DOI: 10.5846/stxb201804140855
李佳雨,林家怡,裴晨羽,黄林,黄锐洲,唐光大.桉树种植改变林地土壤丛枝菌根真菌群落结构及多样性.生态学报,2019,39(8): - .
Li J Y, Lin J Y, Pei C Y, Huang L, Huang R Z, Tang G D.Diversity and structure of the soil arbuscular mycorrhizal fungal community are altered by *Eucalyptus* plantations.Acta Ecologica Sinica,2019,39(8): - .

桉树种植改变林地土壤丛枝菌根真菌群落结构及多样性

李佳雨,林家怡,裴晨羽,黄　林,黄锐洲,唐光大*
华南农业大学林学与风景园林学院/中国南方石灰岩植物研究中心, 广州　510640

摘要:桉树(*Eucalyptus* spp.)种植所产生的生态争议已受到广泛关注。丛枝菌根真菌(Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AM 真菌)是土壤微生物的重要组成部分,与根系共生后可促进植物的养分运输、提高植物逆境生存能力等。然而,桉树种植对土壤 AM 真菌群落结构和功能的影响尚不清楚。本研究比较了次生林改种桉树后不同年限(2 年/5 年/10 年)的土壤理化性质、AM 真菌种类、群落组成及多样性的变化。结果表明,桉树种植显著改变了土壤理化性质,具体表现为 2 年生和 10 年生桉树林中土壤 pH 和有机碳显著降低($P < 0.05$);AM 真菌的孢子密度在桉树林土壤中显著低于次生林土壤(其中在 5 年生土壤中最低);AM 真菌的种丰度随种植年份的增加逐渐下降,在 10 年生桉树林土壤中有所恢复; 5 年生桉树的菌根侵染率最高,10 年生桉树侵染率最低。AM 真菌群落组成和结构发生显著变化,优势种 *Funneliforms geosporus* 的丰度在 2 年生和 10 年生林地中显著降低;而 *Septoglomus deserticola* 的丰度在 2 年生和 10 年生林地中显著增加。另外,冗余分析(Redundancy analysis, RDA)结果表明,土壤 AM 真菌群落结构主要受土壤 pH 值(解释率:89.88%)变化的影响。本研究揭示了次生林改种桉树林后土壤 AM 真菌的群落变化特征,为桉树林的栽培管理和环境修复提供了数据支撑。

关键词:桉树;丛枝菌根真菌;多样性;群落;土壤

Diversity and structure of the soil arbuscular mycorrhizal fungal community are altered by *Eucalyptus* plantations

LI Jiayu, LIN Jiayi, PEI Chenyu, HUANG Lin, HUANG Ruizhou, TANG Guangda*
Forestry and Landscape Architecture College of South China Agricultural University/South China Limestone Plants Research Center, Guangzhou 510640, *China*

Abstract: *Eucalyptus* plantations are controversial because of its complexed impacts on environments. Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in soil provide important ecological functions such as enhancing soil nutrient transportation and plant stress tolerance via symbiosis. Until recently, the influence of massive *Eucalyptus* planting on soil microbial communities, especially the AM fungi is yet to be investigated. Herein, we investigated into these effects by comparing the diversity and taxonomic composition of AM fungal community in soil between the secondary forest and *Eucalyptus* forests which involved two-, five-, and ten-year's plantations. Our results provided evidence that the practices of *Eucalyptus* plantations significantly changed soil properties ($P < 0.05$), e.g., the soil pH and soil organic carbon significantly decreased in the two- and ten-year's soil samples relative to the secondary forest. Importantly, spore density of AM fungi in soil declined by the *Eucalyptus* plantations, with the lowest level being observed in the five-year plantation. Species richness of AM fungi inclined to decrease within five years of *Eucalyptus* plantation, but recovered to a contain extent after ten years.

基金项目:国家林业局科技项目(AS-2017-01);广东省林业厅项目(粤财农[2017]83 号)
收稿日期:2018-04-14;　　**网络出版日期**:2018-00-00
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: gdtang@scau.edu.cn

In contrast, AM infection rate on the roots of *Eucalyptus* reached to the highest and lowest level in the five-year and ten-year plantation, respectively. Further, the composition and structure of AM fungi shifted significantly by *Eucalyptus* plantations. Noticeably, the dominant species *Funneliformis geosporus* and *Septoglomus deserticola* significantly decreased and increased in the two- and ten-year *Eucalyptus* plantations, respectively. Lastly, our redundancy analysis indicated that soil pH largely promoted the variation of the AM fungal community (explanation rate: 89.88%). Collectively, our study revealed the shifts of AM fungi in the soil of the secondary forest after the practices of *Eucalyptus* plantations, which is necessary to shed light onto the strategies of environment restoration in *Eucalyptus* plantations.

Key Words: *Eucalyptus*; arbuscular mycorrhizal fungi; diversity; community; soil

桉树是桃金娘科(Myrtaceae)桉属植物的总称。由于其环境适应能力强、生长迅速、轮伐期短、产量高,具有较高的经济价值,已被广泛引种栽培[1-2]。目前,全世界约 5000 万 hm^2的热带人工林中,桉树的种植面积占了 40% [3-4]。中国是世界上第二大桉树生产国,截至 2016 年,种植面积已经达到 368 万 hm^2,预计仍将以每年 20 万 hm^2的速度增长[5]。在产生巨大经济效益的同时,桉树种植带来的林下生物多样性降低、生物栖息地减少等生态问题也不容忽视[6-8]:一方面,桉树根系和凋落物产生的化感物质直接或间接影响了土著植物的生长及光合作用等[9-13];另一方面,桉树耗水耗肥量大,而大量的人工施肥改变了原生土壤的养分循环节奏,长期种植可能引起土壤质量变化。而在土壤质量变化过程中,理化特征和生物学性质等均会产生敏感响应。已有的研究结果显示,桉树的连续种植会导致土壤有机碳和全氮含量降低,同时降低土壤微生物的生物量碳和氮含量[14-15];而随着种植年份的增加,土壤细菌群落结构会发生显著变化[16-18]。

