

南岭典型植被土壤真菌群落结构与影响因素

李挺^{1,2,4}, 周平^{3,4}, 李泰辉^{2,4}, 旺姆^{1,5*}, 邓旺秋^{2,4*}

1 西藏大学理学院, 西藏 拉萨 850011

2 广东省科学院微生物研究所 华南应用微生物国家重点实验室 广东省菌种保藏与应用重点实验室, 广东 广州 510070

3 广东省科学院广州地理研究所, 广东 广州 510070

4 广东南岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 广东 韶关 512442

5 西藏农牧学院, 西藏 林芝 860000

摘要: 南岭是世界生物多样性关键地区之一。土壤真菌多样性是生态系统的重要构成与系统健康稳定的重要指标。本研究采集南岭典型植被类型土壤样本, 基于 Illumina Novaseq 测序平台分析土壤真菌群落结构, 结合土壤理化性质和环境因子探讨不同植被类型下真菌群落组成的差异性和影响因素。结果显示, 相对丰度最高的真菌门为担子菌门 Basidiomycota, 相对丰度从高海拔到低海拔变化介于 28.54%–59.93%, 在沟谷常绿阔叶林中比例较高, 呈现出随着海拔的升高逐渐降低的变化格局; 子囊菌门 Ascomycota 次之, 相对丰度为 19.52%–56.98%, 随着海拔的上升呈现出先降低后升高的变化趋势; 被孢霉门 Mortierellomycota, 相对丰度为 1.03%–25.72%, 随着海拔的上升, 表现出先升后降又升的 N 型变化模式。不同真菌目在各植被类型土壤中的丰度不同, 红菇目 Russulales 在沟谷常绿阔叶林和山地常绿阔叶林土壤中较为丰富; 蘑菇目 Agaricales 在针阔混交林和高山草地土壤中较为丰富; 被孢霉目 Mortierellales 在低海拔的山地常绿阔叶林和高海拔的山顶矮林土壤中较为丰富。土壤 pH、全钾、有效钾、有机物、全氮、铵态氮和全磷为影响南岭土壤真菌群落结构的主要因素。

关键词: 南岭; 土壤真菌; 多样性; 植被类型; 海拔; 相对丰度

[引用本文]

李挺, 周平, 李泰辉, 旺姆, 邓旺秋, 2023. 南岭典型植被土壤真菌群落结构与影响因素. 菌物学报, 42(2): 456-467

Li T, Zhou P, Li TH, Wang M, Deng WQ, 2023. Community structures and influencing factors of soil fungi associated with typical vegetations in Nanling Mountains. Mycosystema, 42(2): 456-467

资助项目: 广东省科技计划项目(2018B030324001); 广东省林业局项目(LC-2021124); 中央支持地方高校改革发展专项资金项目(KY2022ZY-02)

This work was supported by the Science and Technology Planning Project of Guangdong Province (2018B030324001), the Project of Forestry Administration of Guangdong Province (LC-2021124), and the Special Fund Project of Central Government for Supporting the Development of Local Colleges and Universities (KY2022ZY-02).

*Corresponding authors. E-mail: wangmutb@163.com; dengwq@gdim.cn

ORCID: LI Ting (0000-0002-0081-1546), WANG Mu (0000-0002-3374-2372), DENG Wangqiu (0000-0001-8790-2549)

Received: 2022-05-31; Accepted: 2022-06-29

Community structures and influencing factors of soil fungi associated with typical vegetations in Nanling Mountains

LI Ting^{1,2,4}, ZHOU Ping^{3,4}, LI Taihui^{2,4}, WANG Mu^{1,5*}, DENG Wangqiu^{2,4*}

1 College of Science, Tibet University, Lhasa 850011, Tibet, China

2 Institute of Microbiology, Guangdong Academy of Sciences, State Key Laboratory of Applied Microbiology Southern China, Guangdong Provincial Key Laboratory of Microbial Culture Collection and Application, Guangzhou 510070, Guangdong, China

3 Guangzhou Institute of Geography, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510070, Guangdong, China

4 Guangdong Nanling Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Shaoguan 512442, Guangdong, China

5 Tibet Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, Tibet, China

Abstract: Nanling Mountains are the key regions for global biodiversity. As one of important indicators, soil fungal diversity plays an important role in health and stability of ecosystem. To reveal the soil fungal diversity, community structures and the main factors affecting the change of soil fungal community in Nanling Mountains, soil samples were collected from different types of typical vegetation in Nanling Mountains, and the community structures of soil fungi were analyzed based on Illumina Novaseq sequencing platform. Combined with soil physicochemical properties and environmental factors, the differences of fungal community compositions under different vegetation types and potential factors affecting the fungal community composition were discussed. The phylum with the highest relative abundance was Basidiomycota; its relative abundances varied from 28.54% to 59.93% along the elevation from high to low. The highest relative abundance of Basidiomycota appeared in the ravine evergreen broad-leaved forest, and the abundance decreased gradually with the increase of elevation. The relative abundance of Ascomycota ranged from 19.52% to 56.98%, manifesting variation tendency of decrease at first and increase in succession with the increase of elevation. The relative abundance of Mortierellomycota ranged from 1.03% to 25.72%, manifesting “N” type fluctuation of increase at first, subsequent decrease, and increase in succession with the increase of elevation. The abundance of fungi at the order level was different in the soil of varied vegetation types. Russulales was abundant in the soil of ravine evergreen broad-leaved forest and montane evergreen broad-leaved forest. Agaricales was abundant in the soil of mixed coniferous broad-leaved forest and montane meadow. Mortierellales was abundant in the soil of montane evergreen broad-leaved forest and montane elfin forest. Pondus hydrogenii (pH), total kalium (TK), available kalium (AK), organic matter (OM), total nitrogen (TN), ammonium nitrogen (AN) and total phosphorus (TP) were the main environmental factors affecting the soil fungal community in Nanling Mountains.

