

DOI: 10.5846/stxb202101280295

张铁, 于存, 戚玉娇. 喀斯特森林常见树种倒木分解对土壤真菌群落组成及分布规律的影响. 生态学报, 2022, 42(7): 2774-2783.

Zhang T, Yu C, Qi Y J. Effects of fallen woods decomposition of common tree species on soil fungal community composition and distribution in karst forest. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2774-2783.

喀斯特森林常见树种倒木分解对土壤真菌群落组成及分布规律的影响

张 铁, 于 存, 戚玉娇 *

贵州大学林学院, 贵阳 550025

摘要: 倒木是森林生态系统的重要组成部分, 其分解调控着土壤的养分循环, 同时也影响着土壤微生物群落结构。但目前鲜见关于倒木分解对土壤微生物群落影响方面的报道。选取贵州茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林中处于轻、中和重度腐烂等级的狭叶润楠 (*Machilus rehderi*)、枫香 (*Liquidambar formosana*)、青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*) 和圆果化香 (*Platycarya longipes*) 4 种常见树种倒木为研究对象, 以距倒木外围的 3 个不同水平距离 (10cm、30cm 和 50cm) 的土壤样品为实验材料, 分析倒木树种、腐烂等级和距离对土壤真菌种类及多样性的影响。结果表明: 1) 喀斯特森林 4 种树种倒木所影响土壤真菌群落在门级分类上主要为子囊菌门、担子菌门和毛霉门, 优势属有 *Mortierella* spp.、*Phlebia* spp.、*Pluteus* spp. 和 *Chaetomium* spp. 等; 2) 倒木的树种对土壤真菌群落相对丰度的影响有差异, 圆果化香倒木下的土壤真菌丰富度 Chao1 指数显著高于青冈栎; 3) 随腐烂程度加深, 4 种树种倒木下的土壤真菌群落多样性呈显著增加趋势; 4) 土壤真菌群落丰度随着距倒木距离的增大 (10—50cm) 变化明显, 如狭叶润楠影响的 *Pluteus* spp.、*Mortierella* spp. 和 *Ganoderma* spp., 枫香的 *Chaetomium* spp., 圆果化香的 *Mortierella* spp. 和青冈栎的 *Phlebia* spp. 和 *Oliveonia* spp. 等。本研究量化了喀斯特森林倒木所影响的土壤真菌群落组成及分布规律, 在一定程度上为倒木分解与土壤微生物群落之间的作用机制的深入探索提供了科学依据。

关键词: 喀斯特森林; 土壤真菌; 倒木分解; 亚热带

Effects of fallen woods decomposition of common tree species on soil fungal community composition and distribution in karst forest

ZHANG Tie, YU Cun, QI Yujiao *

College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China

Abstract: Fallen wood is an important component of the forest ecosystem, which plays an important role in ecological conservation, biodiversity maintenance, and forest renewal. Its decomposition regulates the nutrient cycle of the soil and often changed to changes in microbial community structure of the soil. Therefore, quantify the influence of the fallen wood on soil fungus community and distribution is very significance. However, there are few reports about the effects of decomposition of fallen wood on soil microbial community, especially in Maolan kast evergreen broad-leaved deciduous mixed forest, a rare remaining subtropical karst forest with strong original in China and even the world. In this paper, the fallen woods of four common tree species (*Machilus rehderi*, *Liquidambar formosana*, *Cyclobalanopsis glauca*, and *Platycarya longipes*) that are in mildly, moderately and severely deciduous decay levels in Maolan's evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Guizhou are selected as the research object. Three different horizontal distances

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32060266, 31700385); 贵州省科技计划项目 (黔科合基础[2020]1Y124); 贵州省一流学科建设项目 (GNYL[2017]007)

收稿日期: 2021-01-28; 网络出版日期: 2021-12-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yjq@gzu.edu.cn

(10 cm, 30 cm, and 50 cm) from the outer edge of the fallen wood were used to analyze the effects of tree species, decay grade and distance on the types and abundance of soil fungi community. The results show that: 1) the soil fungi affected by the fallen woods of the four tree species in the karst forest are mainly *Ascomycota*, *Basidiomycota* and *Mucor* in the phylum classification, and the dominant genera are *Mortierella* spp., *Phlebia* spp., *Pluteus* spp. and *Chaetomium* spp., etc; 2) Different tree species of fallen woods have different effects on the relative abundance of soil fungi communities. The soil fungi richness Chao1 index under the fallen wood of the *Platycarya longipes* is significantly higher than that of *Cyclobalanopsis glauca*; 3) With the deepening of decay, the soil fungal community diversity under the fallen wood of the four tree species showed a significant increasing trend; 4) The abundance of soil fungal communities changes significantly with the increase of the distance from the fallen wood (10—50 cm), such as *Pluteus* spp., *Mortierella* spp. and *Ganoderma* spp. are affected by *Machilus rehderi*, *Chaetomium* spp. of *Liquidambar formosana*, *Mortierella* spp. of *Platycarya longipes*, *Phlebia* spp. and *Oliveonia* spp. of *Cyclobalanopsis glauca*, etc. This study quantified the soil fungal communities composition and distribution patterns affected by fallen woods in karst forests, and provided a scientific basis for further exploration of the mechanism of interaction between soil microbial communities and fallen wood decomposition to some extent.