AM 真菌隶属于球囊菌门,普遍存在于土壤环境中,能够与 80%以上的陆生植物形成共生体系[19],在利用植物提供的有机养分的同时,促进宿主植物对氮、磷等营养物质的吸收,提高植物抗逆抗病能力[20-21],承担着养分运输、能量流动和信息传递等生态功能,对生物多样性的维持和生态系统稳定具有重要作用。同时,AM 真菌可以减轻入侵植物对本土植物的消极影响,抑制入侵植物的化感作用,以维持入侵地的生态平衡[22-23]。AM 真菌群落结构也会受土壤类型、海拔高度、坡向、水分状况和肥力等的影响[24-25],植被类型和土壤理化性质的改变会造成 AM 真菌群落发生变化。例如,长期种植毛竹(*Phyllostachys edulis* (Car.) J. Houz.)会使 AM 真菌生物量显著降低,群落结构明显改变,不利于土壤碳固存和生态系统稳定[26];在人工种植柚木(*Tectona grandis* Linn.)的林地土壤中,也发现真菌孢子密度发生了显著变化[27]。而对于桉树人工林中 AM 真菌群落的变化特征,我们尚缺乏足够的了解。

开展桉树种植对林地土壤 AM 真菌影响的相关研究,探讨大面积人工纯林种植对土壤微生物环境的长期影响,对森林经营和植被恢复等具有较强的指导意义。本研究比较了次生林改种桉树后,不同种植年份的桉树林中土壤 AM 真菌种类、群落组成及多样性的变化,试图厘清桉树林土壤中 AM 真菌群落随种植年限的变化趋势,以期为桉树林的栽培管理和环境修复等提供理论依据。

1 研究样地概况

研究样地位于广东省惠州市惠阳区镇隆镇(22°57′N,114°21′E),属于亚热带季风性气候,年平均降雨量约 2000 mm,集中在 4 月至 9 月,年平均温度为 22℃,降雨量充足,光照丰富。试验地选取皆伐种植的桉树林,并以邻近的次生林作为对照。桉树林下最常见的植物有盐肤木(*Rhus chinensis* Mill.),光叶山黄麻(*Trema cannabina* Lour.),山麻杆(*Alchornea trewioides* (Benth.) Muell. Arg.),春花(*Rhaphiolepis indica* (L.) Lindl. ex Ker),展毛野牡丹(*Melastoma normale* D. Don),芒草(*Miscanthus sinensis* Anderss.),山菅兰(*Dianella ensifolia* (L.) DC.),异叶鳞始蕨(*Lindsaea heterophylla* Dry.)等;次生林中常见植物有马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.),鼠刺(*Itea chinensis* Hook. et Arn.),鸭脚木(*Schefflera heptaphylla* (Linn.) Frod.),山乌桕(*Sapium discolor*(Champ. ex Benth.) Muell.-Arg.),黑面神(*Breynia fruticosa* (Linn.) Müll. Arg.),桃金娘(*Rhodomyrtus*

tomentosa (Ait.) Hass.),梅叶冬青(*Ilex asprella* (Hook. et Arn.) Champ. ex Benth),春花,芒草,异叶鳞始蕨,芒萁(*Dicranopteris pedata* (Hout.) Nakai.),鬼灯笼(*Clerodendrum fortunatum* Linn.),乌毛蕨(*Blechnum orientale* Linn.)等。

2　试验方法和材料

样本采集于 2017 年 3 月,在 3 个相邻但种植年份不同的桉树林(2 年生、5 年生和 10 年生)中进行,同时在邻近的次生林样地采集对照样本。按照"S"型曲线在坡向相同、海拔相近(110—120 m)处设置 10 m×10 m 样方,每个样地设 3 个样方,参照 Qin 等和 Carrillo-Saucedo 等的方法[28-29],样方内以"5 点取样法"采集表层土壤(0—15 cm)共计 1 kg 左右;同时在不伤及植物根系结构的前提下,在样方内采集桉树根样,放入 FAA (Formalin-acetic acid-alcohol)固定液中。将同一样方内的土壤样品混合均匀,并剔除植物残体及石砾,放入无菌封口袋,置于冰盒中迅速带回实验室。土壤样品过 4 mm 筛后分成 2 份,保存于 4℃冰箱:1 份用于土壤理化性质的测定,另 1 份用于土壤 AM 真菌孢子的分离和鉴定。

2.1　土壤理化性质分析

将土壤样品自然风干后,研磨,过 2 mm 筛,参照鲁如坤的方法进行土壤理化性质的测定[30]。具体包括:土壤 pH 使用 Mettler Toledo delta 320 pH 计测定(土水比为 1∶2.5);土壤有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)采用重铬酸钾氧化法测定;土壤全氮(Total Nitrogen, TN)采用凯氏定氮法测定;土壤全磷(Total Phosphorus, TP)采用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定;土壤全钾(Total Potassium, TK)采用氢氧化钠熔融-火焰光度计测定;土壤速效磷(Available Phosphorus, AP)测定采用碳酸氢钠溶液浸提-钼锑抗比色法;土壤铵态氮(Ammonium Nitrogen, NH_4^+-N) 和硝态氮(Nitrate Nitrogen, NO_3^--N)采用氯化钾浸提-比色法测定。

2.2　AM 真菌孢子鉴定与侵染率测定

采用湿筛倾析—蔗糖离心法[31]分离土壤 AM 真菌孢子,压片,根据其形态特征,参考国际 VA 菌根网站(https://invam.wvu.edu/home)的鉴定图片,形态描述及最新分类标准进行种属的检索和鉴定。

