

DOI:10.13332/j.1000-1522.20180147

辽东山区两种针叶人工林土壤真菌群落结构特征

邓娇娇¹ 周永斌^{1,2} 殷有^{1,2} 白雪娇^{1,2} 高慧淋^{1,2} 朱文旭^{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 铁岭 112500)

摘要:【目的】为探讨辽东山区两种典型针叶人工林土壤真菌群落多样性及结构特征, 揭示真菌群落结构与树种、土壤环境因子的相关性。【方法】本研究以辽东山区白石砬子自然保护区内落叶松(LGe)、红松(PKe)人工林和辽宁省森林经营研究所实验林场落叶松(LGd)、红松(PKd)为研究对象, 采用 Illumina MiSeq 高通量测序技术和 OTU 分析法比较不同针叶人工林土壤真菌群落结构差异, 分析优势菌群与土壤理化性质的相关性。【结果】(1)与红松人工林相比, 落叶松人工林有助于提高土壤全碳、全氮和速效氮的含量。(2)该区落叶松和红松人工林土壤共检测到 9 个土壤真菌门, 优势菌门为担子菌门、子囊菌门、接合菌门和隐真菌门。(3)LGe 和 PKe, LGd 和 PKd 土壤真菌的多样性和丰富度指数存在差异, 但都不显著。(4)Venn 和 Heatmap 表明落叶松和红松人工林土壤真菌群落组成和相对丰度存在差异, LGe 和 PKe 间的差异较 LGd 和 PKd 间的差异小。(5)RDA 分析与 Pearson 相关性分析表明, 土壤 pH、土壤全碳、速效氮、土壤碳氮比是该区针叶人工林土壤真菌群落结构变化的关键影响因素。【结论】土壤真菌群落结构、多样性指数在不同树种间存在一定差异, LGe 和 PKe 土壤有机质和真菌群落结构多样性差异较小, 表现趋同性, LGd 和 PKd 差异较大。

关键词: 辽东地区; 针叶林; 高通量测序; 真菌群落结构

中图分类号: S714.2 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2019)09-0130-09

引文格式: 邓娇娇, 周永斌, 殷有, 等. 辽东山区两种针叶人工林土壤真菌群落结构特征 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(9):130-138. Deng Jiaojiao, Zhou Yongbin, Yin You, et al. Characteristics of soil fungal community structure at two coniferous plantations in mountainous region of eastern Liaoning Province, northeastern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(9): 130-138.

Characteristics of soil fungal community structure at two coniferous plantations in mountainous region of eastern Liaoning Province, northeastern China

Deng Jiaojiao¹ Zhou Yongbin^{1,2} Yin You^{1,2} Bai Xuejiao^{1,2} Gao Huilin^{1,2} Zhu Wenxu^{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, Tieling 112500, Liaoning, China)

Abstract: [Objective] This paper aims understand the diversity and community structure of soil fungi in different coniferous plantations in mountainous region of Eastern Liaoning Province, China, and reveal the relationship between fungal community diversity and structure and forest types as well as soil environment factors. [Method] Environmental genomics approaches, including Illumina MiSeq high throughput sequencing and OTU analysis, were used to assess the composition and structure of fungal community in *Larix gmelinii* (LGe) and *Pinus koraiensis* (PKe) in Beshila Nature Reserve, *Larix gmelinii* (LGd) and *Pinus koraiensis* (PKd) in the experimental forest farm of Liaoning Institute of Forest Management in Montane

收稿日期: 2018-04-27 修回日期: 2018-12-04

基金项目: 国家科技支撑计划(2015BAD07B010303), 国家重点研发计划项目子课题(2017YFC050410501), 辽宁省农业领域青年科技创新人才培养计划项目(2015047), 辽宁省宜林地营林决策平台构建及示范项目(201304216)。

第一作者: 邓娇娇, 博士生。主要研究方向: 森林资源与生态环境研究。Email: jiaojiao513513@sina.com 地址: 110161 辽宁省沈阳市沈河区东陵路 120 号沈阳农业大学林学院。

责任作者: 朱文旭, 博士, 讲师。主要研究方向: 森林生态。Email: zhuwenxu.315@163.com 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

Region of Eastern Liaoning Province. [Result] (1) Compared with *Pinus koraiensis*, *Larix gmelinii* can improve the contents of total carbon, total nitrogen and available nitrogen in soil. (2) The results showed that 9 different fungal phyla were identified in the soil of *Larix gmelinii* and *Pinus koraiensis* plants. The dominant fungal phylum groups were *Basidiomycota*, *Ascomycota*, *Zygomycota* and *Rozellomycota*. (3) Structurally, there were no significant difference in diversity indices and richness indices between LGe and PKe, so were LGd and PKd. (4) The Venn diagram and heatmap showed that the fungal community composition and relative abundance of *Larix gmelinii* and *Pinus koraiensis* plants were different, and the difference between LGe and PKe was smaller than that between LGd and PKd. (5) Redundant analysis and correlation analysis indicated that soil pH, TC, AN and C/N were the main factors which affected the community structure of coniferous forests in this area. [Conclusion] This work showed that there were some differences in soil fungal community structure and diversity index among different forest types. The soil organic matter and fungal communities of the LGe and PKe showed small discrepancy compared with LGd and PKd, and planting *Larix gmelinii* helps improve soil fertility.

Key words: mountainous region of eastern Liaoning Province; coniferous plantation; high-throughput sequencing; fungus community structure

土壤微生物具有高度复杂性和多样性,是土壤中重要组成部分,是能量流动和物质循环的主要驱动者^[1],对植物的生长发育起至关重要的作用^[2],在维持生态系统生产力、功能及稳定性等方面起着重要作用^[3-4]。真菌作为分解者是森林生态系统的重要组成部分^[5-6],其中共生真菌是土壤微生物中的重要组成部分,与植物根系形成互利共生关系,从而有利于植物吸收氮磷等营养元素^[7],增加植物的抗胁迫、抗病虫害的能力^[8-9],并且有助于土壤团聚体形成、改良土壤结构^[10]。不同植被类型^[11],耕作措施,土地利用方式^[12],气候变化等均可导致土壤真菌群落结构及多样性发生变化。