Key Words: karst forest; soil fungi; decomposition of fallen wood; subtropical

倒木是森林生态系统的重要组分,其在生态保育、生物多样性维持以及森林更新等方面发挥重要作用^[1-2]。倒木的分解是森林生态系统中一个极其重要的生态过程,其分解后为周围其它树木和生物提供了更多的生长空间^[2-3]。同时,倒木也是森林生态系统中重要的碳、氮和磷养分库^[4-5],它为土壤中的微生物提供能量来源,改变土壤微生物群落结构和组成^[6-7]。因此,量化倒木分解对土壤真菌群落及分布规律的影响意义重大。

倒木的分解是微生物侵入、淋溶和风化破碎等交互作用的结果^[3]。通常,倒木在分解生物体和淋溶等的驱动下,会经历异养呼吸,生物转化,物理破碎,浸出等过程^[1]。其间,部分元素以呼吸形式释放^[8],部分元素流入土壤^[1]。随着分解的进行,倒木下的土壤有机质和养分含量会发生改变^[9-10]。微生物作为影响倒木分解的关键因素之一,可将倒木中复杂的底物分解成小分子化合物^[11],从而使倒木的碳结构和质量发生变化^[12]。因此,倒木分解过程与其上微生物的关系受到越来越多的学者关注。如 Makipaa 等^[13]发现甲烷氧化细菌是所有木材腐烂阶段中固氮的主要组分,其固氮的来源主要是由真菌分解倒木产生。袁腾飞^[14]发现亚热带森林中倒木氮含量与倒木中真菌群落生物量存在正相关关系。常晨晖等^[7]发现亚热带高山森林中倒木随着腐烂程度的加深,其内微生物群落生物量显著增大。同样,倒木分解与土壤微生物群落之间也存在复杂的联系^[2]。土壤微生物作为土壤中最活跃的部分,同时调节着控制生态系统氮循环的关键过程^[15]。而倒木与森林土壤直接接触,其分解、淋溶和破碎的产物会对土壤微生物群落产生一定的影响^[16]。近年来,相关报道指出倒木在腐解过程中会改变土壤真菌群落组分和多样性,如王越^[17]对香樟、白栎和三角槭等不同树种倒木分解的研究以及蔡琳颖^[18]对针阔混交林、山地矮林和常绿阔叶林等不同林型倒木分解的研究。此外,焦阳等^[19]对长白山森林倒木分解的研究得出,褐腐和白腐菌条件下倒木影响的土壤有机碳增量存在距离上的差异。因此倒木对土壤真菌多样性的影响程度与倒木腐烂等级、倒木特性及其所处环境等密切相关,且存在一定的影响范围。但目前仍然少见倒木分解对土壤微生物群落影响方面的研究,尤其是将倒木树种、腐烂等级和距离的影响进行综合考虑的更是鲜有报道。

茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林是喀斯特地区非地带性顶级植被。近年来对茂兰喀斯特森林的研究主要集中在喀斯特森林小生境^[20]、土壤养分特征^[21]、物种多样性维持机制^[22]、林木空间格局^[23]、凋落物分解^[24]等方面,仍缺乏倒木分解对森林土壤微生物群落及其分布规律影响的相关研究。相比于细菌,真菌因能主导木材类复杂有机物质的降解,其在倒木分解过程中具有较高的贡献性^[25],是倒木的主要分解者。因此,

本文以茂兰典型喀斯特森林 4 种常见树种,狭叶润楠(*Machilus rehderi*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)和圆果化香(*Platycarya longipes*)倒木为研究对象,结合团队前期的倒木分解对土壤理化性质影响的研究结果^[26],对土壤真菌群落采用精度较高的高通量测序分类方法,分析和探讨倒木的树种、腐烂等级和距倒木的距离对土壤真菌群落特征及分布的影响,以期为今后倒木分解规律的深入研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地选择贵州茂兰国家级自然保护区,地理位置为 25°3'N, 107°9'E。最高海拔 1078m,最低海拔 430m,平均海拔 800m。该区属于中亚热带山地湿润气候,年均温度 18.3℃,积温 5767.9℃,全年降水量 1320.5mm,年平均相对湿度 80%^[27]。地貌类型是由石灰岩及白云岩构成的裸露率高于 90%的典型喀斯特地貌,土层浅薄,土壤有机质含量丰富。植被类型以中亚热带石灰岩区常绿落叶阔叶混交林为主,区内林分郁闭度高达 0.95。林冠层平均高度 10—20m。乔木层主要有圆果化香(*Platycarya longipes*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、小叶栎树(*Boniodendron minus*)、狭叶润楠(*Machilus rehderi*)等,灌木层主要有小果十大功劳(*Mahonia bodinieri*)、南天竹(*Nandina domestica*)、球核荚蒾(*Viburnum propinquum*)等,草本层主要有翠云草(*Selaginella uncinata*)、天门冬(*Asparagus cochinchinensis*)等^[22]。

1.2 样品采集

在喀斯特常绿落叶阔叶混交林内选取狭叶润楠、青冈栎、枫香和圆果化香 4 种常见树种的倒木,按照 Sollins^[28]提出的三级腐烂等级进行划分,Ⅰ级(轻度):倒木的树皮及侧枝较完整,边材完好无损;Ⅱ级(中度):倒木的树皮大部分脱落,少部分边材分解;Ⅲ级(重度):倒木几乎没有树皮,边材大面积分解,部分心材也开始分解。每个树种的同一腐烂等级选择 3 个重复,分别采集包括心材、边材和树皮的圆盘密封保存带回用作倒木理化性质的分析。另外,在距倒木边际 10cm、30cm 和 50cm 处分别取去除表层凋落物的表层土壤(0—10cm)样品,每个距离处进行多点混合取样。本次现场采集样品后马上用样品盒封装再放入干冰冷藏,当天快递加急送往派森诺生物公司检测。

1.3 土壤真菌多样性分析

高通量测序对样本采用 Nanodrop 进行 DNA 定量,并通过 1.2% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 提取质量。采用全式金公司的 Pfu 高保真 DNA 聚合酶进行目标片段 PCR 扩增。PCR 扩增回收产物使用 Quant-iT PicoGreen dsDNA Assay Kit 荧光试剂定量。采用 Illumina MiSeq/NovaSeq 平台对群落 DNA 片段进行双端(Paired-end)高通量测序,测序目标片段的最佳长度为 200—450bp。利用核糖体 RNA 保守区域设计引物来扩增 rRNA 基因的单个或多个可变区后测序。将原始序列按照 index 和 Barcode 信息,进行文库和样本划分,并去除 barcode 序列,按照 QIIME2 dada2 分析流程中的 DADA2 方法进行原始序列去噪或 OTU 聚类^[29]。得到最终所需序列进行微生物多样性分析。