Keywords: Nanling Mountains; soil fungi; diversity; vegetation type; elevation; relative abundance

在生态系统中, 土壤微生物群落具有时空(进化和地理分布)依赖性, 环境变化引起土壤微生物群落的变化, 而土壤微生物物种和功能的多

样性又极大地影响着植物生长和土壤理化性质的变化(Schlöter *et al.* 2018; Saleem *et al.* 2019)。作为土壤微生物中的重要组成, 真菌比细菌更加

敏感,更容易受到森林演替变化的影响,在植物与微生物的联系,包括碳、氮循环中发挥了重要的作用(梁宇等 2002)。土壤真菌参与和调控生态系统中的物质循环和能量流动(Romanowicz *et al.* 2016)。土壤真菌不仅能降解或转化复杂有机物,形成简单的化合物,而且参与土壤的腐殖化过程,对土壤的性质和结构的改变起着十分关键的作用。土壤真菌多样性及群落结构是评价所在生态系统是否健康稳定的重要指标之一(王芳和图力古尔 2014)。

土壤真菌多样性及其群落结构的关键驱动因子通常与地理尺度相关。在全球尺度上,气候和土壤因子是评估真菌多样性和群落结构的最佳参数,但真菌群落结构组成与其相关的气候、土壤和植被类型的变化规律具有很大的差异(Tedersoo *et al.* 2014; 李香真等 2016)。在研究我国长白山、黄山不同海拔土壤真菌多样性时发现,土壤 pH 是驱动土壤真菌多样性变异的关键因子(Shen *et al.* 2013; 满百膺等 2021)。对我国东北黑土土壤真菌的地理分布研究,发现真菌群落结构的变化受到土壤有机碳的驱动(Liu *et al.* 2021)。我国喀斯特地貌不同森林类型土壤真菌多样性和分布受到土壤的交换性钙离子、镁离子、全钾和温度为主导因子的影响(陈惠君等 2021)。我国五台山亚高山退化草甸中的土壤含水量、全氮、植物丰富度和铵态氮是真菌群落组成和结构变化的主要驱动因子(罗正明等 2020)。中国南岭拥有世界同纬度面积最大和最典型的亚热带常绿阔叶林,是亚热带和中亚热带的分界线,是具有国际意义的生物多样性区域之一(徐卫等 2022)。然而已有的报道尚未涉及我国以及世界亚热带山地森林生态系统土壤真菌的研究情况,特别是南岭地区的研究。本研究利用高通量测序技术,着力阐释南岭典型植被样地不同森林系统中土壤真菌的组成结构、土壤真菌多样性变化的影响因素和土壤真菌群落的演替规律。

1 材料与方法

1.1 研究区域情况

研究地点是南岭的大东山、下洞及第一峰,位于 112.74°–112.99°E, 24.87°–24.92°N, 属典型的中亚热带温湿气候,年均温 16.7 °C, 最高温 34.4 °C, 最低温–4 °C。年均降水量达 1 705 mm, 年均相对湿度 84%。年日照时数约 1 234 h, 日照率 40%。南岭的土壤母质主要有花岗岩、变质岩和砂岩等。土层较深厚,为山地红壤、山地红黄壤和黄壤。南岭植被海拔差异明显,植被类型有沟谷常绿阔叶林、山地常绿阔叶林、针阔混交林、高山草甸和山顶矮林等(段辉良和曹福祥 2012; 李越等 2016; 黄斌等 2022)。

1.2 样品采集

2019 年 5 月,在南岭大东山、下洞和第一峰进行采样,海拔从 839 m 上升至 1 698 m。以海拔梯度兼顾植被类型变化进行样点设计,共设置 15 个采样点(表 1)。采用五点采样法,每个采样点设置 10 m×10 m 的样方,弃土壤表层凋落物后,采集表层 0–10 cm 深的土样,放入无菌冻存管中,用液氮保存并运回实验室。统计主要植被类型、土壤类型和植被高度(表 1)。运回实验室后,将样本置于无菌薄膜上,剔除细根、石头等杂物后,以 200 目筛网过筛,等分为 2 份,1 份用于分子实验,1 份用于理化参数测定。

1.3 土壤理化性质

使用 S400-K 玻璃电极 pH 计(Mettler-Toldo 公司)测定土壤酸碱度(pH); 土壤有机质(organic matter, OM)含量测定采用油浴加热重铬酸钾氧化容量法; 土壤全氮(total nitrogen, TN)含量测定利用凯氏定氮法; 土壤全磷(total phosphorus, TP)含量测定采用 NaOH 熔融-钼锑抗比色法; 土壤全钾(total kalium, TK)含量测定采用 HF-HClO₄ 消解-原子吸收火焰光度法; 土壤铵态氮(ammonium nitrogen, AN)、有效磷(available phosphorus, AP)和有效钾(available kalium, AK)

表 1 南岭典型植被类型土壤采样点

Table 1 Soil sampling sites of different typical vegetation types in Nanling Mountains

植被类型 Vegetation type	位置 Location	海拔 Elevation (m)	经度 Longitude (°)	纬度 Latitude (°)	土壤类型 Agrotype	植被高度 Vegetation height (m)
REBF	大东山 Dadongshan	843	112.747	24.922	红壤 Red soil	8
REBF	大东山 Dadongshan	839	112.746	24.922	红壤 Red soil	8
REBF	大东山 Dadongshan	842	112.745	24.922	红壤 Red soil	8
MEBF	下洞 Xiadong	920	112.963	24.873	红黄壤 Red yellow soil	10
MEBF	下洞 Xiadong	918	112.964	24.873	红黄壤 Red yellow soil	10
MEBF	下洞 Xiadong	925	112.961	24.873	红黄壤 Red yellow soil	10
MCBF	第一峰 Diyifeng	1 300	112.971	24.915	黄壤 Yellow soil	20
MCBF	第一峰 Diyifeng	1 350	112.969	24.914	黄壤 Yellow soil	20
MCBF	第一峰 Diyifeng	1 388	112.969	24.916	黄壤 Yellow soil	20
MM	第一峰 Diyifeng	1 548	112.976	24.920	草甸土壤 Meadow soil	0.5
MM	第一峰 Diyifeng	1 545	112.976	24.919	草甸土壤 Meadow soil	0.5
MM	第一峰 Diyifeng	1 541	112.975	24.920	草甸土壤 Meadow soil	0.5
MEF	第一峰 Diyifeng	1 698	112.992	24.927	草甸土壤 Meadow soil	4
MEF	第一峰 Diyifeng	1 691	112.992	24.926	草甸土壤 Meadow soil	4
MEF	第一峰 Diyifeng	1 687	112.991	24.927	草甸土壤 Meadow soil	4

REBF 代表沟谷常绿阔叶林; MEBF 代表山地常绿阔叶林; MCBF 代表针阔混交林; MM 代表高山草甸; MEF 代表山顶矮林. 下同

REBF, ravine evergreen broad-leaved forest; MEBF, montane evergreen broad-leaved forest; MCBF, mixed coniferous broad-leaved forest; MM, montane meadow; MEF, montane elfin forest. The same below.