菌根侵染率测定步骤如下:将采集的根样从 FAA 固定液中取出,剪成约 1 cm 长的根段,置于装有 10% KOH 溶液的玻璃瓶中,放在 90℃水浴锅中消解至透明(根系产生明显气泡);取出根样,放入锥虫蓝乳酸甘油溶液(锥虫蓝 0.24 g;乳酸 10 mL;甘油 160 mL;蒸馏水 160 mL)中,染色 15—60 min,将根段整齐摆放在载玻片上,盖片后镜检。菌根侵染率的计算采用根段频率常规法[32],在 Leica 光学显微镜下观察每条根段的侵染情况,根据侵染点、菌丝、丛枝和泡囊等菌根结构所占比例,分为 0—5 共 6 个等级,然后根据丛枝和泡囊在菌根结构中的有无及丰富度,将 1—5 级划分为 A0,A1,A2,A3 共 4 个级别。统计不同桉树种植年份中 AM 真菌菌根侵染情况,每个年份随机选取 30 条根段进行镜检计数,最后将数据输入 MYCOCALC 软件计算菌根侵染率。

2.3　数据分析

2.3.1　AM 真菌群落结构特征指标:

(1)AM 真菌孢子密度和种丰度

孢子密度:指每 100 g 干土中孢子或孢子果的数量,其中 1 个孢子果按照 1 个孢子计数。

种丰度[33]:物种丰富度,以每个土壤样本中 AM 真菌的物种数目表征。

(2)物种多样性指数和均匀度

本文采用香农指数、辛普森指数和均匀度表示物种多样性及分布情况。

香农指数$(H) = -\sum (P_i \ln P_i)$

辛普森指数$(D) = 1 - \sum (P_i)^2$

均匀度指数$(J) = H / \ln S$

式中,P_i表示土样中种 i 的 AM 真菌孢子数 n_i与孢子总数 N 的比值;S 为土样中 AM 真菌种的数目。

2.3.2 统计分析

采用“Microsoft Excel 2017”软件对土壤理化性质、孢子密度、种丰度、物种相对丰度和多样性指数等数据进行录入及初步分析;采用 SPSS 19.0 进行单因素方差分析(不同组间土壤性质和 AM 真菌丰度差异等);采用非度量多维尺度法(Nonmetric Multi-Dimensional Scaling,NMDS)对 Bray-Curtis 距离进行降维分析以解析群落结构;进一步通过冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)解析不同环境因子对于 AM 真菌群落结构的影响,并通过 999 次蒙特卡洛置换来检验因子的显著性。Bray-Curtis 距离计算、矩阵降维及 RDA 均在 R 3.3.3 中使用“vegan”包计算[34]。

3 结果与分析

3.1 桉树种植对土壤理化性质的影响

桉树种植对土壤 pH、SOC、TP、TK、NH_4^+-N、NO_3^--N 和 AP 均有影响。与次生林相比较,在 2 年生和 10 年生桉树林土壤中 pH 和 SOC 显著降低,但在 5 年生桉树林和次生林土壤中没有显著差异;土壤 TP 在桉树种植第 2 年和第 5 年时持续增加,在第 10 年保持稳定;土壤 TK 在桉树种植后显著性降低,随后在第 10 年时又有显著性升高;土壤 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 含量在随种植年份的增加呈波动式变化,NH_4^+-N 在 2 年生和 10 年生时显著降低,而 5 年生时显著升高;NO_3^--N 整体呈上升趋势(表 1)。

表 1 不同桉树种植年份土壤理化性质

Table 1 Soil properties in different *Eucalyptus* planting years

样地 Sites	pH	有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	全氮 Total nitrogen/(g/kg)	全磷 Total phosphorus/(g/kg)	全钾 Total potassium/(g/kg)	铵态氮 Ammonium nitrogen/(mg/kg)	硝态氮 Nitrate nitrogen/(mg/kg)	有效磷 Available phosphorus/(mg/kg)
次生林 Secondary forest	4.34±0.09a	60.32±12.05a	2.14±0.62a	0.22±0.03c	13.8±1.77ab	21.82±2.64b	7.32±1.59b	2.98±1.78b
2 年生 Two years	4.01±0.06b	50.57±6.4b	1.74±0.04a	0.27±0.01b	11.67±2.04b	15.87±3.81c	22.73±9.45a	7.17±0.91a
5 年生 Five years	4.29±0.12a	61.92±2.47a	2.15±0.13a	0.32±0.01a	8.2±0.42c	32.8±2.98a	10.37±4.68ab	3.15±0.59b
10 年生 Ten years	4.06±0.07b	42.41±6.16b	1.58±0.16a	0.32±0a	15.08±0.52a	8.85±2.35d	21.21±8.51a	5.62±0.54a

同一列不同字母代表组间差异显著($P<0.05$)

3.2 桉树种植对土壤 AM 真菌群落的影响

3.2.1 AM 真菌种类变化

从所有的检测样本中鉴定出 AM 真菌共 9 属 18 种,其中无梗囊霉属 *Acaulospora* 6 种,斗管囊霉属 *Funneliforms* 4 种,球囊霉属 *Glomus* 1 种,原囊霉属 *Archaeospora* 1 种,和平囊霉属 *Pacispora* 1 种,近明球囊霉属 *Claroideoglomus* 1 种,盾巨孢囊霉属 *Scutellospora* 1 种,根孢囊霉属 *Rhizophagus* 2 种,隔球囊霉属 *Septoglomus* 1 种(表 2)。次生林土壤中的 AM 真菌种类最多(15 种),2 年生、5 年生和 10 年生桉树林土壤中分别分离出 11 种、9 种和 13 种 AM 真菌,均少于次生林真菌种类。其中,*A. bireticulata*、*Acaulospora sp*1、*F. mosseae*、*F. geosporus*、*F. verruculosus*、*Funneliforms sp*1 和 *Glomus sp*1 在次生林和所有桉树林土壤中均有发现,*Pacispora sp*1 和 *Scutellospora sp*1 只在次生林中存在。另外,*A. spinosa*、*Archaeospora sp*1、*Claroideoglomus sp*1 和 *Rhizophagus sp*2 在 5 年生桉树林中未发现,却在 2 年生、10 年生桉树林和次生林中存在。*A. capsicula* 和 *S. deserticola* 只在桉树林中存在,在次生林中未发现。