1.4 数据分析

(1)物种分类学注释:首先调用 qiime cutadapt trim-paired 切除序列的引物片段,弃去未匹配引物的序列;然后通过 qiime dada2 denoise-paired 调用 DADA2 进行质控、去噪、拼接、去嵌合体。对每个样本的测序量进行序列长度分布统计。对于真核微生物 18S rRNA 基因,默认选用 Silva 数据库(Release132);3)对于真菌 ITS 序列的,默认选用 UNITE 数据库(Release 8.0, <https://unite.ut.ee/>)进行注释。

(2)物种组成分析:对注释后的 ASV/OTU 表采用稀疏(Rarefaction)的方法抽平统计,可获得每个样本中的微生物群落各分类水平的具体组成表。分类学组成分析使用 Origin18 软件进行门和属分类水平上的组成分布的可视化,并以柱状图呈现分析结果。

(3)Alpha 多样性分析:使用 Chao1 指数和 Shannon-Wiener 指数来分析真菌群落多样性。使用未抽平的

ASV/OTU 表, QIIME2 (2019.4) 中的“qiime diversity alpha-rarefaction”命令计算以上指数, 最小抽平深度为 10。

(4) 倒木及土壤理化性质分析是基于本团队前期的研究结果^[26]。

为了便于比较, 单独对树种的分析采用的是重度腐烂等级和距离倒木 10cm 内的数据, 对腐烂等级的分析采用的是距离倒木 10cm 内的数据。采用单因素方差分析和 Duncan 多重比较对土壤真菌群落多样性指数进行差异性检验。使用 R 语言的 Vegan 包和 ggplot2 包进行不同腐烂等级下土壤真菌群落结构的非度量多维尺度分析 (NMDS), 采用 QIIME2 (2019.4) 计算土壤真菌 Alpha 多样性指数, Excel 2016 和 Origin 18 进行数据处理和绘图。

2 研究结果

2.1 倒木的树种对土壤真菌类群的影响

2.1.1 树种对土壤真菌类群的影响

对土壤真菌门水平分析发现 (图 1), 4 种树种影响的土壤真菌相对丰度位于前 3 的优势菌门均为子囊菌门、担子菌门和毛霉门。狭叶润楠倒木下土壤真菌相对丰度大小依次为子囊菌门 18.78%, 担子菌门 6.48% 和毛霉门 6.73%。枫香倒木下土壤真菌相对丰度为子囊菌门 26.08%, 担子菌门 9.8% 和毛霉门 3.1%。青冈栎倒木下土壤真菌相对丰度为子囊菌门 19.57%, 担子菌门 14% 和毛霉门 8.04%。圆果化香倒木下土壤真菌相对丰度为子囊菌门 22.08%, 担子菌门 8.16% 和毛霉门 7.48%。

不同树种倒木所影响的土壤真菌群落在属分类等级中相对丰度情况如图 2。狭叶润楠倒木影响的主要土壤真菌群落平均相对丰度大小依次为 *Pluteus*

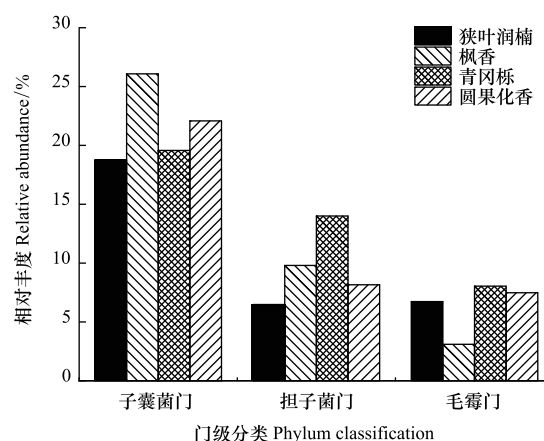


图 1 倒木下土壤真菌门级分类

Fig.1 Phylum classification of soil fungi under Fallingwood

(7.0%), *Mortierella* (6.65%), *Camarographium* (3.1%), *Tomentella* (2.0%), *Phloeomana* (1.6%), *Ganoderma* (1.5%), *Mucor* (1.4%) 和 *Fusarium* (1.3%), 另有 37.7% 的真菌在界分类等级上为未知类型。枫香倒木影响的土壤真菌群落平均相对丰度大小依次为 *Mortierella* (6.5%), *Fusarium* (2.2%), *Chaetomium* (1.8%), *Ganoderma* (1.8%), *Humicola* (1.2%), *Cercophora* (1.2%) 和 *Staphylotrichum* (1.0%), 另有 46.8% 的真菌在界分类等级上为未知类型。青冈栎倒木影响的土壤真菌群落相对丰度大小依次为 *Mortierella* (7.2%), *Fusarium* (1.8%), *Chaetomium* (1.7%), *Pluteus* (1.5%), *Cercophora* (1.3%), *Ganoderma* (1.2%), *Humicola* (1.1%) 和 *Aspergillus* (1.0%), 有 35.6% 的真菌在界分类等级上为未知类型。圆果化香倒木影响的土壤真菌群落相对丰度大小依次为 *Alternaria* (5.7%), *Fusarium* (3.3%), *Mortierella* (2.9%), *Chaetomium* (1.2%), *Papiliotrema*, *Plectosphaerella* 和 *Humicola* 均为 1.0%, 另有 37.3% 的真菌在界分类等级上为未知类型。