含量测定参照《酸性土壤铵态氮、有效磷、速效钾的测定 联合浸提-比色法》(NY/T 1849—2010)。

1.4 土壤真菌总 DNA 提取及高通量测序

每个土壤样品称取 0.5 g, 用 Mo Bio 公司生产的 PowerSoil DNA isolation kit 提取总 DNA 后, 浓度稀释到 20 ng/μL 作为扩增模板。利用引物 ITS5F (5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAA GG-3')和 ITS1R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGAT GC-3'), 扩增获得真菌内转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS)中的长度约为 250 bp 的 ITS1 区段。PCR 扩增体系: 2× Taq PCR Mix 10 μL, 正向引物和反向引物各 1 μL, DNA 模板 1 μL, 加 ddH₂O 至 25 μL。PCR 扩增程序参考 Li *et al.* (2018)的方法。高通量测序平台为 Illumina HiSeq 2500, 由北京百迈客生物科技有限公司进行测序。

1.5 测序数据生物信息学及统计分析

获得测序文件, 经碱基识别转化为原始测序序列(sequenced reads)。利用 FLASH v1.2.7 软件, 拼接每个样品的 reads, 获得原始 Tags 数据(raw tags), 利用 Trimmomatic v0.33 软件, 过滤 raw tags, 获得高质量的 tags 数据; 利用 UCHIME v4.2 软件, 去除嵌合体序列, 获得有效数据。利用 QIIME (version 1.8.0)软件中 UCLUST 程序对有效数据进行聚类(97%的相似度归为同一个 OTU), 获得 OTUs, 基于 UNITE (<https://unite.ut.ee>, 真菌)分类学数据库对 OTUs 进行分类学注释。计算不同样品的 α 多样性指数和 β 多样性指数, 南岭典型植被类型土壤真菌群落结构采用非度量多维尺度(non-metric multidimensional scaling, NMDS)进行分析。利用 LEfSe (linear discriminant analysis effect size, LEfSe)方法检测南岭不同植被类型土壤真菌群落中具有显著丰度差异的指

示类群(从门到属共 5 个分类学水平) ($P<0.05$), 评估指示类群差异显著物种的影响力(LDA score>4.0)。采用 Pearson 相关系数, 并基于 Bray-Curtis 距离的冗余方法(RDA)分析土壤真菌群落与各个环境因子之间的相关性以及真菌群落组成结构的主导因素。

2 结果与分析

2.1 南岭典型植被土壤理化性质

南岭典型植被土壤为酸性土壤, pH 在 4.04–4.82 之间, 且随着海拔的上升呈下降趋势。土壤中有机质(OM)、全氮(TN)、全磷(TP)、铵态氮(AN)和有效钾(AK)随着海拔的上升呈现出 M 型趋势, 其中在针阔混交林(MCBF)土壤中为最低。在山地常绿阔叶林(MEBF)土壤中, 有效钾的含量明显高于其他植被林型; 沟谷常绿阔叶林(REBF)土壤的有效磷(AP)含量则最高, 随着海拔的上升呈下降趋势(表 2)。

2.2 南岭典型植被类型土壤真菌多样性及群落组成

15 个森林土壤样本通过高通量测序, 再经过滤、拼接、去除嵌合体以及 singleton 处理后, 获得 3 211 392 条高质量序列, 共检测到 1 390 个真菌 OTUs, 涉及 6 门、27 纲、71 目、145 科、346 属。

依据南岭 5 种典型植被类型土壤真菌门水平的平均相对丰度, 前 3 位为担子菌门

Basidiomycota (41.78%)、子囊菌门 Ascomycota (39.99%)和被孢霉门 Mortierellomycota (9.53%) 为土壤优势真菌门。而罗兹菌门 Rozellomycota (2.52%)、壶菌门 Chytridiomycota (1.63%)和毛霉菌门 Mucoromycota (0.19%)的平均相对丰度较低(图 1A)。担子菌门 Basidiomycota 相对丰度从山顶矮林(MEF)到沟谷常绿阔叶林(REBF)变化介于 28.54%–59.93%, 在沟谷常绿阔叶林中占较大的比例, 呈现出随着海拔升高逐渐降低的变化趋势; 子囊菌门 Ascomycota 相对丰度为 19.52%–56.98%, 随着典型植被类型变化呈现出先降低后升高的变化趋势; 被孢霉门 Mortierellomycota 的相对丰度为 1.03%–25.72%, 随着典型植被类型的变化呈现出先升后降又升的 N 型变化模式, 即在山地常绿阔叶林(MEBF)和山顶矮林植被类型下其相对丰度较高(图 1B)。

在南岭 5 种典型植被类型土壤真菌目中, 平均相对丰度前 10 的有: 红菇目 Russulales (14.70%)、伞菌目 Agaricales (9.58%)、被孢霉目 Mortierellales (9.53%)、柔膜菌目 Helotiales (5.54%)、Venturiales (3.81%)、肉座菌目 Hypocreales (3.68%)、散囊菌目 Eurotiales (3.59%)、粪壳菌目 Sordariales (3.20%)、蜡壳耳目 Sebaciales (3.20%) 和鸡油菌目 Cantharellales (1.87%) (图 1C)。不同真菌目在各植被类型土壤中丰度不同, 如: 红菇目 Russulales 在沟谷常绿阔叶林和山地常绿阔叶

表 2 南岭典型植被类型土壤理化性质(平均值±标准差, n=15)

Table 2 Physicochemical properties of soil of typical vegetation types in Nanling Mountains ($\bar{x}\pm SD$, n=15)

组	酸碱度	有机质	全氮	全磷	全钾	铵态氮	有效磷	有效钾
Group	pH	OM (g/kg)	TN (g/kg)	TP (g/kg)	TK (g/kg)	AN (mg/kg)	AP (mg/kg)	AK (mg/kg)
REBF	4.60±0.09b	51.81±14.89c	1.95±0.56c	0.13±0.03c	25.35±3.56a	147.19±32.98c	3.61±1.43a	57.53±16.59cd
MEBF	4.82±0.06a	100.59±11.40a	4.10±0.30b	0.31±0.16b	23.87±1.03ab	235.93±12.92b	1.71±0.72b	117.24±18.07a
MCBF	4.59±0.09b	36.11±5.75d	1.94±0.25c	0.10±0.01c	24.12±1.85ab	122.33±15.19d	1.30±0.58b	53.67±9.74d
MM	4.51±0.19b	88.40±10.26b	4.97±0.39a	0.42±0.06a	22.61±0.86b	326.03±22.48a	1.98±0.50b	89.83±8.60b
MEF	4.04±0.14c	78.75±11.79b	4.16±0.29b	0.29±0.20b	20.58±1.22c	306.22±13.63a	1.60±0.61b	69.61±10.63c

同一列数据不同的小写字母代表差异显著($P<0.05$). OM 代表有机物; TN 代表总氮; TP 代表总磷; TK 代表总钾; AN 代表铵态氮; AP 代表有效磷; AK 代表有效钾. 下同

In the same column, different letters indicated significant differences ($P<0.05$). OM, organic matter; TN, total nitrogen; TP, total phosphorus; TK, total kalium; AN, ammonium nitrogen; AP, available phosphorus; AK, available kalium. The same below.