3.2.2 AM 真菌孢子密度和种丰度变化

在 2 年生、5 年生、10 年生桉树林及次生林土壤中,每 100 g 干土中孢子个数分别为 2520 个、1553 个、2953 个和 6233 个。整体而言,桉树林土壤中的真菌孢子密度显著低于次生林,在 2 年生桉树林土壤中明显下降,5 年生土壤中降到最低,但在 10 年生桉树林土壤中得到一定程度恢复(图 1)。AM 真菌种丰度变化与之类似,桉树林的土壤 AM 真菌种丰度明显低于次生林(11.33),随种植年份的增加逐渐下降,在 10 年生桉树

林土壤中亦有所恢复(图 2)。

表 2　不同桉树种植年份土壤 AM 真菌群落组成变化

Table 2　Variation of soil AM Fungi communities in different *Eucalyptus* planting years

丛枝菌根真菌 Arbuscular Mycorrhizal Fungi	次生林 Secondary forest	2 年生 Two years	5 年生 Five years	10 年生 Ten years
皱壁无梗囊霉 *Acaulospora rugosa*	−	+	−	−
椒红无梗囊霉 *Acaulospora capsicula*	−	+	+	+
双网无梗囊霉 *Acaulospora bireticulata*	+	+	+	+
刺无梗囊霉 *Acaulospora spinosa*	+	+	−	+
无梗囊霉属 1 *Acaulospora sp*1	+	+	+	+
无梗囊霉属 2 *Acaulospora sp*2	+	−	+	+
原囊霉属 1 *Archaeospora sp*1	+	+	−	+
近明球囊霉属 1 *Claroideoglomus sp*1	+	+	−	+
摩西斗管囊霉 *Funneliforms mosseae*	+	+	+	+
地斗管囊霉 *Funneliforms geosporus*	+	+	+	+
疣突斗管囊霉 *Funneliforms verruculosus*	+	+	+	+
斗管囊霉属 1 *Funneliforms sp*1	+	+	+	+
球囊霉属 1 *Glomus sp*1	+	+	+	+
和平囊霉属 1 *Pacispora sp*1	+	−	−	−
根孢囊霉属 1 *Rhizophagus sp*1	+	−	+	+
根孢囊霉属 2 *Rhizophagus sp*2	+	+	−	+
巨孢囊霉属 1 *Scutellospora sp*1	+	−	−	−
沙荒隔球囊霉 *Septoglomus deserticola*	−	+	+	+

“+”表示有,“−”表示无

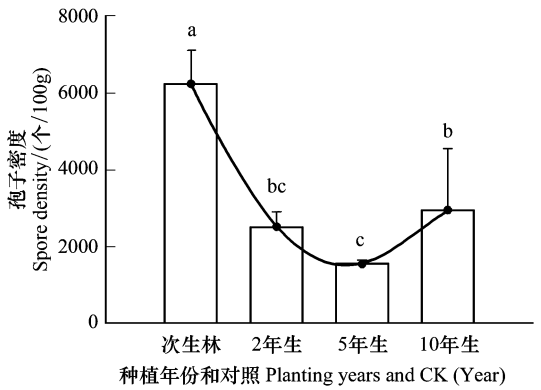

图 1　不同桉树种植年份土壤 AM 真菌孢子密度

Fig. 1　Spore density of soil AM fungi in different *Eucalyptus* planting years

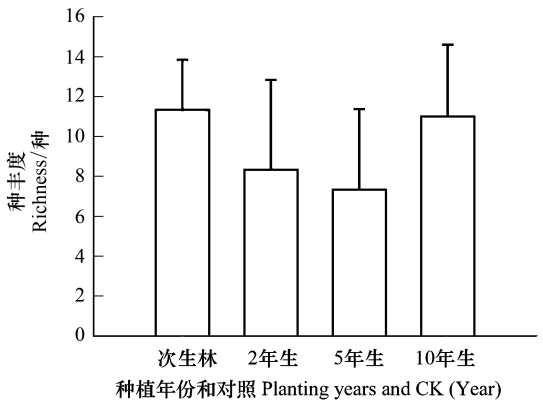

图 2　不同桉树种植年份土壤 AM 真菌种丰度

Fig.2　Species richness of soil AM fungi in different *Eucalyptus* planting years

3.2.3　不同种植年限的桉树林土壤中 AM 真菌菌根侵染变化

5 年生桉树根系的 AM 菌根侵染率最高,其次是 2 年生,而 10 年生的根系菌根侵染率最低;丛枝丰富度方面,5 年生桉树根系的丰富度最高,其次是 10 年生、2 年生(表 3)。

3.2.4　AM 真菌孢子多样性和均匀度

土壤中 AM 真菌在桉树种植 2 年时香农指数和辛普森指数分别最高,而种植 5 年时均为最低,但单因素方差分析比较结果显示:组间多样性指数差异不显著($P<0.05$)。桉树种植 2 年的土壤中 AM 真菌均匀度最高,显著高于 5 年生及次生林土壤,但与 10 年生的土壤相比差异不显著(表 4)。

表 3 不同桉树种植年份根系侵染率(%)

Table 3 Percentage of root infection in different *Eucalyptus* planting years

年份 Years	侵染频度 Infection frequency	根系总侵染率 Root infection rate	侵染根段侵染强度 Infected root mycorrhizal infection density	侵染根段丛枝丰富度 Infected root arbuscule richness	根系丛枝丰富度 Root arbuscule richness
2 年生 Two years	50.00	11.93	23.87	10.92	1.30
5 年生 Five years	66.67	15.60	23.40	51.15	7.98
10 年生 Ten years	36.67	7.17	19.55	17.77	1.27

表 4 不同桉树种植年份土壤 AM 真菌孢子多样性和均匀度

Table 4 Diversity and evenness of soil AM fungi spores in different Eucalyptus planting years

样地 Sites	香农指数 Shannon index	辛普森指数 Simpson index	均匀度 Evenness
次生林 Secondary forest	1.93±0.79a	0.55±0.20a	0.79±0.25b
2 年 Two years	2.81±0.19a	0.80±0.06a	1.50±0.51a
5 年 Five years	1.62±1.26a	0.47±0.33a	0.80±0.40b
10 年 Ten years	2.53±0.69a	0.76±0.11a	1.06±0.17a

3.2.5 AM 真菌群落结构

非度量多维尺度分析(NMDS)结果显示,桉树林与次生林的 AM 真菌群落组成存在明显差异,相互距离较远,尤其是 2 年生和 5 年生桉树林的样本,差异最大;在不同种植年份中,AM 真菌群落组成不同,在图中分布在不同的位置(图 3)。

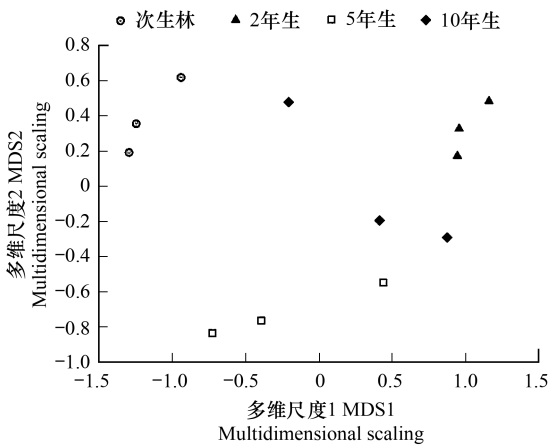

图 3 不同桉树种植年份土壤 AM 真菌非度量多维尺度分析

Fig. 3 Nonmetric Multi-Dimensional Scaling (NMDS) of AM fungi in different *Eucalyptus* planting years

根据不同组间孢子相对丰度的计算和单因素方差分析,次生林、5 年生和 10 年生桉树林土壤中优势种为 *Funneliforms geosporus*,但在 2 年生土壤中显著降低;而 2 年生的优势种为 *Septoglomus deserticola*,平均相对丰度为 36.28%,显著高于 5 年生和次生林;*Archaeospora sp*1 在次生林土壤中占比相对较高,为 8.65%,显著高于其他桉树林土壤;*Funneliforms mosseae* 在 2 年生桉树林土壤中占比相对较高,为 10.64%,显著高于其他年份的桉树林和次生林土壤;*F. verruculosus* 在 2 年生和 10 年生土壤中显著高于次生林;*Acaulospora bireticulata* 的相对丰度在 10 年生土壤中有显著增长,达到 4.7%;*Acaulospora sp*2 在桉树种植 2 年生土壤中未发现,但在 5 年生和 10 年生土壤中有所恢复,且与次生林接近(图 4)。另外,*Pacispora sp*1 和 *Scutellospora sp*1 仅在次生林土壤样本中出现,且丰度较低,在不同年份之间无明显组间差异。

3.3 环境因子对桉树林土壤中 AM 真菌群落的影响

土壤 AM 真菌群落与土壤环境因子的冗余分析(RDA)结果显示(图 5),土壤 pH、SOC、TN、TK 是影响土壤 AM 真菌群落的主要因子,RDA1 解释率为 82.3%,表明土壤理化性质是影响土壤中 AM 真菌群落结构的主要因素,在次生林中与 pH、SOC、TN、TK 呈正相关关系;RDA2 的解释率仅为 4.36%,主要影响因子为 TK。根据蒙特卡洛置换试验结果,pH、TN、SOC 和 TK 作为具有显著影响的环境因子,在第一轴上的解释率分别为 89.88%,57.72%,34.69%和 33.2%,表明 pH 值是土壤中 AM 真菌群落的主要影响因子。

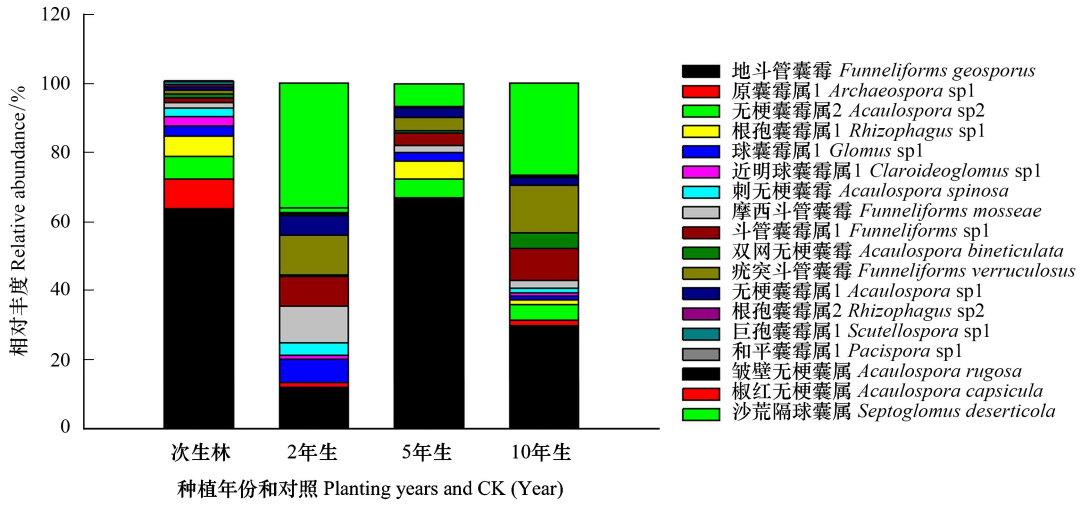

图 4　不同桉树种植年份土壤 AM 真菌相对丰度

Fig.4　Relative abundance of soil AM fungi in different *Eucalyptus* planting years

4　讨论

在陆地生态系统中,土壤微生物能够影响植被生长、群落组成和多样性,同时陆地植被的改变也会影响土壤中微生物生态系统,两者形成动态相互作用的关系。植物通过根系分泌物、凋落物的淋溶、分解、释放化合物质等,直接或间接改变土壤微生物的组成和结构[35]。桉树作为外来树种被广泛引种种植,将物种多样性较高的原生植被替代为桉树纯林,其自身生理代谢和人为管理措施(施肥、灌溉等)都可能使土壤理化性质发生改变,如 SOC 降低[14,36-37]。本研究结果显示,2 年生和 10 年生桉树林中,土壤 SOC 显著降低,可能是因为桉树种植对土壤团聚体产生了影响,从而引起土壤中 SOC 的降低[38];5 年生桉树林土壤 SOC 显著高于 2 年和 10 年桉树林,这可能是第 5 年桉树凋落物积累较多,而土壤微生物分解率低所造成的结果[39],而凋落物淋溶产生的化感物质形成了不利于 AM 真菌孢子生长和繁殖的环境,导致孢子密度和种丰度显著降低;有研究表明土壤 SOC 与 AM 真菌侵染状况呈显著正相关[40],这可能是 5 年生土壤中 AM 真菌侵染率较高的原因之一。其他土壤营养元素,如 TP、AP 等在桉树林中的增加和降低也可能与凋落物的分解、淋溶、矿化等有关[41-42]。

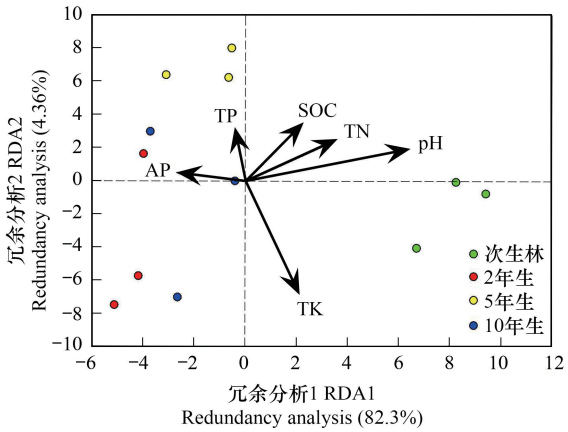

图 5　不同桉树种植年份土壤 AM 真菌与土壤理化因子冗余分析

Fig.5　Redundancy Analysis (RDA) between AM fungi community and soil properties in different *Eucalyptus* planting years

当宿主植被群落发生改变时,土壤中 AM 真菌的种类和结构可能会随之改变;而当土壤中 AM 真菌群落改变后,地表植物的种类和数量可能也会改变,植物群落结构和多样性也随之改变[43]。本研究结果证实了桉树种植使土壤中的 AM 真菌孢子密度和种丰度显著降低,真菌群落发生了显著改变。然而,AM 真菌种类和群落改变后,是否引起桉树林下植被和多样性发生改变,尚需进一步开展相关研究。林地土壤中,P 含量是影响 AM 真菌孢子密度的因素之一,与孢子密度呈负相关[44],本研究发现 TP 和 AP 含量高的桉树林土壤中,孢子密度相对较低,故土壤营养元素的变化,也会影响 AM 真菌的种类和多样性。

从 AM 真菌属种水平分析结果来看,*Acaulospora* 属和 *Funneliforms* 属在种植前后均为土壤中 AM 真菌的优势属,这与其他陆地生态系统中土壤优势属相吻合[45-47],说明桉树的种植对土壤中 AM 真菌优势属的影响

较小。然而,*F. geosporus* 作为次生林中的优势种,在种植桉树后相对丰度显著降低,冗余分析结果显示 pH 值对土壤 AM 真菌群落影响较大,可能桉树种植后,土壤酸化对 *F. geosporus* 繁殖和生长产生了抑制。*Pacispora sp*1 和 *Scutellospora sp*1 在次生林中存在,而在桉树种植后消失,可能与土壤理化因子的变化有关。*A. capsicula* 和 *S. deserticola* 是桉树林土壤中分离到,但未在次生林中发现的种类,可能这两种 AM 真菌对桉树林土壤环境有较强的适应能力。桉树的种植对 AM 真菌多样性指标影响较小,可能是土壤中 AM 真菌物种的增加或减少在植被改变后得到了及时补偿,有些真菌减少或消失,但有些真菌又新增。

土壤 pH 作为衡量土壤状况的一个重要指标受地面植被类型影响较大,桉树的种植容易导致土壤 pH 值降低[48-49]。本研究结果表明,2 年生和 10 年桉树林土壤 pH 值显著降低,可能桉树种植加快了土壤中酸性离子的积累[50]。AM 真菌孢子密度与土壤 pH 值呈负相关[51],因此 5 年生桉树林土壤 AM 真菌孢子密度和种丰度较低可能与土壤 pH 升高有关。另外,酸性的土壤环境更适应 AM 真菌中 *Acaulospora* 属的生长[52],这可能是桉树林在 2 年生和 10 年生时 *Acaulospora* 属孢子的相对丰度均高于次生林和 5 年生的原因之一。

本研究采用湿筛倾析法分离土壤 AM 真菌孢子,土壤清洗过程中部分孢子可能会丢失,结果有一定的误差,但鉴定依据较为充分,调查结果可反映 AM 真菌群落状况,与高通量测序法相比,鉴定更加准确,并能获得孢子密度等统计数据。后期研究中,建议湿筛倾析法与高通量测序方法相结合,充分探讨森林植被改变后土壤真菌群落和多样性的相关变化。森林土壤生态系统中,AM 真菌与植物根系形成非常复杂的地下生态网络,森林植被的改变,土壤真菌系统也可能发生变化,相关机制尚需深入研究。

参考文献(References):

[1] 崔之益, 徐大平, 杨曾奖, 张宁南, 刘小金, 洪舟. 桉树无性系在华南 6 种立地条件下的适生性评价. 华南农业大学学报, 2017, 38(3): 79-86.

[2] 黄国勤, 赵其国. 广西桉树种植的历史、现状、生态问题及应对策略. 生态学报, 2014, 34(18): 5142-5152.

[3] 张樟德. 桉树人工林的发展与可持续经营. 林业科学, 2008, 44(7): 97-102.

[4] 于福科, 黄新会, 王克勤, 段昌群. 桉树人工林生态退化与恢复研究进展. 中国生态农业学报, 2009, 17(2): 393-398.

[5] Zhang C L, Li X W, Chen Y Q, Zhao J, Wan S Z, Lin Y B, Fu S L. Effects of *Eucalyptus* litter and roots on the establishment of native tree species in *Eucalyptus* plantations in South China. Forest Ecology and Management, 2016, 375: 76-83.

[6] 余斐, 华雷, 李吉跃, 何茜, 苏艳. 干旱胁迫对 3 种桉树苗木耗水特性的影响. 华南农业大学学报, 2015, 36(6): 98-103.

[7] 李睿达, 张凯, 苏丹, 逯非, 万五星, 王效科, 郑华. 施氮强度对不同土壤有机碳水平桉树林温室气体通量的影响. 环境科学, 2014, 35(10): 3903-3910.

[8] 赵筱青, 和春兰. 外来树种桉树引种的景观生态安全格局. 生态学报, 2013, 33(6): 1860-1871.

[9] 李羿桥, 李西, 胡庭兴. 巨桉凋落叶分解对假俭草生长及光合特性的影响. 草业学报, 2013, 22(3): 169-176.

[10] Ahmed R, Hoque A T M R, Hossain M K. Allelopathic effects of leaf litters of *Eucalyptus camaldulensis* on some forest and agricultural crops. Journal of Forestry Research, 2008, 19(1): 19-24.

[11] Zhang C L, Fu S L. Allelopathic effects of leaf litter and live roots exudates of *Eucalyptus* species on crops. Allelopathy Journal, 2010, 26(1): 91-99.

[12] Zhang C L, Fu S L. Allelopathic effects of eucalyptus and the establishment of mixed stands of eucalyptus and native species. Forest Ecology and Management, 2009, 258(7): 1391-1396.

[13] 吴秀华, 泮永祥, 胡庭兴, 段晓宇, 赵敏, 胡红玲, 陈洪, 曾凡明. 巨桉根系分解对菊苣生长及光合特性的影响. 生态学报, 2014, 34(16): 4508-4517.

[14] Behera N, Sahani U. Soil microbial biomass and activity in response to *Eucalyptus* plantation and natural regeneration on tropical soil. Forest Ecology and Management, 2003, 174(1/3): 1-11.

[15] Cortez C T, Nunes L A P L, Rodrigues L B, Eisenhauer N, Araújo A S F. Soil microbial properties in *Eucalyptus grandis* plantations of different ages. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2014, 14(3): 734-742.

[16] Chen F L, Zheng H, Zhang K, Ouyang Z Y, Li H L, Wu B, Shi Q. Soil microbial community structure and function responses to successive planting of *Eucalyptus*. Journal of Environmental Sciences, 2013, 25(10): 2102-2111.

[17] Cao Y S, Fu S L, Zou X M, Cao H L, Shao Y H, Zhou L X. Soil microbial community composition under *Eucalyptus* plantations of different age in

subtropical China. European Journal of Soil Biology, 2010, 46(2): 128-135.

[18] Wu J P, Liu Z F, Sun Y X, Zhou L X, Lin Y B, Fu S L. Introduced *Eucalyptus Urophylla* plantations change the composition of the soil microbial community in subtropical China. Land Degradation & Development, 2013, 24(4): 400-406.

[19] Estrada B, Beltrán-Hermoso M, Palenzuela J, Iwase K, Ruiz-Lozano J M, Barea J M, Oehl F. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Asteriscus maritimus* (L.) Less., a representative plant species in arid and saline Mediterranean ecosystems. Journal of Arid Environments, 2013, 97: 170-175.

[20] 陈永亮, 陈保冬, 刘蕾, 胡亚军, 徐天乐, 张莘. 丛枝菌根真菌在土壤氮素循环中的作用. 生态学报, 2014, 34(17): 4807-4815.

[21] 蒋胜竞, 刘永俊, 石国玺, 潘建斌, 冯虎元. 丛枝菌根真菌物种多样性及其群落构建机制研究进展. 生命科学, 2014, 26(2): 169-180.

[22] Barto K, Friese C, Cipollini D. Arbuscular mycorrhizal fungi protect a native plant from allelopathic effects of an invader. Journal of Chemical Ecology, 2010, 36(4): 351-360.

[23] Lorenzo P, Rodríguez-Echeverría S, Freitas H. No allelopathic effect of the invader *Acacia dealbata* on the potential infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi from native soils. European Journal of Soil Biology, 2013, 58: 42-44.

[24] 杨海霞, 郭绍霞, 刘润进. 盐碱地生境中丛枝菌根真菌多样性与功能变化特征. 应用生态学报, 2015, 26(1): 311-320.

[25] 郭绍霞, 刘润进. 不同品种牡丹对丛枝菌根真菌群落结构的影响. 应用生态学报, 2010, 21(8): 1993-1997.

[26] 牛利敏, 秦华, 徐秋芳, 邬奇峰, 苗倞婧, 彭定聪. 长期种植毛竹林土壤丛枝菌根真菌群落演变趋势. 土壤学报, 2017, 54(3): 722-734.

[27] Chaiyasen A, Douds D D, Gavinlertvatana P, Lumyong S. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in *Tectona grandis* Linn.f. plantations and their effects on growth of micropropagated plantlets. New Forests, 2017, 48(4): 547-562.

[28] Qin H, Lu K P, Strong P J, Xu Q F, Wu Q F, Xu Z X, Xu J, Wang H L. Long-term fertilizer application effects on the soil, root arbuscular mycorrhizal fungi and community composition in rotation agriculture. Applied Soil Ecology, 2015, 89: 35-43.

[29] Carrillo-Saucedo S M, Gavito M E, Siddique I. Arbuscular mycorrhizal fungal spore communities of a tropical dry forest ecosystem show resilience to land-use change. Fungal Ecology, 2018, 32: 29-39.

[30] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.

[31] Daniels B A, Skipper H D. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. Methods and Principles of Mycorrhiza Research, 1982, 29-35.

[32] Biermann B, Linderman R G. Quantifying vesicular-arbuscular mycorrhizae: a proposed method towards standardization. The New Phytologist, 1981, 87(1): 63-67.

[33] Koske R E. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. Mycologia, 1987, 79(1): 55-68.

[34] Oksanen J, Kindt R, Legendre P, OíHara B, Simpson G L. The vegan package. Community Ecology Package, 2007, 10: 631-637

[35] Heijden MGA, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 2008, 11(3): 296-310.

[36] Cook R L, Binkley D, Stape J L. *Eucalyptus* plantation effects on soil carbon after 20 years and three rotations in Brazil. Forest Ecology and Management, 2016, 359: 92-98.

[37] Zhang K, Zheng H, Chen F L, Ouyang Z Y, Wang Y, Wu Y F Lan J, Fu M, Xiang X W. Changes in soil quality after converting *Pinus* to *Eucalyptus* plantations in southern China. Solid Earth, 2015, 6(1): 115-123.

[38] Zheng H, Ouyang Z Y, Wang X K, Fang Z G, Zhao T Q, Miao H. Effects of regenerating forest cover on soil microbial communities: a case study in hilly red soil region, Southern China. Forest Ecology and Management, 2005, 217(2/3): 244-254.

[39] Zheng J F, Chen J H, Pan G X, Wang G M, Liu X Y, Zhang X H, Li L Q, Bian R J, Cheng K, Zheng J W. A long-term hybrid poplar plantation on cropland reduces soil organic carbon mineralization and shifts microbial community abundance and composition. Applied Soil Ecology, 2017, 111: 94-104.

[40] 岳英男, 杨春雪. 松嫩盐碱草地土壤理化特性与丛枝菌根真菌侵染的相关性. 草业科学, 2014, 31(8): 1437-1444.

[41] Jaiyeoba I A. Changes in soil properties related to conversion of savannah woodland into pine and eucalyptus plantations, Northern Nigeria. Land Degradation and Development, 1998, 9(3): 207-215.

[42] Laclau J P, Ranger J, de Dieu Nzila J, Bouilleta J P, Deleporte P. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 2. Chemical composition of soil solutions. Forest Ecology and Management, 2003, 180(1/3): 527-544.

[43] Hart M M, Reader R J, Klironomos J N. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. Mycologia, 2001, 93(6): 1186-1194.

[44] Mirzaei J, Moradi M. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in *Amygdalus scoparia* Spach plantations and a natural stand. Journal of Forestry Research, 2017, 28(6): 1209-1217.

[45] 张海波, 梁月明, 冯书珍, 赵紫薇, 苏以荣, 何寻阳. 土壤类型和树种对根际土丛枝菌根真菌群落及其根系侵染率的影响. 农业现代化研

究, 2016, 37(1): 187-194.

[46] 马琨, 陶媛, 杜茜, 王占军, 蒋齐. 不同土壤类型下 AM 真菌分布多样性及与土壤因子的关系. 中国生态农业学报, 2011, 19(1): 1-7.

[47] 王发园, 刘润进, 林先贵, 周健民. 几种生态环境中 AM 真菌多样性比较研究. 生态学报, 2003, 23(12): 2666-2671.

[48] Rhoades C, Binkley D. Factors influencing decline in soil pH in Hawaiian *Eucalyptus* and *Albizia* plantations. Forest Ecology and Management, 1996, 80(1/3): 47-56.

[49] Sicardi M, Garcia-Préchac F, Frioni L. Soil microbial indicators sensitive to land use conversion from pastures to commercial *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) plantations in Uruguay. Applied Soil Ecology, 2004, 27(2): 125-133.

[50] Soumare A, Sall S N, Sanon A, Cissoko M, Hafidi M, Ndoye I, Duponnois R. Changes in soil pH, polyphenol content and microbial community mediated by *Eucalyptus camaldulensis*. Applied Ecology and Environmental Research, 2016, 14(3): 1-19.

[51] Soka G E, Ritchie M E. Arbuscular mycorrhizal spore composition and diversity associated with different land uses in a tropical savanna landscape, Tanzania. Applied Soil Ecology, 2018, 125: 222-232.

[52] 任爱天, 鲁为华, 杨洁晶, 马春晖. 石河子绿洲区苜蓿地丛枝菌根真菌的多样性及与土壤因子的关系. 草业科学, 2014, 31(9): 1666-1672.