2.1.2 树种对土壤真菌多样性的影响

圆果化香倒木下土壤真菌群落 Chao1 指数显著高于青冈栎, 其它树种间的 Chao1 指数与 Shannon-Wiener 指数均无显著差异 (表 1)。

2.2 倒木的腐烂等级对土壤真菌类群的影响

2.2.1 腐烂等级对土壤真菌群落多样性的影响

狭叶润楠倒木下的土壤真菌 Shannon-Wiener 指数在中重度腐烂等级下高于轻度腐烂 ($P < 0.05$), Chao1 指数在不同腐烂等级间无显著变化。枫香倒木的 Chao1 指数和 Shannon 指数在中重度腐烂等级下显著高于轻度腐烂等级。青冈栎倒木的 Chao1 指数在中度腐烂下显著高于重度腐烂等级, 其 Shannon 指数在重度腐烂下

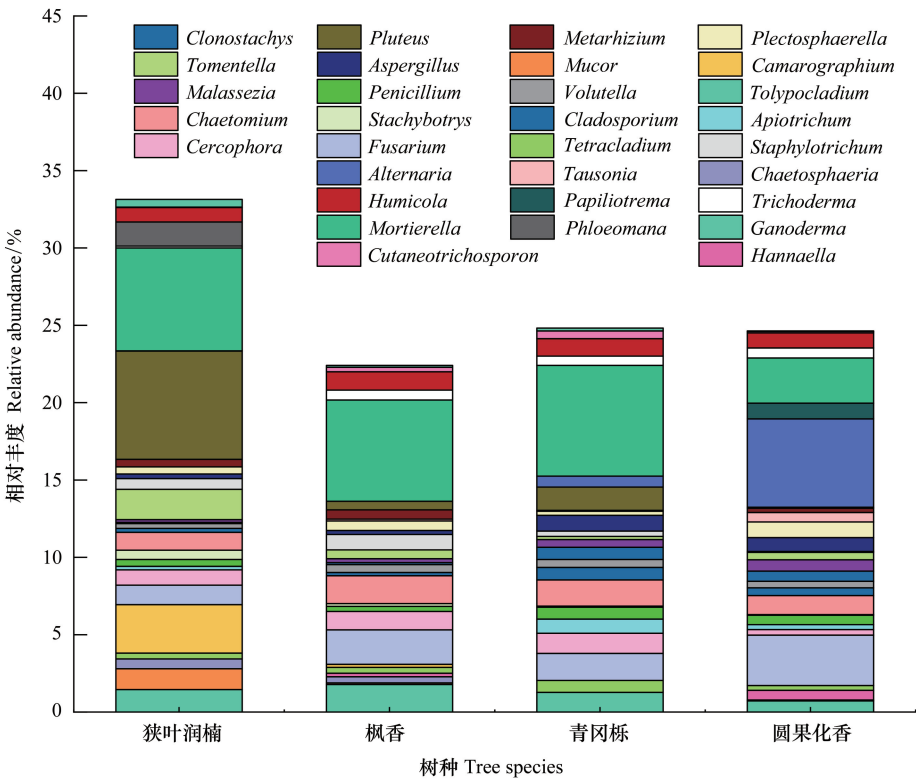


图 2 倒木下土壤真菌属级相对丰度图

Fig.2 Relative abundance of fungi of genus Rank in undergrowth soil

曲霉菌属 *Aspergillus*; 粉红螺旋聚孢霉 *Clonostachys*; 棉革菌属 *Tomentella*; 马拉色菌属 *Malassezia*; 毛孢子菌属 *Cutaneotrichosporon*; 尾柄孢壳属 *Cercophora*; 光柄菇属 *Pluteus*; 青霉菌属 *Penicillium*; 灵芝属 *Canoderma*; 镰刀菌属 *Fusarium*; 链格孢菌 *Alternaria*; 腐质霉属 *Humicola*; 被孢霉属 *Mortierella*; 毛壳菌属 *Chaetomium*; 绿僵菌 *Metarhizium*; 毛霉属 *Mucor*; 刺座霉属 *Volutella*; 四枝孢属 *Tetracadium*; 弯颈霉属 *Tolypocladium*; 毕赤酵母属 *Papiliotrema*; 小不整球壳属 *Plectosphaerella*; 枝孢属 *Cladosporium*; 圆孢霉属 *Staphylotrichum*; 刺球菌属 *Chaetosphaeria*; 木霉属 *Trichoderma*; 葡萄穗霉孢菌属 *Stachybotrys*; 戴维氏属 *Hannaella*

显著高于轻度腐烂。圆果化香倒木的 Chao1 指数与 Shannon 指数在重度腐烂下显著高于轻度腐烂等级 (表 2)。

表 1 各树种倒木下的土壤真菌多样性指数

Table 1 Soil fungal diversity index of each tree species at the severe rotting level

树种 Tree species	Chao1 指数 Chao1 index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index
狭叶润楠 <i>Machilus rehderi</i>	455.92±196.72ab	6.72±0.76a
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	403.32±110.69ab	7.14±0.45a
青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	385.58±65.94b	7.11±0.4a
圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	571.78±222.62a	7.21±0.67a

不同小写字母表示同一指数在不同树种间差异显著 ($P<0.05$)

2.2.2 腐烂等级对土壤真菌群落结构的影响

对土壤真菌群落结构的非度量多维尺度分析结果显示 (图 3), 同一树种不同腐烂程度之间无重合部分, 各树种下的土壤真菌群落在轻度、中度和重度腐烂等级均呈聚集分布模式, 说明这 4 种倒木的腐烂等级对土壤真菌群落确有显著影响。

表 2 各树种在不同腐烂等级下的土壤真菌多样性指数

Table 2 Soil fungal diversity index of each tree species at different decay grades

树种 Species	腐烂等级 Decay class	Chao1 指数 Chao1 index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index
狭叶润楠 <i>Machilus rehderi</i>	轻度腐烂	473.01±132.24a	5.75±1.16b
	中度腐烂	606.23±157.97a	6.91±1.21a
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	轻度腐烂	455.92±196.72a	6.72±0.76ab
	中度腐烂	373.97±133.45b	6.70±0.52b
青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	轻度腐烂	592.58±96.25a	7.23±0.33a
	中度腐烂	403.32±110.69b	7.14±0.45ab
圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	轻度腐烂	424.30±169.23ab	6.43±1.03b
	中度腐烂	546.61±142.46a	7.55±0.38ab
	轻度腐烂	385.58±65.94b	7.11±0.40a
	中度腐烂	366.80±129.49b	5.95±0.93b
	轻度腐烂	527.82±138.43ab	6.84±1.22ab
	中度腐烂	571.78±222.62a	7.21±0.67a

不同小写字母表示同一树种在不同腐烂等级间差异显著 ($P < 0.05$)

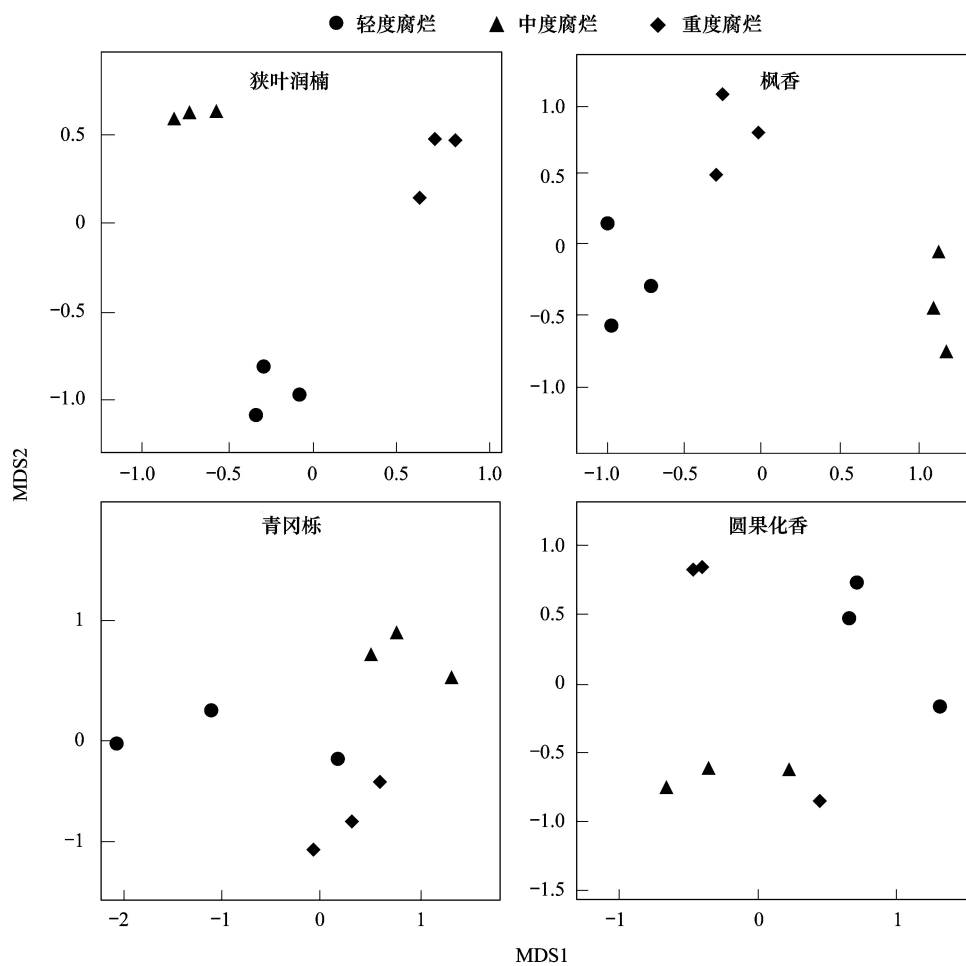


图 3 各树种不同腐烂等级下土壤真菌群落结构的非度量多维尺度转化排序 (NMDS) 分析

Fig.3 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of soil fungal community structure at different decay levels of each tree species

2.3 距倒木的距离对土壤真菌群落多样性的影响

距倒木不同距离处的土壤真菌群落多样性见表 3。狭叶润楠倒木所影响的土壤真菌群落 Shannon-Wiener 指数在 10cm 处为 7.32, 高于 50cm 处的 5.88 ($P<0.05$), 枫香所影响的土壤真菌群落 Chao1 指数在 10cm 处为 541.08, 显著高于 50cm 处的 320.07。其它树种不同距离处的土壤真菌多样性指数无显著差异。

表 3 各树种在不同距离下的土壤真菌多样性指数

Table 3 Soil fungal diversity index of each tree species at different distances

树种 Species	距离/cm Distance	Chao1 指数 Chao1 index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index
狭叶润楠 <i>Machilus rehderi</i>	10	541.89±75.82a	7.32±0.42a
	30	361.07±36.06a	6.95±0.09ab
	50	464.79±304.27a	5.88±0.67b
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	10	541.08±49.57a	7.37±0.52a
	30	348.81±53.86b	7.19±0.3a
	50	320.07±50.21b	6.87±0.34a
青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	10	373.55±62.4a	7.22±0.3a
	30	357.58±77.15a	7.0±0.6a
	50	425.60±25.82a	7.11±0.05a
圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	10	712.43±298.61a	7.53±0.73a
	30	499.48±115.8a	7.09±0.33a
	50	503.43±128.13a	7.01±0.74a

不同小写字母表示同一树种在不同距离间差异显著 ($P<0.05$)

为进一步探究距离对土壤真菌群落的影响, 分别对距倒木 10cm 和 50cm 处的土壤真菌群落相对丰度进行分析(表 4)。*Pluteus*、*Mortierella*、*Ganoderma* 和 *Hebeloma* 受狭叶润楠倒木影响较大, 50cm 与 10cm 处的相对丰度分别相差 6.27%、4.05%、4.04% 和 2.09%。*Tetracladium* 受枫香倒木影响较大, 其在 50cm 处比 10cm 处的相对丰度减少 1.02%。受青冈栎倒木影响较大的土壤真菌类群为 *Phlebia* 和 *Oliveonia*, 在 50cm 处比 10cm 处的相对丰度分别减少 1.62% 和 1.4%。受圆果化香倒木距离影响较大的土壤真菌群落为 *Alternaria*、*Mortierella*、*Fusarium* 和 *Ganoderma*, 50cm 与 10cm 处的相对丰度分别相差 5.27%、2.48%、1.56% 和 1.26%。

表 4 各树种在不同距离下的土壤真菌群落相对丰度

Table 4 Relative abundance of soil fungal communities of different tree species at different distances

树种 Tree species	真菌群落 Fungal communities	相对丰度 Relative abundance/%	
		距离 10cm	距离 50cm
狭叶润楠 <i>Machilus rehderi</i>	光柄菇属 <i>Pluteus</i>	7.00	0.73
	被孢霉属 <i>Mortierella</i>	6.65	2.60
	灵芝属 <i>Ganoderma</i>	1.45	5.50
	滑锈伞属 <i>Hebeloma</i>	0.01	2.10
	瘤孢地菇属 <i>Terfezia</i>	1.49	0.07
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	四枝孢属 <i>Tetracladium</i>	0.38	1.41
	黑盘孢属 <i>Melanconiella</i>	0.00	0.89
	毛壳属 <i>Chaetomium</i>	0.00	0.59
圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	链格孢属 <i>Alternaria</i>	5.71	0.44
	镰刀菌属 <i>Fusarium</i>	3.26	1.70
	灵芝属 <i>Ganoderma</i>	0.72	1.98
	被孢霉属 <i>Mortierella</i>	2.92	5.41
	白腐菌属 <i>Phlebia</i>	0.23	1.85
青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	欧立菌属 <i>Oliveonia</i>	0.02	1.42

3 讨论

倒木分解是由微生物主导的生物化学过程,倒木在分解过程中经破碎淋溶后的产物输入土壤会对土壤的微生物群落结构产生一定的影响^[17]。喀斯特森林 4 种树种倒木所影响的土壤真菌在门级分类上主要为子囊菌门、担子菌门和毛霉门(图 1),优势属有 *Mortierella*、*Phlebia*、*Pluteus* 和 *Chaetomium* 等(图 2)。因倒木富含木质素,担子菌门中如白腐真菌就能够分解碳氮比高的木质素^[30],而光柄菇属(*Pluteus*)中的大多数种则多生于腐木上,通过淋溶破碎到林地上使得土壤中的 *Pluteus* 增多^[31]。因此担子菌在倒木这样的生长环境下,更多地利用降解的残留物达到快速增长的目的^[32]。其它腐生真菌,如子囊菌门毛壳属(*Chaetomium*),能够产生多种拮抗物质和纤维素酶,可以分解倒木碎片的纤维素^[33],接合菌门中的被孢霉菌(*Mortierella*)不仅具有分解多种复杂有机化合物的能力,亦可抵御某些真菌和细菌病原菌的生长繁殖,通过改善土壤碳磷养分转化、分泌生长激素、合成抗生素抑制病原菌来促进植被生长^[34]。灵芝属(*Ganoderma*)常侵染腐朽干基^[35],黑盘孢属(*Melanconium*)多数种类是木本阔叶树枝的寄生菌^[36-37]。因此,通过倒木分解对土壤微生物群落的影响研究可以揭示倒木的腐解机制。

虽然倒木覆盖所影响的土壤真菌群落结构组成相似,但不同树种倒木下的土壤真菌丰度和多样性存在差异(表 1,图 2)。这种差异往往是由不同树种自身木材特性决定的,即树种化学性质和结构差异会导致倒木分解过程中对土壤理化性质和微生物结构的影响差异^[17]。以往报道得出不同性质的植物凋落物分解会对土壤微生物群落造成不同的影响^[38]。因此,倒木下土壤微生物丰富度与倒木本身及其所影响的土壤元素含量息息相关^[19,39-40]。如王越^[17]和胡芳^[41]等人研究表明土壤真菌群落多样性指数与土壤氮和磷含量呈正相关,胡芳^[41]发现土壤真菌群落多样性与土壤钾含量呈负相关。本研究中圆果化香倒木下的土壤真菌丰富度 Chao1 指数高于青冈栎(表 1),与前期报道的圆果化香倒木下土壤全氮含量显著高于青冈栎,有效磷、速效钾、有机碳和碳氮比低于青冈栎的结果相对应^[26]。因为较高的氮素利于微生物的繁殖,其含量的多少决定微生物的数量及活性^[42],倒木的分解增大了土壤微生物对氮元素的固持^[43]。适当的磷添加也能够提高土壤微生物活性^[44]、木材腐朽菌的菌丝和有机物的持续分解会导致磷素的相对富集^[45-46]。虽然圆果化香和青冈栎倒木下全磷的含量差异不显著,但有效磷易于吸附络合的铝、铁离子,其含量与倒木分解的有机质被消耗而铝铁离子的释放有关^[47-48]。而土壤碳氮比的增加通常会促进土壤细菌的增殖,降低土壤真菌的活性^[49]。钾具有较高的迁移特性^[50-51],易在土壤真菌作用下被植被吸收和利用^[49]。可见,不同树种倒木分解对土壤真菌群落具有不同调节能力。

另外,倒木分解对土壤微生物群落的影响程度与所处的腐烂等级有关。本研究显示喀斯特森林 4 种树种倒木下的土壤真菌群落多样性随腐烂程度加深显著增加(表 2)。以往对秸秆的研究发现,秸秆还田后会增加土壤氮磷含量及土壤微生物群落的多样性^[52-53],但秸秆只有短期效益(1 年和 2 年),当时间超过 5 年时秸秆还田对土壤微生物多样性的影响会显著性降低^[53-54]。与秸秆不同,倒木分解周期至少 20 年以上且储量巨大^[3],然而倒木与秸秆元素释放等对土壤的作用机制有相似之处,即氮磷等元素的淋溶释放会提高土壤微生物多样性^[54-55]。本区域 4 种树种倒木临近土壤的氮磷含量均随着腐烂程度的加深呈现显著递增趋势^[26],土壤腐殖质组分、有机碳的释放也随着倒木分解等级的增加而增加^[26]。通常,倒木在分解初期的养分物质刚被分解和释放,含量较低。到分解中后期,木质结构变疏松,与土壤接触面积变大,土壤真菌对倒木的腐解加速,腐殖化进程加快^[55]。同时倒木中大量的木质素等渗透到土壤中被担子菌门的真菌群落和木腐菌等分解利用^[56],促进土壤有机质的积累^[40,57],增加了土壤真菌群落的多样性^[54]。

在小尺度空间区域内,倒木可能是森林表层土壤碳氮等的重要输入源^[58]。喀斯特森林土壤真菌群落丰度随着距倒木距离的增大(10—50cm)变化明显,包括很多优势真菌群落如狭叶润楠影响的 *Pluteus* spp.、*Mortierella* spp.和 *Ganoderma* spp.,枫香的 *Chaetomium* spp.,圆果化香的 *Mortierella* spp.和青冈栎的 *Phlebia* spp.和 *Oliveonia* spp.等(表 4)。另外,狭叶润楠和枫香倒木对土壤真菌群落多样性和丰富度的影响随距离增大呈

减小趋势(表3),这与焦阳^[19]对长白山森林倒木腐解的研究得出的近倒木处真菌数量高于远离倒木处的结果一致,说明倒木分解对土壤真菌群落的影响存在一定的距离范围。然而,与狭叶润楠和圆果化香相比,枫香和青冈栎倒木所影响的不同距离处土壤真菌群落相对丰度差值却较小。且圆果化香和青冈栎倒木分解对土壤真菌群落多样性或丰富度的影响也没有表现出明显的距离差异,可能与不同树种的木材特性差异以及倒木周边微环境的影响有关。本研究中倒木的采样点集中在同一区域,大体上保证了温度和湿度等气候条件和海拔的一致性,但微地形和微环境的影响不可避免。特别是因雨水对倒木的淋溶和对土壤的冲刷等作用,会存在倒木下土壤发生迁移的情况。因此,后期可考虑综合分析影响因素或控制实验对相关研究进行深入探索^[26]。

4 结论

茂兰喀斯特森林4种常见树种倒木所影响的土壤真菌群落结构组成相似,且不同树种倒木下的土壤真菌丰度和多样性存在差异。随着倒木分解程度的加深,4种树种倒木下的土壤真菌群落多样性显著增加。倒木分解对土壤真菌的影响存在一定的距离范围,但会受微地形和微环境的影响。

参考文献(References):

- [1] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, Sollins P, Gregory S V, Lattin J D, Anderson N H, Cline S P, Aumen N G, Sedell J R, Lienkaemper G W, Cromack K Jr, Cummins K W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 2004, 34: 59-234.
- [2] 魏书精, 孙龙, 魏书威, 胡海清. 森林生态系统粗木质残体研究进展. *浙江农林大学学报*, 2013, 30(4): 585-598.
- [3] 侯平, 潘存德. 森林生态系统中的粗死木质残体及其功能. *应用生态学报*, 2001, 12(2): 309-314.
- [4] Sollins P, Cline S P, Verhoeven T, Sachs D, Spycher G. Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, 17(12): 1585-1595.
- [5] Brunner A, Kimmins J P. Nitrogen fixation in coarse woody debris of *Thuja plicata* and *Tsuga heterophylla* forests on northern Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(9): 1670-1682.
- [6] Kebli H, Drouin P, Brais S, Kernaghan G. Species composition of saproxylic fungal communities on decaying logs in the boreal forest. *Microbial Ecology*, 2011, 61(4): 898-910.
- [7] 常晨晖, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 李晗, 肖洒, 苟小林, 何丽娜. 川西高山森林倒木不同分解阶段的微生物群落变化特征. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(6): 978-985.
- [8] Chambers J Q, Schimel J P, Nobre A D. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests. *Biogeochemistry*, 2001, (52): 115-131.
- [9] Brunel C, Gros R, Lerch T, Farnet A M. Changes in soil organic matter and microbial communities after fine and coarse residues inputs from Mediterranean tree species. *Applied Soil Ecology*, 2020, 149: 103516.
- [10] Pearson M, Laiho R, Penttilä T. Decay of Scots pine coarse woody debris in boreal peatland forests: Mass loss and nutrient dynamics. *Forest Ecology and Management*, 2017, 401: 304-318.
- [11] 吕明和, 周国逸, 张德强. 鼎湖山黄果厚壳桂粗死木质残体的分解. *广西植物*, 2006, 26(5): 523-529.
- [12] Tláškal V, Zrůstová P, Vrška A, Baldrian P. Bacteria associated with decomposing dead wood in a natural temperate forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(12): fix157.
- [13] Mäkipää R, Leppänen S M, Munoz S S, Smolander A, Tiirila M, Tuomivirta T, Fritze H. Methanotrophs are core members of the diazotroph community in decaying Norway spruce logs. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 120: 230-232.
- [14] 袁腾飞. 干旱对亚热带森林粗木质残体分解的影响及机制[D]. 上海: 华东师范大学, 2020.
- [15] Kuypers M M M, Marchant H K, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(5): 263-276.
- [16] Huang Z Q, Wan X H, He Z M, Yu Z P, Wang M H, Hu Z H, Yang Y S. Soil microbial biomass, community composition and soil nitrogen cycling in relation to tree species in subtropical China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 62: 68-75.
- [17] 王越. 亚热带典型树种分解初期土壤微生物群落特征及其影响机制[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.
- [18] 蔡琳颖. 倒木—土壤系统生态化学计量特征与真菌多样性的关系[D]. 广州: 华南农业大学, 2018.
- [19] 焦阳, 闫颖, 白震, 解宏图, 何红波, 张威, 张旭东. 不同倒木腐解过程对长白山森林土壤碳氮积累的影响. *土壤通报*, 2015, 46(5): 1189-1195.
- [20] 吴求生, 龙健, 李娟, 廖洪凯, 刘灵飞, 吴劲楠, 肖雄. 茂兰喀斯特森林小生境类型对土壤微生物群落组成的影响. *生态学报*, 2019, 39(3): 1009-1018.
- [21] 张平究, 潘根兴. 不同植被群落下喀斯特土壤养分及生物化学性质特征. *水土保持学报*, 2012, 26(1): 77-80, 84-84.
- [22] 安明志. 喀斯特森林土壤水分和养分格局及其植物物种多样性维持机制研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2019.
- [23] Qi Y J, Zhang G Q, Luo G L, Yang T L, Wu Q C. Community-level consequences of harsh environmental constraints based on spatial patterns analysis in karst primary forest of southwest China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 488: 119021.

- [24] 薛飞, 龙翠玲, 廖全兰, 熊玲. 喀斯特森林凋落物对土壤养分及土壤酶的影响. 森林与环境学报, 2020, 40(5): 449-458.
- [25] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, Van Der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. Science, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [26] 张宇辰. 喀斯特森林常见树种倒木分解对土壤性质的影响[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
- [27] 喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 魏鲁明, 陈正仁. 退化喀斯特森林自然恢复评价研究. 林业科学, 2000(06): 12-19.
- [28] Sollins P. Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. Canadian Journal of Forest Research, 1982, 12(1): 18-28.
- [29] 蒋玉玲, 陈旭辉, 苗青, 曲波. 辽宁省9种兰科植物根内与根际土壤中真菌群落结构的差异. 植物生态学报, 2019, 43(12): 1079-1090.
- [30] Lauber C L, Strickland M S, Bradford M A, Fierer N. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(9): 2407-2415.
- [31] 杨思思, 图力古尔. 中国光柄菇属已知种类及其分布. 菌物研究, 2010, 8(3): 169-175, 180-180.
- [32] 代红翠, 张慧, 薛艳芳, 高英波, 钱欣, 赵海军, 成浩, 李宗新, 刘开昌. 不同耕作和秸秆还田下褐土真菌群落变化特征. 中国农业科学, 2019, 52(13): 2280-2294.
- [33] 刘富江. 中国部分省(区)毛壳属真菌的分类研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2009.
- [34] Borrell A N, Shi Y, Gan Y, Bainard L D, Germida J J, Hamel C. Fungal diversity associated with pulses and its influence on the subsequent wheat crop in the Canadian prairies. Plant and Soil, 2017, 414(1): 13-31.
- [35] 魏玉莲, 戴玉成. 木材腐朽菌在森林生态系统中的功能. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1935-1938.
- [36] Voglmayr H, Rossman A Y, Castlebury L A, Jaklitsch W M. Multigene phylogeny and taxonomy of the genus *Melanconiella* (Diaporthales). Fungal Diversity, 2012, 57(1): 1-44.
- [37] Senanayake I C, Crous P W, Groenewald J Z, Maharachchikumbura S S N, Jeewon R, Phillips A J L, Bhat J D, Perera R H, Li Q R, Li W J, Tangthirasunon N, Norphanphoun C, Karunaratna S C, Camporesi E, Manawasinghe I S, Al-Sadi A M, Hyde K D. Families of *Diaporthales* based on morphological and phylogenetic evidence. Studies in Mycology, 2017, 86: 217-296.
- [38] Bending G D, Turner M K, Jones J E. Interactions between crop residue and soil organic matter quality and the functional diversity of soil microbial communities. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(8): 1073-1082.
- [39] 王树力, 袁伟斌, 杨振. 镜泊湖区4种主要森林类型的土壤养分状况和微生物特征. 水土保持学报, 2007, 21(5): 50-54.
- [40] 张超. 林隙大小对阔叶红松林林隙微环境特征的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2018.
- [41] 胡芳, 杜虎, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张芳. 典型喀斯特峰丛洼地不同植被恢复对土壤养分含量和微生物多样性的影响. 生态学报, 2018, 38(6): 2170-2179.
- [42] Schmidt A, John K, Auge H, Brand R, Horgan F G, Settele J, Zaitsev A S, Wolters V, Schädler M. Compensatory mechanisms of litter decomposition under alternating moisture regimes in tropical rice fields. Applied Soil Ecology, 2016, 107: 79-90.
- [43] Preston C M, Nault J R, Trofymow J A. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 2. ^{13}C abundance, solid-state ^{13}C NMR spectroscopy and the meaning of "lignin". Ecosystems, 2009, 12(7): 1078-1102.
- [44] Wakelin S A, Condron L M, Gerard E, Dignam B E A, Black A, O'Callaghan M. Long-term P fertilisation of pasture soil did not increase soil organic matter stocks but increased microbial biomass and activity. Biology and Fertility of Soils, 2017, 53(5): 511-521.
- [45] Clinton P W, Buchanan P K, Wilkie J P, Smail S J, Kimberley M O. Decomposition of *Nothofagus* wood in vitro and nutrient mobilization by fungi. Canadian Journal of Forest Research, 2009, 39(11): 2193-2202.
- [46] Manzoni S, Trofymow J A, Jackson R B, Porporato A. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. Ecological Monographs, 2010, 80(1): 89-106.
- [47] Borggaard O K, Raben-Lange B, Gimsing AL, Strobel B W. Influence of humic substances on phosphate adsorption by aluminium and iron oxides. Geoderma, 2005, 127(3/4): 270-279.
- [48] Pearson M, Laiho R, Penttilä T. Decay of scots pine coarse woody debris in boreal peatland forests: mass loss and nutrient dynamics. