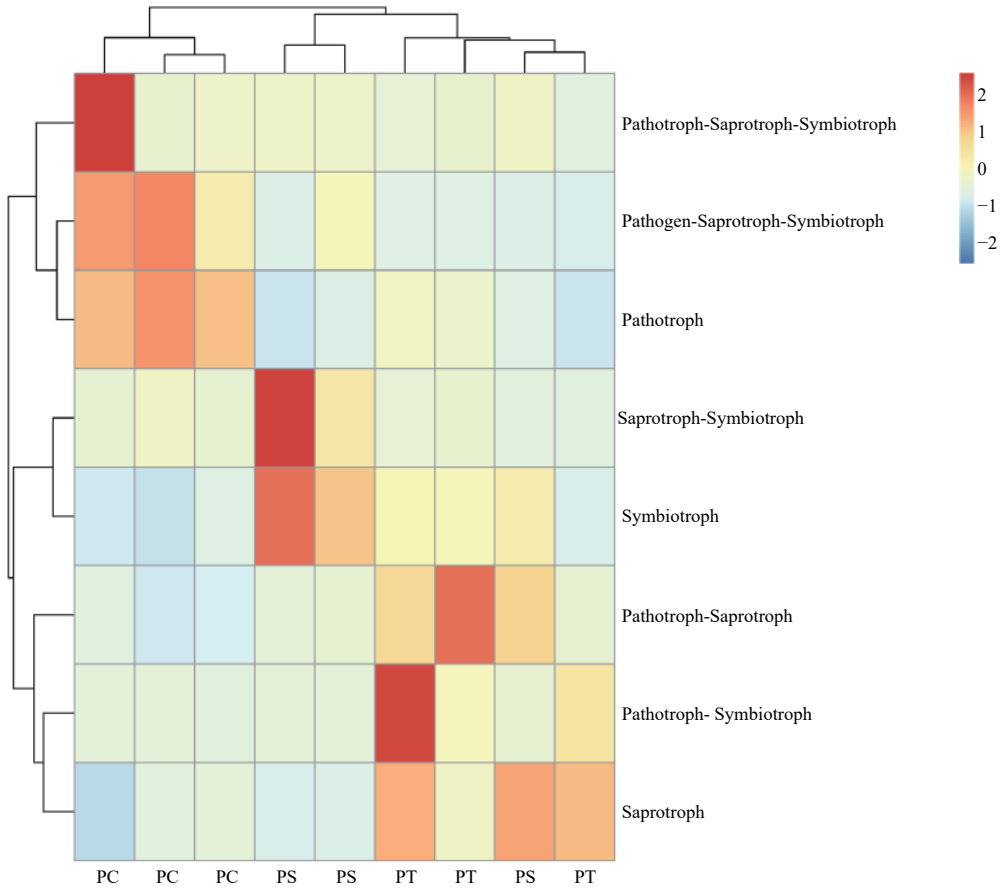
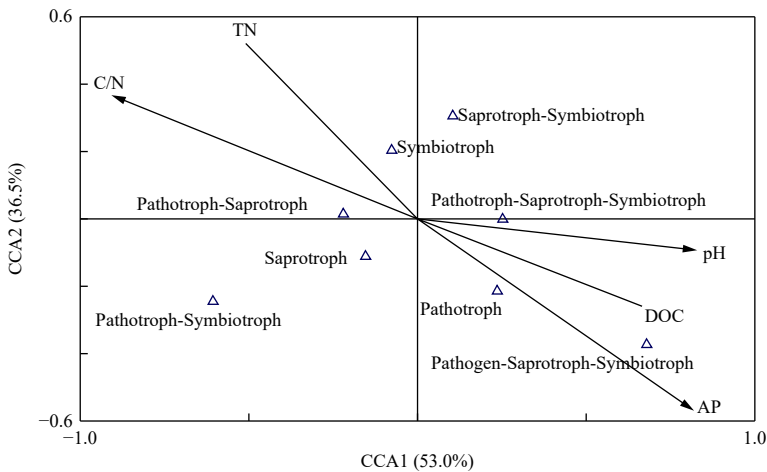


图 8 不同人工林土壤真菌群落功能热图

Fig. 8 The heatmap of the fungal community functions in different plantation forest soils.



注：DOC、TN、C/N、AP 分别表示土壤可溶性有机碳、全氮、碳氮比、速效磷。

Note: DOC、TN、C/N、AP indicate soil dissolved organic carbon, total nitrogen, C/N ratio, available phosphorus

图 9 不同人工林土壤真菌群落功能与土壤化学特性间的 CCA 分析

Fig. 9 CCA analysis of the soil fungal functions with soil chemical characteristics in different plantation forest

土壤 pH 值均较橡树和桦树林土壤低，这主要是由于针叶林凋落物含有较高的酸性物质^[30]。不同森林类型土壤 C/N 差异显著^[31]，本研究发现人工林土

壤 C/N 依次为油松>樟子松>杨树，与以往的研究结果类似^[29]。凋落物是人工林生态系统养分归还的重要组成部分，在很大程度上影响着土壤有机质的

形成^[32],与针叶树樟子松和油松相比,杨树能更好地提高土壤可溶性有机碳和速效磷的含量,这可能是由于不同树种向土壤输入的凋落物的质量和数量不同所致^[33],在相同生境中,阔叶树种凋落物分解速率大于针叶树种^[34],与杨树相比,樟子松和油松凋落物分解慢,养分释放需要时间较长,归还量较少,从而造成针叶人工林土壤中的速效养分的含量较低。由此可见,在同一气候条件下,人工林树种对土壤特性存在显著影响,尤其是在阔叶林和针叶林之间。

4.2 土壤真菌群落结构对不同人工林的响应

本研究发现,不同人工林土壤真菌在门、纲和属的组成上具有一定的相似性,但是,不同人工林土壤真菌在门、纲和属的相对丰度上存在一定差异。众所周知,土壤微生物所利用的碳源主要来自于植物凋落物及根系分泌物,凋落物的丰富程度和品质高低直接决定微生物的数量及群落结构^[35],由于不同的植被类型具有不同的凋落物残体和根系分泌物,所以使不同人工林土壤微生物的群落多样性和结构存在差异^[36-38]。本研究发现,在付家林场3种人工林土壤中,子囊菌门真菌为优势菌门,担子菌门次之,研究结果与湖南杉木人工林^[39]、老挝热带草地^[40]、关帝山森林土壤^[41]、以及宁南山区人工林草^[42]土壤中优势真菌门类群相一致。Curlevski等人^[43]的研究也表明,澳大利亚亚热带森林土壤中的子囊菌门真菌群落多于担子菌门。然而,有研究发现中国亚热带森林土壤的真菌群落主要以担子菌门为主^[44]。担子菌和子囊菌均喜欢通气好的土壤条件^[45],它们属于陆生菌物,是土壤有机质的主要分解者^[46]。在森林土壤中,多数子囊菌为腐生菌,能够分解角质素和木质素等许多较难降解的有机物质,在养分循环中扮演着重要作用^[47],它们通常在偏酸性土壤中大量存在。本研究发现,在pH值最低的油松人工林土壤中,子囊菌门相对丰度最高。Heatmap和NMDS分析结果表明,不同人工林土壤真菌群落存在明显差异,尤其针叶林与阔叶林之间的差异更大。本研究结果与He等人的研究结果相类似^[48],均表明人工林树种不同,其土壤真菌群落组成也不同^[49]。

4.3 土壤真菌群落多样性与不同土壤环境因子间的相关性

土壤真菌多样性是土壤质量变化的敏感指标,

能够反映真菌群落总体的动态变化^[50]。本研究结果表明,不同人工林土壤真菌多样性具有显著差异,Myers等人^[51]也得到相似的结果。其中,杨树人工林土壤真菌的Simpson指数、Shannon指数、Chao1指数和ACE指数均高于樟子松和油松人工林,表明杨树人工林土壤具有较高的真菌多样性和均匀性,这主要是由于樟子松和油松均属针叶林,针叶林枯枝落叶在分解过程中产生酸性物质^[52],使土壤酸性增强,且针叶树凋落物分解慢,养分归还少^[53],微生物活性和多样性受到限制。可见,植被类型不仅影响土壤养分特征,也显著影响土壤微生物群落多样性^[54]。除此之外,森林生态系统中土壤真菌多样性还受多种土壤环境因子的影响^[55],其中,土壤酸碱度也是影响土壤微生物群落结构的重要环境因子^[56],土壤中碳、氮、磷等元素的含量也影响并制约着土壤中各类微生物群落的活性^[57],多样性及其组成^[58-59]。本研究结果表明,土壤pH值与真菌ACE指数和Chao1指数呈极显著正相关,与关帝山森林土壤真菌群落结构的研究结果相一致^[40]。真菌群落对土壤pH适应范围较宽,pH在5~9之间的土壤均不会抑制真菌的生长^[60]。本研究结果表明土壤的DOC、AP和C/N也对真菌的多样性和真菌群落功能具有显著影响,可能是由于不同植物物种会通过改变土壤结构和营养状况从而间接地改变真菌的生存环境,影响土壤真菌群落多样性以及功能特征^[61]。

5 结论

杨树、樟子松和油松为辽西北风沙地区发挥生态效应的主要造林树种。本研究采用高通量测序与FUNGuild综合分析的方法,对辽西风沙区3种不同造林树种的土壤真菌群落多样性、真菌群落结构及其功能进行了研究,结果表明:(1)杨树人工林能显著增加土壤pH值、土壤可溶性有机碳和速效磷的含量,降低土壤的C/N;(2)杨树人工林能够提高土壤微生物的多样性,且土壤pH、可溶性有机碳、速效磷和C/N是影响该区真菌多样性和真菌群落功能的主要因素;(3)3种人工林样地中共有5个真菌门和13个优势真菌属,其中,相对丰度最大的为子囊菌门和担子菌门;(4)Heatmap和NMDS分析结果表明不同人工林土壤真菌群落结构和功能具有一定差异,且在阔叶

林和针叶林之间差异较大。试验结果为辽西北风沙地区不同针阔树种造林土壤养分及土壤微生物的研究等提供数据支持,也为该地区土壤改善、生态环境治理和树种选择提供科学依据。

参考文献:

- [1] Qadir M, Qureshi A S, Cheraghi S A M. Extent and characterisation of salt-affected soils in Iran and strategies for their amelioration and management[J]. *Land Degradation and Development*, 2010, 19(2): 214-227.
- [2] Nunez-Mir G C, Iannone B V, Curtis K, *et al.* Evaluating the evolution of forest restoration research in a changing world: a “big literature” review[J]. *New Forests*, 2015, 46(5-6): 669-682.
- [3] Hideyuki SHIMIZU. An overview of the “Three-North” Shelterbelt project in China[J]. *Forestry Studies in China*, 2012, 14(1): 70-79.
- [4] 王振伟. 农田防护林的小气候效应浅析[J]. *现代农业*, 2013, (7): 97-97.
- [5] 吴祥云, 刘 广, 韩 辉. 不同类型樟子松人工固沙林土壤质量的研究[J]. *防护林科技*, 2002, 3(1): 76-79.
- [6] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, *et al.* Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [7] 王清奎, 汪思龙, 冯宗炜, 等. 土壤活性有机质及其与土壤质量的关系[J]. *生态学报*, 2005, 25(3): 513-519.
- [8] 张乃莉, 郭继勋, 王晓宇, 等. 土壤微生物对气候变暖 and 大气N沉降的响应[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(2): 252-261.
- [9] 郭金瑞, 宋振伟, 朱 平, 等. 长期不同种植模式对东北黑土微生物群落结构与土壤理化性质的影响[J]. *土壤通报*, 2016, 47(2): 353-359.
- [10] Hartmann M, Howes C G, Vaninsberghe D, *et al.* Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests[J]. *Isme Journal*, 2012, 6(12): 2199-2218.
- [11] 秦 红, 李昌晓, 任庆水. 不同土地利用方式对三峡库区消落带土壤细菌和真菌多样性的影响[J]. *生态学报*, 2017, 37(10): 3494-3504.
- [12] Kong A Y Y, Scow K M, Ana L C K, *et al.* Microbial community composition and carbon cycling within soil microenvironments of conventional, low-input, and organic cropping systems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(1): 20-30.
- [13] 贾国梅, 王 刚, 陈芳清. 子午岭植被演替过程中土壤生物学特性的动态[J]. *生态环境*, 2007, 16(5): 140-143.
- [14] Chapman S K, Newman G S. Biodiversity at the plant-soil interface: microbial abundance and community structure respond to litter mixing[J]. *Oecologia*, 2010, 162(3): 763-769.
- [15] Sarathchandra S U, Ghani A A, Yeates G W, *et al.* Effect of nitrogen and phosphate fertilizers on microbial and nematode diversity in pasture soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(7-8): 953-964.
- [16] Zhao J X, Luo T X, Li R C, *et al.* Grazing effect on growing season ecosystem respiration and its temperature sensitivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient on the central Tibetan Plateau[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 218-219: 114-121.
- [17] 惠竹梅, 李 华, 龙 妍, 等. 葡萄园行间生草体系中土壤微生物数量的变化及其与土壤养分的关系[J]. *园艺学报*, 2010, 37(9): 1395-1402.
- [18] Bending G D, Turner M K, Rayns F, *et al.* Microbial and biochemical soil quality indicators and their potential for differentiating areas under contrasting agricultural management regimes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(11): 1785-1792.
- [19] Barbi F, Prudent E, Vallon L, *et al.* Tree species select diverse soil fungal communities expressing different sets of lignocellulolytic enzyme-encoding genes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 100: 149-159.
- [20] Boddington C L, Dodd J C. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol[J]. *Plant & Soil*, 2000, 218(1/2): 137-144.
- [21] Harris J. Soil microbial communities and restoration ecology: facilitators or followers[J]. *Science*, 2009, 325(5940): 573-574.
- [22] 李金前, 赵静杰, 王 吉, 等. 3种园林植物土壤真菌群落结构及影响因子[J]. *南昌大学学报: 理科版*, 2015, 39(5): 492-497.
- [23] Nguyen N H, Song Z, Bates S T, *et al.* FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild[J]. *Fungal Ecology*, 2016, 20(1): 241-248.
- [24] Hirokazu T, Osamu K, Noboru K, *et al.* Networks depicting the fine-scale co-occurrences of fungi in soil horizons[J]. *PLOS ONE*, 2016, 11(11): e0165987.
- [25] 周永斌, 郭鑫炜, 魏亚伟, 等. 辽西北半干旱区典型人工林土壤C,N,P的垂直分布特征[J]. *沈阳农业大学学报*, 2016, 47(4): 418-424.
- [26] 王 凯, 王道涵, 张成龙, 等. 辽西北防护林对林下土壤理化性状的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2014(10): 77-79.
- [27] Fadrosch D W, Bing M, Gajer P, *et al.* An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform[J]. *Microbiome*, 2014, 2(1): 1-7.
- [28] Tedersoo L, Sánchez-Ramírez S, Kõljalg U, *et al.* High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses[J]. *Fungal Diversity*, 2018, 90(1): 135-159.
- [29] Yoshimura C, Gessner M O, Tockner K, *et al.* Chemical properties, microbial respiration, and decomposition of coarse and fine particulate organic matter[J]. *Journal of the North American Benthological Society*, 2008, 27(3): 664-673.
- [30] Augusto L, Ranger J, Dan B, *et al.* Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility[J]. *Annals of*

- Forest Science, 2002, 59(3): 233-253.
- [31] Mcgroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C: N: P stoichiometry in forest worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios[J]. Ecology, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [32] Prescott C E. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils?[J]. Biogeochemistry, 2010, 101(1-3): 133-149.
- [33] Jahed, R R. The effect of natural and planted forest stands on soil fertility in the Hyrcanian region, Iran[J]. Biodiversitas, 2014, 15: 206-214.
- [34] 郭忠玲, 郑金萍, 马元丹, 等. 长白山各植被带主要树种凋落物分解速率及模型模拟的试验研究[J]. 生态学报, 2006, 26(04): 1037-1046.
- [35] 董爱荣, 吕国忠, 吴庆禹, 等. 小兴安岭凉水自然保护区森林土壤真菌的多样性[J]. 东北林业大学学报, 2004, 32(1): 8-10.
- [36] Bach L H, Grytnes J A, Halvorsen R, et al. Tree influence on soil microbial community structure[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2010, 42(11): 1934-1943.
- [37] Degrune F, Marc D, Colinet G, et al. A novel sub-phylum method discriminates better the impact of crop management on soil microbial community[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2015, 35(3): 1157-1166.
- [38] Silva A P D, Babujia L C, Franchini J C, et al. Soil structure and its influence on microbial biomass in different soil and crop management systems[J]. Soil and Tillage Research, 2014, 142: 42-53.
- [39] 何苑焱, 周国英, 王圣洁, 等. 杉木人工林土壤真菌遗传多样性[J]. 生态学报, 2014, 34(10): 2725-2736.
- [40] Lienhard P, Sébastien T, Nicolas C P B, et al. Pyrosequencing evidences the impact of cropping on soil bacterial and fungal diversity in Laos tropical grassland[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2014, 34(2): 525-533.
- [41] 乔沙沙, 周永娜, 柴宝峰, 等. 关帝山森林土壤真菌群落结构与遗传多样性特征[J]. 环境科学, 2017, 38(6): 2502-2512.
- [42] 张树萌, 黄懿梅, 倪银霞, 等. 宁南山区人工林草对土壤真菌群落的影响[J]. 中国环境科学, 2018, 38(4): 1449-1458.
- [43] Curlevski N J A, Xu Z, Anderson I C, et al. Soil fungal communities differ in native mixed forest and adjacent *Araucaria cunninghamii* plantations in subtropical Australia[J]. Journal of Soils and Sediments, 2010, 10(7): 1278-1288.
- [44] Wu Y T, Wubet T, Trogisch S, et al. Forest age and plant species composition determine the soil fungal community composition in a Chinese Subtropical Forest[J]. PloS One, 2013, 8(6): e66829.
- [45] 隋心, 张荣涛, 许楠, 等. 三江平原不同退化阶段小叶章湿地土壤真菌群落结构组成变化[J]. 环境科学, 2016, 37(9): 3598-3605.
- [46] Yelle D J, Ralph J, Lu F, et al. Evidence for cleavage of lignin by a brown rot basidiomycete[J]. Environmental Microbiology, 2008, 10(7): 1844-1849.
- [47] 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(1): 386-398.
- [48] He J, Xu Z, Hughes J. Analyses of soil fungal communities in adjacent natural forest and hoop pine plantation ecosystems of subtropical Australia using molecular approaches based on 18S rRNA genes[J]. FEMS Microbiology Letters, 2005, 247(1): 91-100.
- [49] Sun H, Terhonen E, Kovalchuk A, et al. Dominant tree species and soil type affect fungal community structure in a boreal peatland forest[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2016, 82(9): 2632-2643.
- [50] O'Donnell A G, Seaman M, Macrae A, et al. Plants and fertilizers as drivers of change in microbial community structure and function in soils[J]. Plant and Soil, 2001, 232(1-2): 135-145.
- [51] Myers R T, Zak D R, White D C, et al. Landscape-level patterns of microbial community composition and substrate use in upland forest ecosystems[J]. Soil Science Society of America Journal, 2001, 65(2): 359-367.
- [52] Wynn J G, Bird M I, Vellen L, et al. Continental-scale measurement of the soil organic carbon pool with climatic, edaphic, and biotic controls[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2006, 20(1): 1-12.
- [53] 赵勇, 吴明作, 樊巍, 等. 太行山针、阔叶森林凋落物分解及养分归还比较[J]. 自然资源学报, 2009, 24(9): 1616-1624.
- [54] 杨宁, 邹冬生, 杨满元, 等. 衡阳紫色土丘陵区不同植被恢复阶段土壤微生物群落多样性的变化[J]. 林业科学, 2016, 52(8): 146-156.
- [55] Dickie I A, Xu B, Koide R T. Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis[J]. New Phytologist, 2010, 156(3): 527-535.
- [56] Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(3): 626-631.
- [57] Zhao Y, Liu B, Zhang W, et al. Effects of plant and influent C: N: P ratio on microbial diversity in pilot-scale constructed wetlands[J]. Ecological Engineering, 2010, 36(4): 441-449.
- [58] 周玉杰, 李建华, 张广宇, 等. 基于高通量测序的橡胶林土壤真菌多样性及群落组成分析[J]. 南方农业学报, 2018, 49(9): 1729-1735.
- [59] Herrmann L, Lesueur D, Bräun L, et al. Diversity of root-associated arbuscular mycorrhizal fungal communities in a rubber tree plantation chronosequence in Northeast Thailand[J]. Mycorrhiza, 2016, 26(8): 863-877.
- [60] Nevarez L, Vasseur V, Madec A L, et al. Physiological traits of *Penicillium glabrum* strain LCP 08.5568, a filamentous fungus isolated from bottled aromatized mineral water[J]. International Journal of Food Microbiology, 2009, 130(3): 166-171.
- [61] Jia G M, Cao J, Wang C, et al. Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziulin, northwest China[J]. Forest Ecology and Management, 2005, 217(1): 117-125.

Studies on Soil Fungal Community Composition and Function Characteristics of Different Plantations of Sandy Area, Northwest Liaoning Province

DENG Jiao-jiao^{1,2}, ZHU Wen-xu^{1,2}, ZHANG Yan^{1,2}, YIN You^{1,2}, ZHOU Yong-bin^{1,2}

(1. College of Forestry, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, Liaoning, China; 2. Research Station of Liaohe-River Plain Forest Ecosystem, Chinese Forest Ecosystem Research Network, Changtu 112500, Liaoning, China)

Abstract: [Objective] To reveal the response characteristics and mechanism of soil fungal community structure and function to different plantations, and to evaluate the impact of different plantations on the underground ecosystem. [Method] *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation, *Pinus tabuliformis* plantation, and *Populus × canadensis* plantation in the north wind sand area of western Liaoning province were investigated. For each sampling plot, the "S" type spot sampling method was used to collect the surface soil of 0 ~ 10 cm at multiple points. Illumina Miseq high-throughput sequencing technology and FUNGuild software were applied to obtain and analyze the response characteristics of soil microbial community composition and function in different plantations. Meanwhile, the relationships between soil fungal community diversity, community structure and soil environmental factors were analyzed. [Result] The plantation of *Populus × canadensis* could significantly increase the soil pH value, soil-dissolved organic carbon and available phosphorus content, and reduce soil C/N ratio. The dominant fungal phyla in these plantations were Ascomycota and Basidiomycota, and the dominant fungal genera were *Guehomyces*, *Mortierella* and *Penicillium*. The results of NMDS and heatmap analysis showed that there were significant differences in the community structure and function of soil fungi among different plantations and the community composition and function could be divided into two clusters. The community structure of soil fungi in *Pinus sylvestris* var. *mongolica*, and *Pinus tabuliformis* plantations were similar, while the community composition and function in plantation of *Populus × canadensis* Moench were significantly different from that in coniferous plantations. The soil pH, available phosphorus, dissolved organic carbon and C/N ratio were the main factors affecting soil fungal community diversity and functions. [Conclusion] The effect on soil characteristics and the soil fungal composition and function differs among different plantations. The plantation of *Populus × canadensis* Moench significantly increases the soil nutrient availability and soil fungal diversity.

Keywords: Sandy Area of Northwest Liaoning Province; plantation; fungal community composition; fungal community function

(责任编辑: 崔 贝)