真菌群落的变化是生态系统恢复的关键性指标^[13]。大量的研究表明,土壤真菌群落结构的变化与土壤 pH^[14]、土壤质地^[15]和土壤氮素的有效性^[16]等土壤特性相关,而这些土壤特征在同一地区主要是受植被类型的影响。不同的树种选择不同的土壤真菌群落^[17],不同树种土壤中的真菌数量和群落结构差异显著^[18],模拟天然植被进行人工造林,土壤真菌群落会向天然的真菌群落结构进行转变^[19]。

辽东山区次生林主要以红松阔叶林为主,20世纪50年代以来,由于人类生产活动的影响,大量次生林转化为红松(*Pinus koraiensis*)和落叶松(*Larix gmelinii*)纯林,加上造林后管理措施的影响,土壤质量随之发生改变。相比土壤肥力指标,土壤真菌群落多样性及结构的变化能够更敏感地反映森林的健康情况^[20]。近年来,辽东山区土壤微生物的研究主要集中在次生林土壤微生物生物量^[21],林窗对土壤微生物量碳、氮的影响^[22]以及不同林龄日本落叶松人工林土壤微生物等方面的研究,有关辽东山区不

同针叶林对土壤细菌群落结构影响已有相关研究^[23],然而,目前有关不同的针叶林与真菌群落结构间关系的研究还比较罕见。鉴于此,本文以辽东山区白石砬子自然保护区和辽宁省森林经营研究所实验林场典型的落叶松和红松人工林为研究对象,通过比较不同区域不同人工林土壤真菌群落结构多样性特征,探讨土壤真菌群落结构对不同区域不同植被类型的响应规律,旨在揭示微生物群落结构和受环境因子和树种的调控机制,以期为辽东山区人工林的营建提供理论支撑。

1 研究区域及研究方法

1.1 研究区概况

研究区(白石砬子自然保护区和辽宁省森林经营研究所)位于辽东山区,气候类型为温带季风气候,年均降雨量为926~1100 mm,年均温为6.5℃,无霜期127~140 d。样地信息如表1所示。

1.2 土壤样品采集

土壤样品的采集于2017年8月,在每个样地内分别设置3块20 m×20 m的样方,样方间距大于100 m,利用土钻按照S形布点采集15~20个0~10 cm土层样品,混匀,装入无菌自封袋,密封后做好标记,置冰盒中保存。带回实验室后,去除杂物(将石砾和残根等),研碎混匀,过筛(直径2 mm),将土壤样品分为2份,一份于室内风干,用于测定土壤基本特性,另一份于-80℃冰箱保存,以供高通量测序。

1.3 土壤理化性质测定

采用无CO₂水浸提(水土比2.5:1),电位法进行土壤pH测定;用元素分析仪(Elementar Vario EL III Gerday)测定土壤全碳(TC)和土壤全N(TN)含量;

表1 样地信息

Tab. 1 Sample plot information

林分类型 Stand type	地理坐标 Geographic coordinate	海拔 Altitude/m	坡度 Slope degree/(°)	坡向 Slope aspect	林龄 Foreat age	郁闭度 Crown density/%	林分密度/(株·hm ⁻²) Stand density/ (plant·ha ⁻¹)	平均胸径 Mean DBH/cm	草本盖度 Herb coverage/%
白石砬子自然保护区 落叶松人工林 <i>Larix gmelinii</i> plantation in Baishilazi Nature Reserve (LGe)	40°54'46"N、 124°47'00"E	734.5	18	东北 Northeast	51	85	2 050	18.43	100
白石砬子自然保护区 红松人工林 <i>Pinus koraiensis</i> plantation in Baishilazi Nature Reserve (PKe)	40°54'46"N、 124°47'00"E	734.5	18	东北 Northeast	51	85	2 115	17.69	100
辽宁省森林经营研究所 实验林场落叶松人工林 <i>Larix gmelinii</i> plantation in the experimental forest farm of Liaoning Institute of Forest Management (LGd)	40°52'31"N、 123°56'43"E	340	29	东南 Southeast	28	80	2 100	12.68	90
辽宁省森林经营研究所 实验林场红松人工林 <i>Pinus koraiensis</i> plantation in the experimental forest farm of Liaoning Institute of Forest Management (PKd)	40°52'31"N、 123°56'43"E	340	22	东南 Southeast	61	70	1 800	21.94	30

采用碱解-扩散法进行速效氮(AN)含量测定。

1.4 DNA 提取和扩增测序

土壤总 DNA 的提取需使用 MoBio PowerSoil® DNA Isolation Kit 试剂盒 (MP Biomedicals, Santa Ana, CA, USA) 进行, 称取鲜壤 0.5 g, 具体操作步骤按说明书进行。真菌的 ITS 区的扩增引物为 ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')^[24] 和 ITS2 (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')^[25]。PCR 反应体系包括: 2 μL DNA 模板, 上下游引物(10 μmol/L)各 1 μL, 5 μL 缓冲液, 5 μL Q5 高保真缓冲液, 高保真 DNA 聚合酶(5 U/μL) 0.25 μL, 2 μL dNTP(2.5 mmol/L), 8.75 μL 超纯水(ddH₂O), 共 25 μL。PCR 扩增条件为: 98 °C 2 min 预变性, 然后进行(98 °C 15 s, 55 °C 30 s, 72 °C 30 s) 25 个循环, 最后 72 °C 延伸 5 min。通过 2% 琼脂糖凝胶电泳对 PCR 扩增产物进行检测, 产物送上海派森诺公司进行上机测序。

1.5 数据分析

使用 QIIME18.0 对下机原始序列进行处理^[26], 进行丰度指数(Chao1 指数和 ACE 指数)和多样性

指数(Shannon 指数和 Simpson 指数)分析。采用单因素方差分析(one way ANOVA, Lsd *t*-test)来检验不同处理间的差异显著性, 土壤理化性质与土壤真菌群落间多样性的相关性采用皮尔逊相关系数(Pearson correlation coefficient)进行评价。土壤环境因子对真菌群落的影响评价采用冗余分析(RDA)。使用 R 软件绘制 Venn 图, 并对丰度前 50 位的属进行聚类分析并绘制热图。

2 结果与分析

2.1 不同人工林土壤理化性质

LGd 土壤的全碳、全氮、速效氮的含量分别为 52.24 g/kg、3.89 g/kg 和 32.05 mg/kg, 都显著高于 PKd ($P < 0.01$), 然而, LGd 和 PKd 土壤 pH 值和 C/N 无显著差异; LGe 土壤全碳、全氮、速效氮的含量分别为 43.79 g/kg、3.85 g/kg 和 323.35 mg/kg, 与 PKe 相比, 无显著差异($P < 0.05$)(表 2), 由此可见, 与红松人工林相比, 落叶松人工林有助于提高土壤全碳、全氮和速效氮的含量。

表2 不同人工林土壤理化性质

Tab. 2 Chemical properties of soils in different plantation forests

林分类型 Stand type	pH	全碳 Total carbon (TC)/(g·kg ⁻¹)	全氮 Total N (TN)/(g·kg ⁻¹)	速效氮 Available N (AN)/(mg·kg ⁻¹)	碳氮比 C/N ratio
LGe	5.40 ± 0.04aA	43.79 ± 2.21aA	3.85 ± 0.17aA	33.35 ± 3.21aA	11.36 ± 0.11aA
PKe	5.48 ± 0.02aA	41.70 ± 0.58aA	3.58 ± 0.04aA	28.04 ± 1.08aA	11.65 ± 0.27aA
LGd	5.57 ± 0.24aA	52.24 ± 3.36aA	3.89 ± 0.27aA	32.05 ± 3.61aA	13.43 ± 0.19aA
PKd	5.54 ± 0.11aA	20.08 ± 4.01bB	1.53 ± 3.21bB	12.96 ± 2.56bB	13.24 ± 1.88aA

注: 同一列数据不同大写($P < 0.01$)和小写($P < 0.05$)字母表示差异显著, 下同。Notes: different uppercase ($P < 0.01$) and lowercase ($P < 0.05$) letters in the same column indicate significant differences. Same as below.

2.2 土壤真菌多样性分析

本研究土壤样品原始测序所获序列为 667 236, 通过优化过滤去除低质量序列后得到的有效序列总数为 623 927, 不同类型土壤样品序列经拆分、去冗余后在 97% 相似度下进行 OTU 聚类, 在门分类水平 LGe 和 PKe 分别有 455 和 526 个 OTU, LGd 和 PKd 分别有 456 和 514 个 OTU。如图 1 所示, 随着测得序列数量的增加, 稀疏曲线而逐渐趋于平坦, 表明测试数据信息量较大且合理, 能够反映土壤样本真菌群落组成。

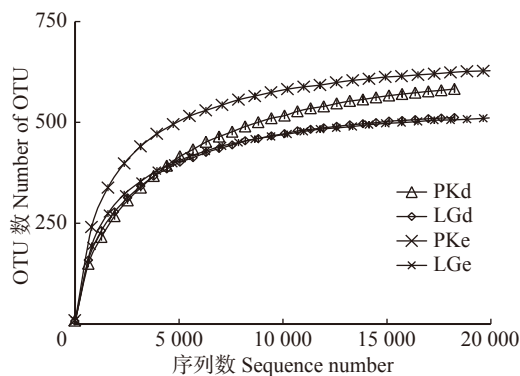


图 1 不同人工林土壤真菌群落稀数曲线

Fig. 1 Rarefaction curves of fungal under different plantation forests

从 Venn 图(图 2)可以看出, LGd 和 PKd 的 OTU 总数为 1 042 和 967, PKe 和 LGe 的 OTU 总数为 1 199 和 946, 各样地 OTU 总数差别较大。PKe 和 LGe 共有 OTU 为 381, PKd 和 LGd 为 312, 共有 OTU 数目表示各样地彼此之间的相似性, 结果可以看出 PKe 和 LGe 林型具有相同的 OTU 数目更多, 其相似性更大。

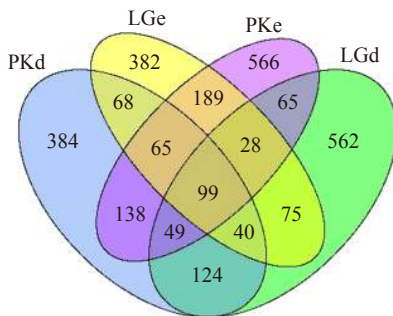


图 2 OTU 维恩图

Fig. 2 OTU Venn diagram

ACE 和 Chao1 指数是生态学中估计生物物种总数和菌群丰富度的常用指数, 用来估算群落中 OTU 数目, Shannon 和 Simpson 指数来估算供试土壤样品中微生物的 alpha 多样性, PKe 的 ACE 指数(650.67)、Chao1 指数(649.10)、Shannon 指数(7.05)、Simpson 指数(0.973)都高于 LGe, 无显著差异; PKd 的 ACE 指数(621.30)、Chao1 指数(611.29)、Shannon

指数(6.09)、Simpson 指数(0.950)都高于 LGd(图 3), 无显著差异。说明在不同区域内, 与落叶松相比, 红松人工林土壤真菌群落的信息量大且复杂程度较高, 真菌总数、菌群丰度和均匀度都较高。

2.3 不同人工林土壤真菌群落结构特征

在门水平上, LGe、PKe、LGd 和 PKd 共获得 9 个类群, 优势菌群(平均相对丰度 > 1%)有 4 个(图 4), 分别为担子菌门(Basidiomycota)、子囊菌门(Ascomycota)、接合菌门(Zygomycota)和隐真菌门(Rozellomycota)(1.60%、0.85%、1.30%、0.59%)。LGe 土壤中的担子菌门、子囊菌门、接合菌门和隐真菌门的相对丰度分别为 63.51%、25.16%、2.21% 和 1.60%, 与 PKd 相比无显著差异($P < 0.05$)。LGd 土壤中的担子菌门、子囊菌门、接合菌门和隐真菌门的相对丰度为 50.91%、41.52%、2.82% 和 1.30%, 与 PKd 相比无显著差异($P < 0.05$)(图 4)。在属水平上, 平均相对丰度 > 1% 且能被识别的真菌类群共有 14 个(图 5)。其中, 有 9 个类群属于担子菌门, 分别是乳牛肝菌属(*Suillus*)(7.16%、0.49%、23.75%、3.35%), 蜡壳菌属(*Sebacina*)(2.35%、21.28%、1.88%、8.95%), *Geminibasidium*(0.00%、7.26%、0.02%、11.06%), 革菌属(*Tomentella*)(11.87%、0.52%、0.27%、3.30%), *Piloderma*(6.94%、0.04%、6.43%、0.02%), 隐球菌属(*Cryptococcus*)(1.48%、3.41%、0.91%、5.73%), 丛枝菌属(*Ramaria*)(8.11%、0.01%、0.00%、0.00%), 丝盖伞属(*Inocybe*)(5.62%、0.26%、0.01%、0.07%), *Trechispora*(2.66%、0.06%、2.86%、0.02%)。有 4 个类群属于子囊菌门, 分别是 *Simplicillium*(0.91%、1.13%、10.28%、0.07%), 树粉孢属(*Oidiodendron*)(4.62%、0.33%、0.65%、3.59%), 腐质霉属(*Humicola*)(0.84%、0.59%、3.26%、1.12%), 青霉属(*Penicillium*)(0.16%、0.42%、0.69%、3.61%)。LGe 和 PKe 中蜡壳菌属、*Geminibasidium*、革菌属和丝盖伞属达到极显著差异; LGd 和 PKd 中青霉属、树粉孢属、*Geminibasidium* 和 *Cryptococcus* 达到极显著差异。

在属水平上对 LGe、PKe、LGd、PKd 土壤样品所含的菌属进行聚类, 对聚类后的各样品中不同 OTU 所含序列丰度进行 Heatmap 绘制(图 6), 能够反映不同区域不同植被类型土壤真菌群落结构在属水平上的差异性。根据土壤 ITSrDNA 真菌群落结构变化规律, 可以看出落叶松和红松人工林土壤真菌群落组成和相对丰度存在差异, 且 PKe 和 LGe 间的差异较 LGd 和 PKd 的差异较小。

2.4 土壤环境因子对优势真菌类群的影响

冗余分析结果显示门水平和属水平第 1 轴和第

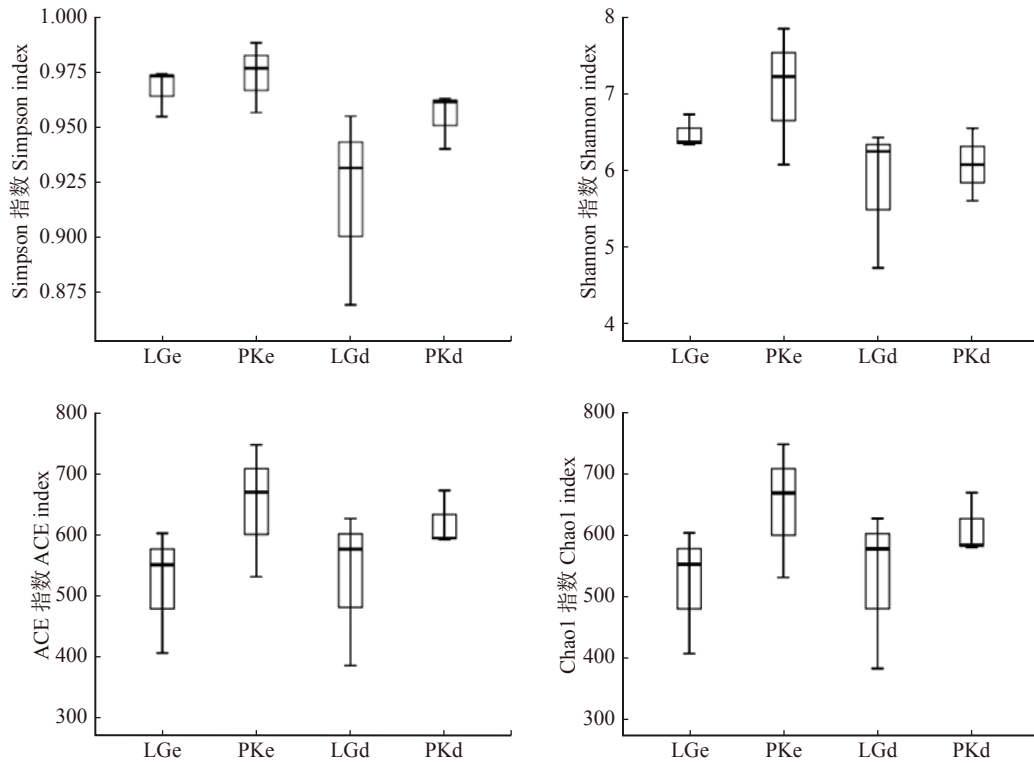


图3 不同人工林土壤真菌多样性指数

Fig. 3 Soil fungal diversity indexes of different plantation forests

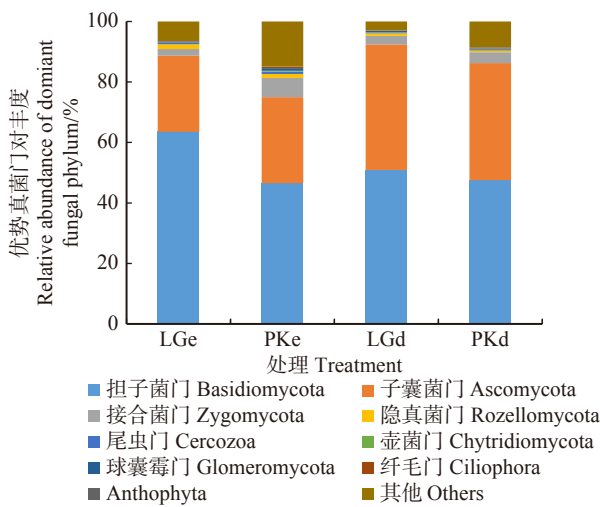


图4 不同人工林土壤真菌门水平相对丰度

Fig. 4 Relative abundance of soil fungal at the phylum under different plantation forests

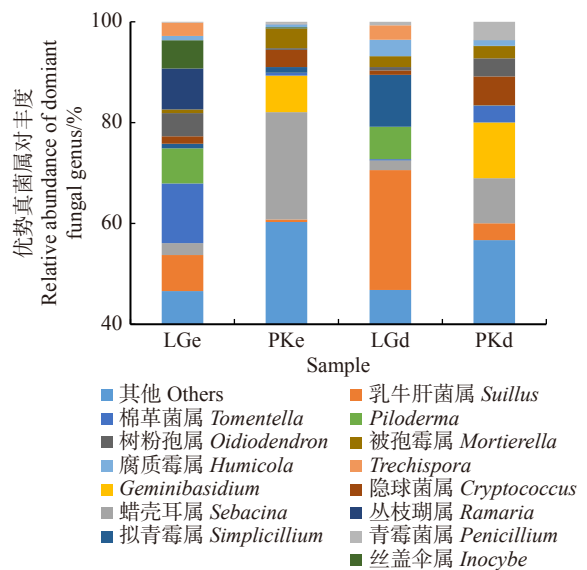


图5 不同人工林土壤真菌属水平相对丰度

Fig. 5 Relative abundance of soil fungi at the genus under different plantation forests

2 轴累积解释变异量分别达 99.9% 和 92.4%(图 7), 表明土壤环境因子对真菌群落结构有很大的影响。在门水平上(图 7A), RDA1 的解释率为 75.3%, 且土壤 pH($r = -0.965, P < 0.01$)和 C/N($r = -0.855, P < 0.05$)与 RDA1 的相关性较大。在属水平上(图 7B), RDA1 解释率为 65.1%, 土壤全碳($r = 0.623, P < 0.05$)和速效氮($r = 0.542, P < 0.05$)与 RDA1 的相关性较大, RDA2 解释率为 27.3%, 土壤 pH($r = -0.8466$)和土壤 C/N($r = -0.612$)与 RDA2 的相关性较大。

子囊菌门与土壤 pH、C/N 呈正相关, 相关系数为 0.960 ($P < 0.05$)和 0.996($P < 0.01$), 与 AN 呈负相关, 相关系数为-0.977($P < 0.05$)(表 3)。

3 讨论

森林生态系统中的不同林型包括有植被类型组成的不同以及土壤类型的不同等, 不同的森林类型

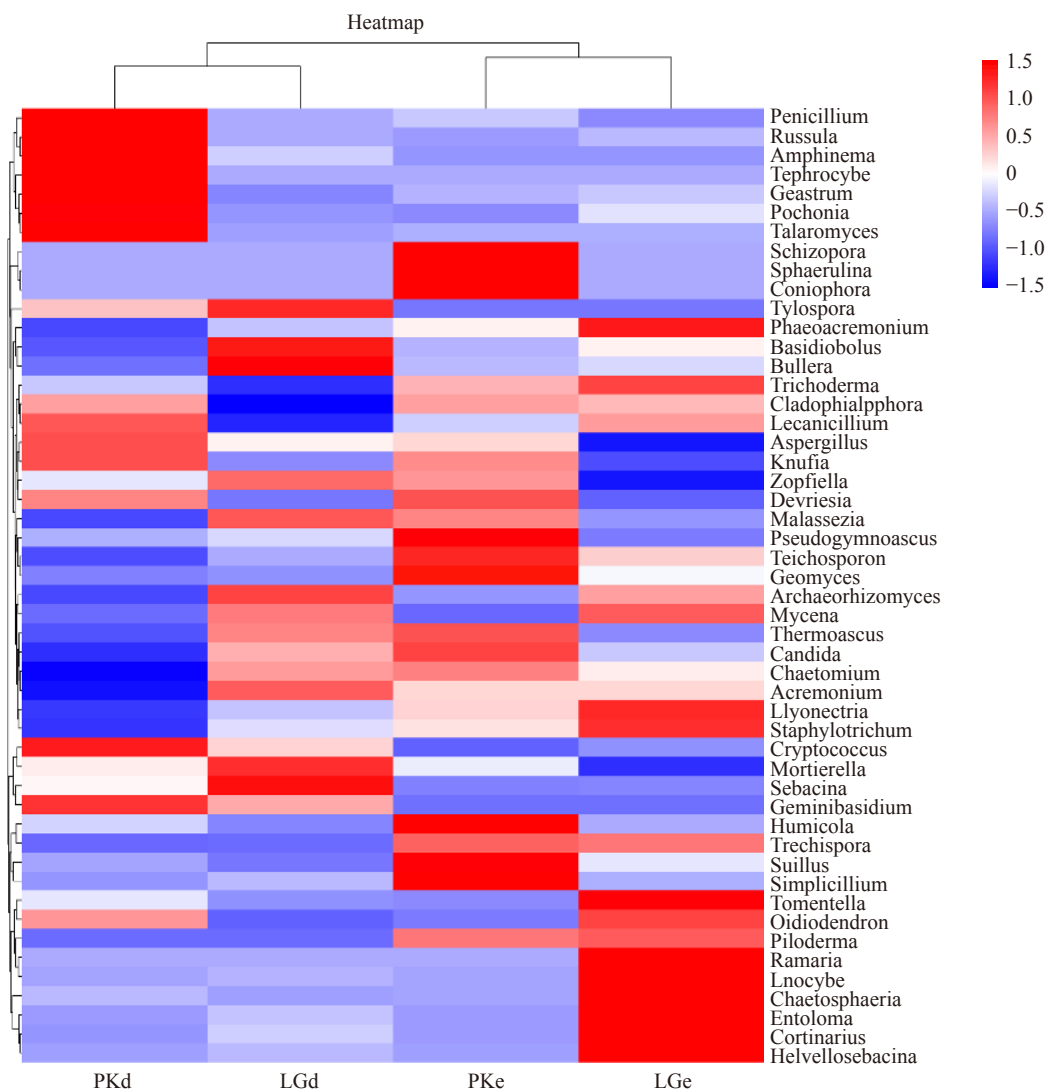


图 6 基于 ITS 序列构建的热图

Fig. 6 Heatmap tree based on the ITS sequences

和管理方式都会对土壤微生物群落的结构和功能产生影响,因为不同林型的土壤环境因子^[27]、土壤养分^[28]存在差异,这些都会影响森林生态系统中土壤微生物^[29-30],导致土壤微生物的群落结构发生变化^[31]。凋落物中养分的归还及生物固氮是土壤中有有机质、碳、和氮的主要来源^[32],落叶松和红松虽都为针叶林,凋落物中都含有难分解的物质,如单宁、木质素、树脂和蜡质等,但是落叶松属寒温性落叶针叶林,凋落物量较大,相反,红松为温性常绿针叶林,凋落物量较少,因此落叶松土壤表面密集凋落物有助于土壤养分的积累^[33],而红松林土壤养分比较贫瘠(表 2)。本研究中保护区 LGe 和 PKe 土壤养分含量无显著差异,可能是由于保护区内无人干扰,林下植被多样性较高,林下植被凋落物通常具有较低的碳氮比和木质素含量,易于分解^[34],分解速率较快,且能促进红松针叶凋落物的分解^[35-36],从而有助于 PKd 土壤养分的增加。

土壤真菌参与有机质的分解,在生物地球化学循环中具有重要的功能,真菌群落受到植被类型的影响很大^[37],目前,关于土壤真菌群落对植被类型的响应尚无一致性的结论。本研究韦恩图和 Heatmap 表明落叶松和红松人工林土壤真菌群落组成和相对丰度存在差异,PKe 和 LGe 间的差异较 LGd 和 PKd 的差异较小,且 LGe 和 PKe 具有相同的 OTU 数目比 LGd 和 PKd 较多,其相似性较大(图 2),说明不同局域不同植被类型土壤真菌组成和相对丰度存在较大差异,但就同一区域下不同植被类型土壤真菌群落结构相类似度要高于不同局域同一植被类型(图 6),与 Green 等^[38]研究结果基本一致,微生物群落呈现出高度的局域生物多样性。本研究中的 9 个真菌类群中担子菌门和子囊菌门占有绝对优势(图 4),有研究表明担子菌和子囊菌喜通气较好的土壤条件^[39],均是陆生的高等菌物,是土壤中主要的真菌分解者^[40],担子菌主要降解木质素,受植被类型的影响程度较

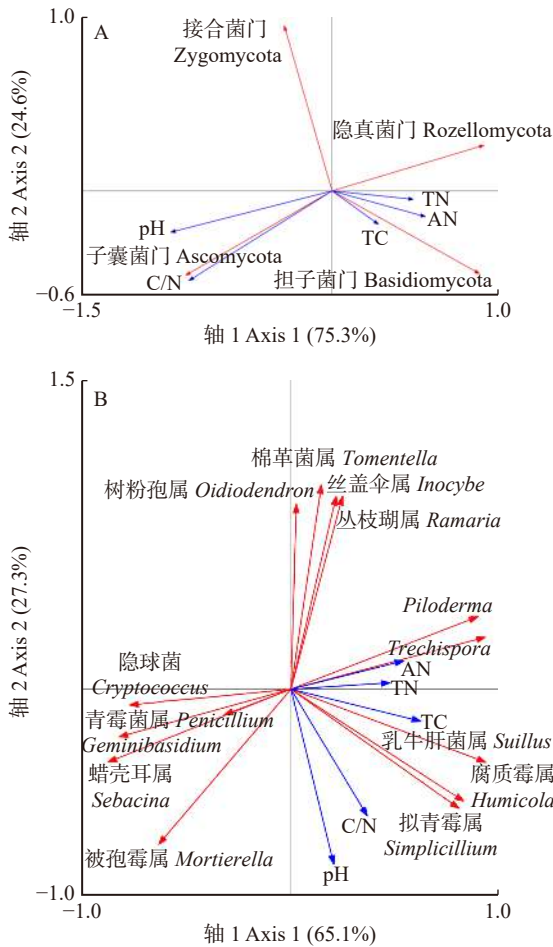


图7 土壤环境因子对优势真菌门(A)和属(B)类群的影响
Fig. 7 Effects of soil environmental factors on dominant phylum (A) and genus (B) groups

大^[41-42], 在本研究中担子菌能够更好适应落叶松土壤环境, 所占比例较高。子囊菌门作为土壤中的关键分解群落^[43], 能够降解木质素和角质素等难分解的物质, 在养分循环中扮演着关键作用^[44-45]。有研究表明子囊菌门的相对丰度与土壤氮含量呈显著正相关关系^[46], 而本研究研究结果表明土壤 pH 和 C/N 是影响子囊菌门的关键因子(表 3, 图 7A)。土壤 pH 与土壤类型、植被类型和管理措施等有关^[47], 土壤 pH 对腐生性真菌影响最大^[48], 其中, pH 在 5~6 之间子囊菌门群落相对丰度与土壤 pH 呈显著正相关(表 3)。本研究中, 丝盖伞属在 LGe 中属于优势菌, 是较为重要菌根真菌, 能够促进落叶松生长, 提高其与真菌间的养分循环。被孢霉属分解纤维素能力很强, 是一种可培养分解纤维素真菌, 根际土壤中被孢霉属的相对丰度可用来推测落叶松林根际抵抗根腐病的能力的强弱^[49]。

土壤养分碳、氮含量的高低与微生物活性有着紧密的联系^[50-53]。以土壤优势真菌类群为原始变量的冗余分析结果表明, 土壤 pH 和 C/N 是影响针叶人工林土壤真菌群落的主控因子(图 7), 适宜的 C/N 能促进真菌的生长, 有研究表明, 真菌比细菌对有机底物的利用率更高, 因此, 真菌在养分有效性低、偏酸性、C/N 较高的土壤中生长比较旺盛^[54], 本研究发现在高 pH 值、高 C/N、低 AN 的落叶松和红松人工林土壤中子囊菌门的相对丰度较高。

表 3 土壤环境因子与优势真菌类群的相关性分析

Tab. 3 Correlation analysis between soil environment factors and fungal phylum groups

真菌门类群 Fungal phylum group	pH	全碳 TC	全氮 TN	速效氮 AN	碳氮比 C/N ratio
担子菌门Basidiomycota	-0.737	0.343	0.458	0.463	-0.511
子囊菌门Ascomycota	0.960*	-0.143	-0.395	-0.977*	0.996**
接合菌门Zygomycota	0.069	-0.120	-0.054	0.245	-0.252
隐真菌门Rozellomycota	-0.902	0.509	0.714	0.816	-0.936

注: *表示在 $P < 0.05$ 水平上显著相关; **表示在 $P < 0.01$ 水平上显著相关。Notes: * means significant correlation at $P < 0.05$ level; ** means significant correlation at $P < 0.01$ level.

4 结 论

辽东山区典型针叶人工林土壤真菌群落中, 担子菌门、子囊菌门、接合菌门和隐真菌门为主要优势类群, 土壤 pH、TC、AN 和 C/N 是影响本区针叶人工林土壤真菌群落结构差异的主控因子。就落叶松和红松而言, 落叶松人工林更有助于提高土壤全碳、全氮和速效氮的含量。土壤真菌群落结构、多样性指数在不同林分类型间存在一定差异, LGe 和 PKe 间的差异较 LGd 和 PKd 间的差异小, 表现趋同性。

参 考 文 献

[1] Zhou J, Xue K, Xie J, et al. Microbial mediation of carbon-cycle feedbacks to climate warming[J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2(2): 106-110.

[2] Augé R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Mycorrhiza*, 2001, 11(1): 3-42.

[3] Felske A, Wolterink A, Van Lis R, et al. Response of a soil bacterial community to grassland succession as monitored by 16S rRNA levels of the predominant ribotypes[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(9): 3998-4003.

[4] Kuramae E E, Gamper H A, Yergeau E, et al. Microbial secondary succession in a chronosequence of chalk grasslands[J].

- The ISME Journal*, 2010, 4(5): 711–715.
- [5] 魏玉莲, 戴玉成. 木材腐朽菌在森林生态系统中的功能 [J]. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1935–1938.
Wei Y L, Dai Y C. The ecological function of wood-inhabiting fungi in forest ecosystem [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(10): 1935–1938.
- [6] 戴玉成. 中国东北地区木材腐朽菌的多样性 [J]. *菌物学报*, 2010, 29(6): 801–818.
Dai Y C. Species diversity of wood-decaying fungi in Northeast China [J]. *Mycosystema*, 2010, 29(6): 801–818.
- [7] Timonen S, Finlay R D, Olsson S, et al. Dynamics of phosphorus translocation in intact ectomycorrhizal systems: non-destructive monitoring using a β -scanner [J]. *Fems Microbiology Ecology*, 1996, 19(3): 171–180.
- [8] Gimenez C, Cabrera R, Reina M, et al. Fungal endophytes and their role in plant protection [J]. *Current Organic Chemistry*, 2007, 11(8): 707–720.
- [9] Ownley B H, Gwinn K D, Vega F E. Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution [J]. *Biocontrol*, 2010, 55(1): 113–128.
- [10] 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 and Soil*, 2000, 218(1–2): 137–144.
- [11] Allison S D, Hanson C A, Treseder K K. Nitrogen fertilization reduces diversity and alters community structure of active fungi in boreal ecosystems [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(8): 1878–1887.
- [12] 何玉梅, 张仁陟, 张丽华, 等. 不同耕作措施对土壤真菌群落结构与生态特征的影响 [J]. *生态学报*, 2007, 27(1): 113–119.
He Y M, Zhang R Z, Zhang L H, et al. Effects of different tillage practices on fungi community structure and ecologic characteristics in loess soils [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(1): 113–119.
- [13] Harris J. Soil microbial communities and restoration ecology: facilitators or followers [J]. *Science*, 2009, 325: 573–574.
- [14] Fierer N, Jackson J A, Vilgalys R, et al. Assessment of soil microbial community structure by use of taxon-specific quantitative PCR assays [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(7): 4117–4120.
- [15] Girvan M S, Bullimore J, Pretty J N, et al. Soil type is the primary determinant of the composition of the total and active bacterial communities in arable soils [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(3): 1800–1809.
- [16] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, et al. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 159–171.
- [17] 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.
- [18] 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.
Li J Q, Zhao J J, Wang J, et al. Response of soil fungi community to different garden plants [J]. *Journal of Nanchang University (Natural Science)*, 2015, 39(5): 492–497.
- [19] Yan D F, Mills J G, Gellie N J C, et al. High-throughput eDNA monitoring of fungi to track functional recovery in ecological restoration [J]. *Biological Conservation*, 2018, 217: 113–120.
- [20] 陈晓, 刘勇, 李国雷, 等. 土壤真菌研究方法及其人为干扰对森林土壤真菌群落影响研究进展 [J]. *世界林业研究*, 2011, 24(5): 7–12.
Chen X, Liu Y, Li G L, et al. Progress on research method of soil fungi and human disturbances to forest soil fungi [J]. *World Forestry Research*, 2011, 24(5): 7–12.
- [21] 范阿南, 刘峰. 辽东山区次生林土壤微生物生物量对微生物呼吸影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2014, 42(3): 99–102.
Fan A N, Liu F. Seasonal variations of soil microbial biomass and its influence on soil microbial respiration in secondary forest communities in montane region of eastern Liaoning Province [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2014, 42(3): 99–102.
- [22] 肖建强, 张维维, 于立忠, 等. 辽东山区次生林林窗大小对土壤微生物量碳、氮、磷的影响 [J]. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3043–3048.
Xiao J Q, Zhang W W, Yu L Z, et al. Effects of gap size on soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in a secondary forest in a montane region of eastern Liaoning Province, China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(11): 3043–3048.
- [23] 邓娇娇, 周永斌, 殷有, 等. 辽东山区典型人工针叶林土壤细菌群落多样性特征 [J]. *生态学报*, 2019, 39(3): 997–1008.
Deng J J, Zhou Y B, Yin Y, et al. Soil bacterial community structure characteristics in coniferous forests of montane regions of eastern Liaoning Province, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(3): 997–1008.
- [24] Gardes M, Bruns T D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts [J]. *Molecular Ecology*, 1993, 2(2): 113–118.
- [25] White T J, Bruns T, Lee S, et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics [J]. *PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications*, 1990, 18(1): 315–322.
- [26] 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.
- [27] 张于光, 张小全, 刘学端, 等. 不同林型土壤微生物有机碳降解基因的多样性 [J]. *生态学报*, 2007, 27(4): 1412–1419.
Zhang Y G, Zhang X Q, Liu X D, et al. The soil microbial gene diversity for soil organic carbon degradation in different forest types [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(4): 1412–1419.
- [28] 李金博, 朱道光, 崔福星, 等. 寒温带落叶松林不同林型土壤有机碳含量及相关性分析 [J]. *国土与自然资源研究*, 2015(5): 72–75.
Li J B, Zhu D G, Cui F X, et al. Analysis on the relationship between soil organic carbon content and soil organic carbon in different leaves of larch in Alpine Region [J]. *Territory and Natural Resources Study*, 2015(5): 72–75.
- [29] 向泽宇, 张莉, 张全发, 等. 青海不同林分类型土壤养分与微生物功能多样性 [J]. *林业科学*, 2014, 50(4): 22–31.
Xiang Z Y, Zhang L, Zhang Q F, et al. Soil nutrients and microbial functional diversity of different stand types in Qinghai Province [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, 50(4): 22–31.
- [30] 黄志宏, 田大伦, 梁瑞友, 等. 南岭不同林型土壤微生物数量特

- 征分析[J]. 中南林业科技大学学报, 2007, 27(3): 1-4.
- Huang Z H, Tian D L, Liang R Y, et al. Quantitative characteristics of soil micro-organisms of different stands in Nanling Mountains, South China[J]. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2007, 27(3): 1-4.
- [31] 杨君珑, 付晓莉, 马泽清, 等. 中亚热带5种类型森林土壤微生物群落特征[J]. 环境科学研究, 2015, 28(5): 720-727.
- Yang J L, Fu X L, Ma Z Q, et al. Characteristics of soil microbial community in five forest types in mid-subtropical China[J]. Research of Environmental Sciences, 2015, 28(5): 720-727.
- [32] 熊汉锋, 王运华. 梁子湖湿地土壤养分的空间异质性[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(5): 584-589.
- Xiong H F, Wang Y H. Spatial variability of soil nutrients in wetland of Liangzi Lake[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2005, 11(5): 584-589.
- [33] 杨秀清, 韩有志. 关帝山森林土壤有机碳和氮素的空间变异特征[J]. 林业科学研究, 2011, 24(2): 223-229.
- Yang X Q, Han Y Z. Spatial variations of soil organic carbon and nitrogen of forest land in Guandi Mountain[J]. Forest Research, 2011, 24(2): 223-229.
- [34] 朱喜, 何志斌, 杜军, 等. 林下植被组成和功能研究进展[J]. 世界林业研究, 2014, 27(5): 24-30.
- Zhu X, He Z B, Du J, et al. Function and composition of understory vegetation: recent advances and trends[J]. World Forestry Research, 2014, 27(5): 24-30.
- [35] Lin G G, Mao R, Zhao L, et al. Litter decomposition of a pine plantation is affected by species evenness and soil nitrogen availability[J]. Plant and Soil, 2013, 373(1-2): 649-657.
- [36] Qiao Y, Miao S, Silva L C R, et al. Understory species regulate litter decomposition and accumulation of C and N in forest soils: a long-term dual-isotope experiment[J]. Forest Ecology and Management, 2014, 329: 318-327.
- [37] Raich J W, Clark D A, Schwendenmann L, et al. Aboveground tree growth varies with belowground carbon allocation in a tropical rainforest environment[J/OL]. PloS One, 2014, 9(6): e100275[2018-01-06]. <http://www.doc88.com/p-7874450525512.html>.
- [38] Green J L, Holmes A J, Westoby M, et al. Spatial scaling of microbial eukaryote diversity[J]. Nature, 2004, 432: 747-750.
- [39] 隋心, 张崇涛, 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.
- Sui X, Zhang R T, Xu N, et al. Fungal community structure of different degeneration *deyuxia angustifolia* wetlands in Sanjiang Plain[J]. Environment Science, 2016, 37(9): 3598-3605.
- [40] 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.
- [41] Bardgett R D, Mcalister E. The measurement of soil fungal: bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands[J]. Biology and Fertility of Soils, 1999, 29(3): 282-290.
- [42] Bossuyt H, Deneff K, Six J, et al. Influence of microbial populations and residue quality on aggregate stability[J]. Applied Soil Ecology, 2001, 16(3): 195-208.
- [43] Ma A, Zhuang X, Wu J, et al. Ascomycota members dominate fungal communities during straw residue decomposition in arable soil[J/OL]. Plos One, 2013, 8(6): e66146 [2018-01-11]. <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0066146>.
- [44] Christina B, Kathrin F, Stephan N, 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.
- [45] 陈雅昕, 邓娇娇, 周永斌, 等. 蒙古栎天然次生林土壤微生物群落特征及其与土壤理化特性的关系[J]. 沈阳农业大学学报, 2018, 49(4): 409-416.
- Chen Y X, Deng J J, Zhou Y B, et al. Characteristics of soil microbial community and its relationship with soil physical and chemical properties in natural secondary forests of *Quercus mongolica*[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2018, 49(4): 409-416.
- [46] Paungfoolhienne C, Yun K Y, Kasinadhuni N R P, et al. Nitrogen fertilizer dose alters fungal communities in sugarcane soil and rhizosphere[J/OL]. Scientific Reports, 2015, 5: 8678 [2018-01-13]. <http://www.nature.com/doi/10.1038/srep08678>.
- [47] Lauber C L, Strickland M S, Bradford M A, et al. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(9): 2407-2415.
- [48] Kivlin S N, Hawkes C V. Tree species, spatial heterogeneity, and seasonality drive soil fungal abundance, richness, and composition in Neotropical rainforests[J]. Environmental Microbiology, 2016, 18(12): 4662-4673.
- [49] 吴照祥, 郝志鹏, 陈永亮, 等. 三七根腐病株根际土壤真菌群落组成与碳源利用特征研究[J]. 菌物学报, 2015, 34(1): 65-74.
- Wu Z X, Hao Z P, Chen Y L, et al. Characterization of fungal community composition and carbon source utilization in the rhizosphere soil of *Panax notoginseng* suffering from root-rot-disease[J]. Mycosystema, 2015, 34(1): 65-74.
- [50] 韩世忠, 高人, 李爱萍, 等. 中亚热带地区两种森林植被类型土壤微生物群落结构[J]. 应用生态学报, 2015, 26(7): 2151-2158.
- Han S Z, Gao R, Li A P, et al. Soil microbial community structure of two types of forests in the mid-subtropics of China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(7): 2151-2158.
- [51] Carney K M, Matson P A. Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: does altering the world belowground matter to ecosystem functioning[J]. Ecosystems, 2005, 8(8): 928-940.
- [52] Donnison L M, Griffith G S, Bardgett R D. Determinants of fungal growth and activity in botanically diverse haymeadows: effects of litter type and fertilizer additions[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(2): 289-294.
- [53] 刘洋, 黄懿梅, 曾全超. 黄土高原不同植被类型下土壤细菌群落特征研究[J]. 环境科学, 2016, 37(10): 3931-3938.
- Liu Y, Huang Y M, Zeng Q C. Soil bacterial communities under different vegetation types in the Loess Plateau[J]. Environment Science, 2016, 37(10): 3931-3938.
- [54] Sakamoto K, Oba Y. Effect of fungal to bacterial biomass ratio on the relationship between CO₂ evolution and total soil microbial biomass[J]. Biology and Fertility of Soils, 1994, 17(1): 39-44.

(责任编辑 范娟
责任编辑 戴玉成)