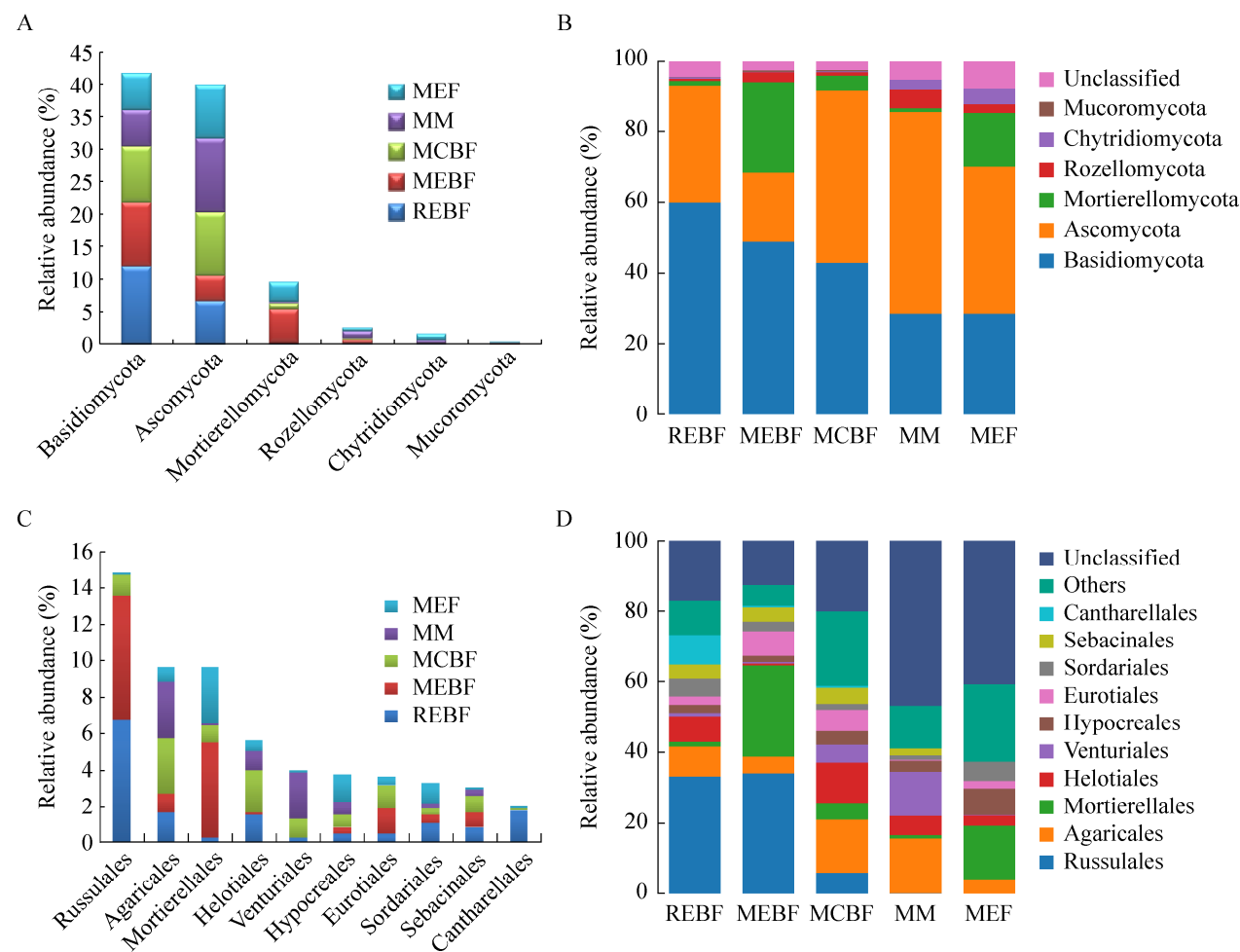


图 1 南岭典型植被土壤优势真菌门(A, B)和目(C, D)水平相对丰度
Fig. 1 Relative abundance of dominant fungal phyla (A, B) and orders (C, D) in soil of typical vegetation in Nanling Mountains.

林土壤中较为丰富,但在高山草地(MM)和山顶矮林则较少;蘑菇目 Agaricales 在针阔混交林(MCBF)和高山草地土壤中较为丰富;被孢霉目 Mortierellales 在山地常绿阔叶林和山顶矮林土壤中较为丰富(图 1D)。

基于样品的 OTUs,对南岭典型植被类型土壤真菌群落进行 NMDS 分析,计算样品间真菌群落结构与生物学分组的一致性(95%置信区间下)。结果显示南岭典型植被类型土壤真菌群落存在较大的差异,不同植被类型的土壤真菌群落各自聚为一类(stress=0.21),这与生物学样本的分类趋势一致(图 2),说明植被类型影响了南岭森林土壤真菌群落的分布,低海拔的沟谷常绿阔

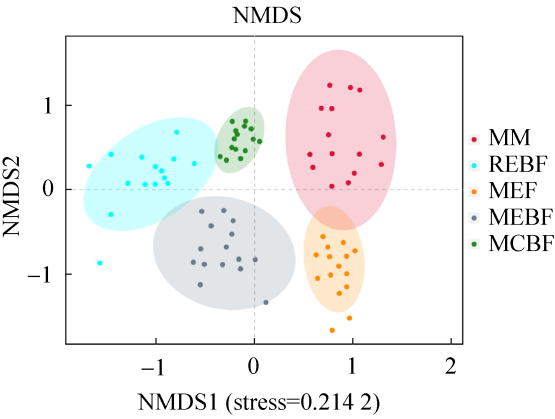


图 2 南岭典型植被类型土壤真菌群落分度量多维尺度(NMDS)分析
Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of fungal communities in soil of typical vegetation types in Nanling Mountains.

叶林(REBF)与山地常绿阔叶林(MEBF)以及针阔混交林(MCBF)真菌群落有部分重合, 表明它们具有共有的真菌类型;而低海拔的植被类型与高海拔的高山草地(MM)、山顶矮林(MEF)土壤真菌群落区别明显, 表明南岭不同植被类型土壤真菌群落特异性明显。高山草地与山顶矮林相互之间的土壤真菌群落有较多的重合, 表明它们共有

的真菌类型较多。

2.3 南岭典型植被类型土壤真菌差异类群

经过 LEfSe 分析, 揭示了南岭典型植被类型土壤真菌的差异类群和指示属或种。5 种典型植被类型土壤中共获得 4 门、10 纲、17 目、17 科、14 属、9 种不同分类水平的真菌指示类群(LDA>4, $P<0.001$) (图 3)。其中, 针阔混交林

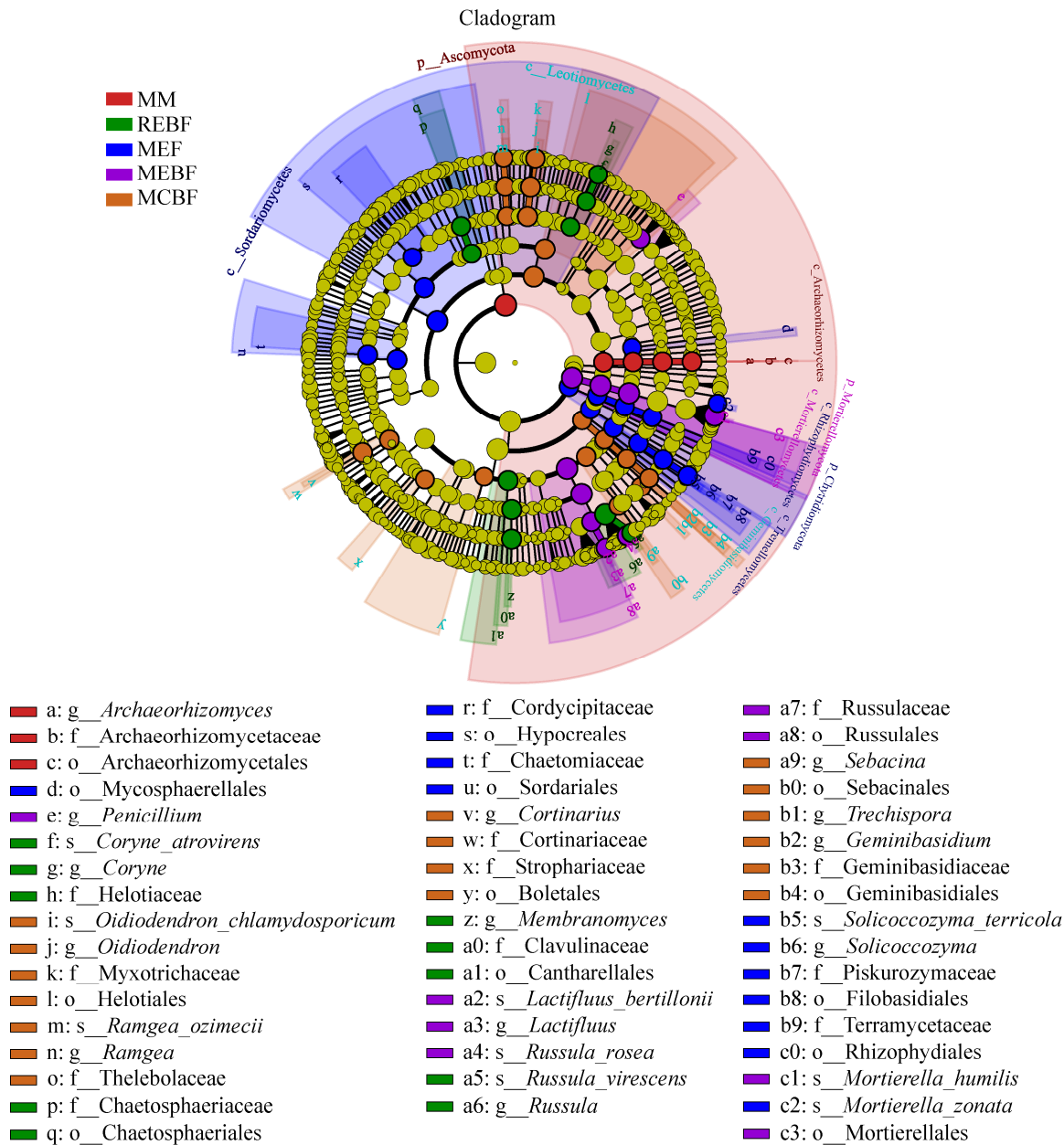


图 3 南岭典型植被类型土壤真菌菌落 LEfSe 分析

Fig. 3 Linear discriminant analysis effect size (LEfSe) analyses of fungal communities in soil of typical vegetation in Nanling Mountains.

(MCBF)土壤真菌指示类群较为丰富,共有 2 门、3 纲、7 目、7 科、7 属、2 种。指示性较强的类群有:子囊菌门 Ascomycota 的 *Ramgea ozimecii* 和厚垣树粉孢 *Oidiodendron chlamydosporicum*,担子菌门 Basidiomycota 的丝膜菌属 *Cortinarius*、双担子属 *Geminibasidium*、蜡壳耳属 *Sebacina* 和粗糙孔菌属 *Trechispora*。高山草地(MM)土壤真菌指示类群最少,仅有 1 属,为子囊菌门的古根菌属 *Archaeorhizomyces*。山地常绿阔叶林(MEBF)土壤真菌指示类群为子囊菌门的青霉菌属 *Penicillium*,担子菌门的多汁乳菇属的 *Lactifluus bertillonii* 和红菇属的玫瑰红菇 *Russula rosea* 以及被孢霉门 Mortierellomycota 的矮生被孢霉 *Mortierella humilis*。沟谷常绿阔叶林(REBF)土壤真菌指示类群为子囊菌门,柔膜菌科 Helotiaceae 的黑绿棒盘孢 *Coryne atrovirens* 以及担子菌门的膜菌属 *Membranomyces* 和变绿红菇 *Russula virescens*。山顶矮林(MEF)土壤真菌指示类群为子囊菌门虫草科 Cordycipitaceae 和毛壳菌科 Chaetomiaceae,担子菌门的 *Solicoccozyma terricola*,壶菌门 Chytridiomycota 的陆栖根壶菌科 Terramycetaceae 和被孢霉门的带状被孢霉 *Mortierella zonata* (图 3)。

2.4 南岭典型植被类型土壤真菌群落组成与土壤理化性质相关性

选取丰度 Top 15%的目水平下土壤真菌,相关性类型为 Pearson,相关系数阈值为 0.3,显著性 P 值为 0.05,对南岭土壤真菌群落组成与土壤理化性质相关性进行热图分析,发现子囊菌门中的肉座菌目 Hypocreales 的相对丰度与土壤中全氮(TN)、铵态氮(AN)和全磷(TP)呈正相关,而与酸碱度(pH)呈极显著负相关($P<0.001$);古根菌目 Archaeorhizomycetales 与全氮、铵态氮和全磷呈极显著正相关($P<0.01$),而与全钾(TK)呈负相关;柔膜菌目 Helotiales 与有机物(OM)、全氮、全磷、有效钾(AK)和铵态氮都呈现极显著的负

相关($P<0.01$);担子菌门的红菇目 Russulales 与土壤酸碱度、有效磷(AP)和全钾呈极显著正相关($P<0.01$);壶菌门的被孢霉目 Mortierellales 与有效钾和有机物呈极显著正相关($P<0.01$)。分析发现担子菌门的真菌主要与全钾和酸碱度呈正相关趋势,而与全氮、铵态氮和全磷呈负相关趋势(图 4)。

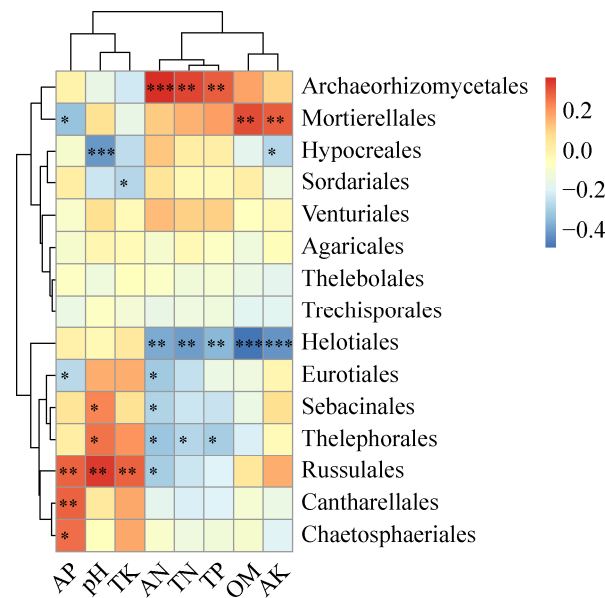


图 4 南岭典型植被类型土壤真菌群落组成(目水平)和理化参数的 Pearson 相关性分析

Fig. 4 Pearson correlation analyses between fungal communities (order level) in soil of typical vegetation in Nanling Mountains and physicochemical properties. * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$.

2.5 南岭典型植被类型土壤真菌群落差异的环境主控因子

将南岭土壤真菌群落的 Top 15% (目水平)以及 10 种环境因子进行冗余分析(RDA),结合 Mantel test 分析环境因子与土壤真菌群落整体影响的显著性和相关性。在第一轴序中(RDA 1)发现酸碱度(pH)、全钾(TK)和有效钾(AK)是影响真菌群落的主要因子;在第二轴序中(RDA 2)发现有机物(OM)、全氮(TN)、铵态氮(AN)和全磷(TP)为主要影响因子。蜡壳耳目 Sebacinales、蘑

菇目 Agaricales 与 pH 和全钾呈正相关, 而与全氮、铵态氮呈负相关; 肉座菌目 Hypocreales 与海拔(EL)和植被类型(VT)呈正相关, 与酸碱度呈负相关; 红菇目 Russulales 与有效钾呈正相关(图 5)。

3 讨论

3.1 南岭典型植被土壤理化性质分析

南岭处于我国中亚热带气候和南亚热带气候的交界地, 结果发现森林类型明显影响土壤理化性质, 且多数因子间具有显著性差异(图 5)。南岭典型植被土壤理化性质中 pH、全钾以及有

效磷随海拔上升和林型的变化呈现下降趋势, 与吴则焰等(2013)关于中亚热带森林土壤的化学性质随海拔的上升而逐渐下降的研究结果相一致。而有机物、全氮、全磷、铵态氮和有效钾却随着海拔的上升呈现 M 型, 在针阔混交林土壤中显示出最低值, 原因可能是受地形和采样位置的影响, 南岭第一峰的针阔混交林距离公路或溪流较近, 土壤受到干扰和侵蚀作用影响, 凋落物明显少于其他林型。在低海拔的沟谷雨林中, 水热条件较好, 真菌对凋落物的分解较快, 也造成了沟谷雨林土壤中有有机物、全氮、全磷等土壤因子含量较低。

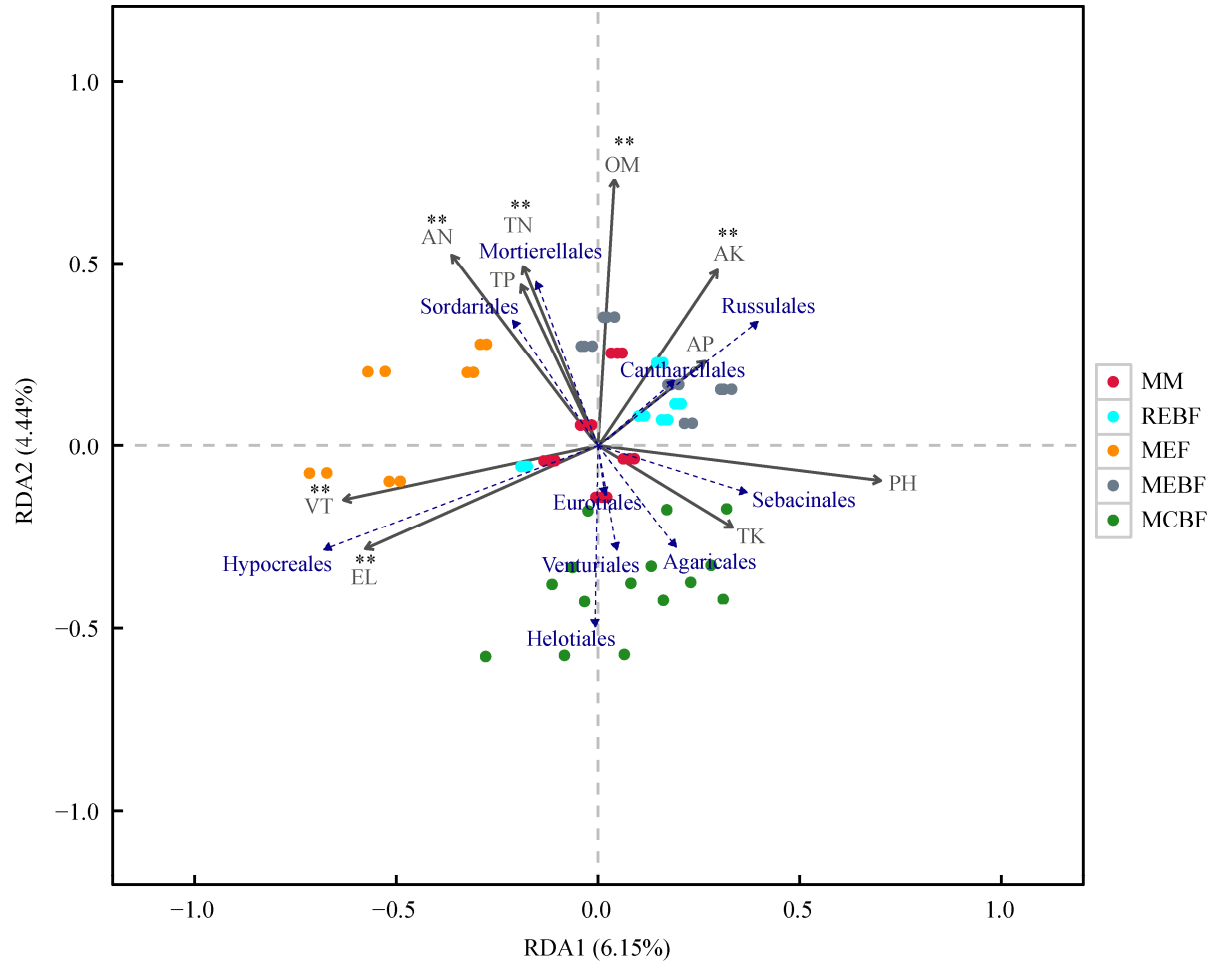


图 5 南岭典型植被类型土壤真菌群落组成(目水平)和环境因子的冗余分析
Fig. 5 Redundancy analyses (RDA) between fungal communities (order level) in soil of typical vegetation in Nanling Mountains and environment factors. * $P<0.05$; ** $P<0.01$

3.2 南岭土壤理化性质变化对真菌群落结构的影响

南岭植被类型随海拔的升高而变化,土壤的酸碱度呈逐渐下降趋势,但总体仍属于酸性土壤,且与土壤中的担子菌门不同的类群呈正相关,是驱动南岭不同植被类型土壤真菌群落结构的主要环境因子,该结论与影响黄山土壤真菌群落结构的主要因子是酸碱度相一致(满百膺等 2021)。在南岭酸性土壤的影响下,土壤真菌菌落结构以担子菌为优势菌群,占 41.78%,子囊菌次之,占 39.99%,与黄山土壤以及东北的三江源土壤相似,均为酸性土壤,且真菌群落结构也与黄山和三江源相似,均以担子菌为主要菌群,而与黄土高原、贺兰山脉和喀斯特地貌等碱性土壤的优势真菌为子囊菌门不同(Liu *et al.* 2019; 陈惠君等 2021; Sui *et al.* 2021; 杨虎等 2022)。担子菌的丰富度对土壤的酸碱度变化响应较为积极,而子囊菌则在较高 pH 的土壤中更为丰富(Tedersoo *et al.* 2014)。南岭沟谷雨林和山地常绿阔叶林中的有效磷含量为较高,这与南岭沟谷雨林和山地常绿阔叶林土壤中红菇目 Russulales 真菌为优势菌群相关,分别占其林型土壤真菌丰度的 33%和 34%,约占整个南岭土壤真菌丰度的 14.7%,红菇类真菌喜好弱酸性土壤,可以参与土壤难溶性磷的溶解,提高有效磷的含量(刘雯雯等 2019)。

3.3 南岭典型植被类型对土壤真菌群落结构的影响

非度量多维尺度分析表明,南岭森林土壤真菌群落的分布受到植被类型的潜在影响,说明土壤真菌群落结构与植被林型具有明显的相关性,能显著响应森林植被类型的演替与变化。

随着海拔的升高,南岭土壤中担子菌的含量呈下降趋势,这与植被类型相关。担子菌中的许多类群,如红菇目 Russulales,革菌目 Thelephorales,鸡油菌目 Cantharellales 等具有降解木质素和纤维素的功能,因此在沟谷雨林和山

地常绿阔叶林等林型的凋落物能够被担子菌迅速分解,从而该区域凋落物较薄,而高海拔的高山草地和山顶矮林由于平均气温较低,凋落物分解缓慢,凋落物累计较厚,这与王春燕等(2016)的研究结果一致。南岭土壤中子囊菌的含量随海拔的升高呈先降后升的趋势,在高山草地和山顶矮林土壤中所占比例均高于其对应林型的担子菌的占比,说明子囊菌能更好地抵御环境压力(Egidi *et al.* 2019)。

3.4 南岭土壤真菌群落与环境因子的关系

冗余分析(RDA)表明土壤指标只解释了 10.59%的变异(图 5),可能的原因是亚热带植被物种和环境因子的多样性,导致土壤真菌群落的影响因素较为复杂多样。本研究只讨论了海拔、植被类型以及土壤的部分理化性质对土壤真菌的影响,今后应综合分析地形(坡位、坡向等)、林地情况(郁闭度、林型物种结构和密度、凋落物等)、人为活动因素等对土壤真菌的影响。在生态保护方面,可以通过优化土壤非生物环境、减少土壤真菌多样性的损失,保护土壤真菌功能多样性,进而提高森林土壤的多功能性。

3.5 南岭典型植被类型土壤真菌长期监测的重要性

南岭土壤真菌的 β 多样性和群落结构与植被类型和土壤理化性质的变化极为相关。在沟谷雨林中,优势植被为广东润楠 *Machilus kwangtungensis*、青冈 *Cyclobalanopsis glauca* 和罗浮锥 *Castanopsis fabri*,同样在山地常绿阔叶林中,优势植被为青冈 *Cyclobalanopsis glauca*、罗浮锥 *Castanopsis fabri* 和鹿角锥 *Castanopsis lamontii* 等,两种林型均以壳斗科植物为主,而在其土壤真菌中,红菇目为这类林型下的优势真菌。在针阔混交林中,优势植被加入了广东松 *Pinus kwangtungensis*、马尾松 *Pinus massoniana* 等松科植物物种,土壤真菌也以蘑菇目为优势真菌,尤其是丝膜菌属的类群。在高山草地和山顶矮林下,优势植被成为五节芒 *Miscanthus*

floridulus 和野茉莉 *Styrax japonicus*, 土壤真菌的优势类群逐步被子囊菌代替, 如古根菌属、虫草科和毛壳菌科成为了优势类群或指示真菌(黄斌等 2022)。所以, 对南岭土壤真菌的多样性和群落结构的长期监测, 可积累大量的科学数据, 对揭示南岭植被群落演替过程和生态系统的变化具有重要的意义。

[REFERENCES]

- Chen HJ, Mo YF, Feng HM, Wang JY, Zeng FP, Song TQ, Peng WX, Du H, Wang F, 2021. Soil fungal community structure and influencing factors of different forest types in karst peak-cluster depression. *Research of Agricultural Modernization*, 42(6): 1146-1157 (in Chinese)
- Duan HL, Cao FX, 2012. Characteristics and trends of climate change of Chinese subtropical Nanling Mountain. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 32(9): 110-113 (in Chinese)
- Egidi E, Delgado-Baquerizo M, Plett JM, Wang JT, Eldridge DJ, Bardgett RD, Maestre FT, Singh BK, 2019. A few Ascomycota taxa dominate soil fungal communities worldwide. *Nature Communications*, 10: 2369
- Huang B, Wang QQ, Li DQ, Xiao HB, Nie XD, Yuan ZJ, Zheng MG, Liao YS, Liang C, 2022. Variation characteristics of organic carbon and fractions in soils along the altitude gradient in Nanling Mountains. *Chinese Journal of Soil Science*, 53(2): 374-383 (in Chinese)
- Li T, Deng WQ, Li TH, Zhang WM, Hosen MI, Song B, 2018. Endophytic fungal communities associated with leaves, stems and roots of four medicinal plants in South China. *Studies in Fungi*, 3(1): 126-140
- Li XZ, Guo LD, Li JB, Yao MJ, 2016. Soil microbial diversity observation in China: current situation and future consideration. *Biodiversity Science*, 24(11): 1240-1248 (in Chinese)
- Li Y, Li SL, Yang CT, Kuang YW, Cao YZ, 2016. Responses of tree-ring width of *Pinus kwangtungensis* to climatic factors in Nanling. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 11(1): 26-31, 51 (in Chinese)
- Liang Y, Guo LD, Ma KP, 2002. The role of mycorrhizal fungi in ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 26(6): 739-745 (in Chinese)
- Liu D, Wang HL, An SS, Bhople P, Davlatbekov F, 2019. Geographic distance and soil microbial biomass carbon drive bio-geographical distribution of fungal communities in Chinese Loess Plateau soils. *Science of the Total Environment*, 660: 1058-1069
- Liu WW, Yu LF, Yan LB, Liu N, Zhao Q, 2019. Composition of soil fungi communities in different stages of vegetation restoration in Karst rocky desertification area. *Ecology and Environmental Sciences*, 28(4): 669-675 (in Chinese)
- Liu X, Zhang S, Zhang X, Ding G, Cruse RM, 2021. Soil erosion control practices in Northeast China: a mini-review. *Soil and Tillage Research*, 117: 44-48
- Luo ZM, Liu JX, Bao JB, Wang X, Wu Q, Chai BF, 2020. Elevational distribution patterns and assembly mechanisms of soil fungal community in Mount Wutai, Shanxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 40(19): 7009-7017 (in Chinese)
- Man BY, Xiang X, Luo Y, Mao XT, Zhang C, Sun BH, Wang X, 2021. Characteristics and influencing factors of soil fungal community of typical vegetation types in Mount Huangshan, East China. *Mycosystema*, 40(10): 2735-2751 (in Chinese)
- Romanowicz KJ, Freedman ZB, Upchurch RA, Argiroff WA, Zak DR, 2016. Active microorganisms in forest soils differ from the total community yet are shaped by the same environmental factors: the influence of pH and soil moisture. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(10): 1-20
- Saleem M, Hu J, Jousset A, 2019. More than the sum of its parts: microbiome biodiversity as a driver of plant growth and soil health. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 50(1): 145-168
- Schlöter M, Nannipieri P, Sørensen SJ, Elsas JD, 2018. Microbial indicators for soil quality. *Biology and Fertility of Soils*, 54: 1-10
- Shen CC, Xiong JB, Zhang HY, Feng YZ, Lin XG, Li XY, Liang WJ, Chu HY, 2013. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. *Soil Biology and Biochemistry*, 57: 204-211
- Sui X, Zhang RT, Frey B, Yang LB, Liu YN, Ni HW, Li MH, 2021. Soil physicochemical properties drive the variation in soil microbial communities along a forest successional series in a degraded wetland in northeastern China. *Ecology and Evolution*, 11(5): 2194-2208
- Tedersoo L, Bahram B, Põlme S, *et al.* (more than 20 authors), 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346(6213): 1256688
- Wang CY, He NP, Lü YL, 2016. Latitudinal patterns and factors affecting different soil organic carbon fractions in the eastern forests of China. *Acta Ecologica Sinica*, 36(11): 3176-3188 (in Chinese)
- Wang F, Bau T, 2014. Research advances in the diversity of soil fungi. *Journal of Fungal Research*, 12(3): 178-186

(in Chinese)

- Wu ZY, Lin WX, Chen ZF, Fang CX, Zhang ZX, Wu LK, Zhou MM, Chen T, 2013. Variations of soil microbial community diversity along an elevational gradient in mid-subtropical forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37(5): 397-406 (in Chinese)
- Xu W, Yang T, Li ZH, Zhou P, 2022. Distribution pattern of plant community species diversity along altitudinal gradients in Nanling Mountains. *Guangdong Forestry and Environment Science*, 38(1): 9-17 (in Chinese)
- Yang H, Wang PY, Li XW, Wang JF, Yang JL, 2022. Distribution of soil fungal diversity and community structure in different vegetation types on the eastern slopes of Helan Mountains. *Ecology and Environmental Sciences*, 31(2): 239-247 (in Chinese)

[附中文参考文献]

- 陈惠君, 莫雅芳, 封红梅, 王家妍, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 杜虎, 王枫, 2021. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型土壤真菌群落结构及影响因素. *农业现代化研究*, 42(6): 1146-1157
- 段辉良, 曹福祥, 2012. 中国亚热带南岭山地气候变化特点及趋势. *中南林业科技大学学报*, 32(9): 110-113
- 黄斌, 王泉泉, 李定强, 肖海兵, 聂小东, 袁再健, 郑明国, 廖义善, 梁晨, 2022. 南岭山地土壤有机碳及组分海拔梯度变化特征. *土壤通报*, 53(2): 374-383
- 李香真, 郭良栋, 李家宝, 姚敏杰, 2016. 中国土壤微生物多样性监测的现状和思考. *生物多样性*, 24(11): 1240-1248
- 李越, 李胜利, 杨昌腾, 旷远文, 曹宗英, 2016. 南岭华南五针松树轮宽度对气候因子的响应. *亚热带资源与环境学报*, 11(1): 26-31, 51
- 梁宇, 郭良栋, 马克平, 2002. 菌根真菌在生态系统中的作用. *植物生态学报*, 26(6): 739-745
- 刘雯雯, 喻理飞, 严令斌, 刘娜, 赵庆, 2019. 喀斯特石漠化区植被恢复不同阶段土壤真菌群落组成分析. *生态环境学报*, 28(4): 669-675
- 罗正明, 刘晋仙, 暴家兵, 王雪, 吴强, 柴宝峰, 2020. 五台山亚高山土壤真菌海拔分布格局与构建机制. *生态学报*, 40(19): 7009-7017
- 满百膺, 向兴, 罗洋, 毛小涛, 张超, 孙丙华, 王希, 2021. 黄山典型植被类型土壤真菌群落特征及其影响因素. *菌物学报*, 40(10): 2735-2751
- 王春燕, 何念鹏, 吕瑜良, 2016. 中国东部森林土壤有机碳组分的纬度格局及其影响因子. *生态学报*, 36(11): 3176-3188
- 王芳, 图力古尔, 2014. 土壤真菌多样性研究进展. *菌物研究*, 12(3): 178-186
- 吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 方长句, 张志兴, 吴林坤, 周明明, 陈婷, 2013. 中亚热带森林土壤微生物群落多样性随海拔梯度的变化. *植物生态学报*, 37(5): 397-406
- 徐卫, 杨婷, 李泽华, 周平, 2022. 广东南岭植物群落物种多样性沿海拔梯度分布格局. *林业与环境科学*, 38(1): 9-17
- 杨虎, 王佩瑶, 李小伟, 王继飞, 杨君珑, 2022. 贺兰山东坡不同植被类型的土壤真菌多样性及其群落结构. *生态环境学报*, 31(2): 239-247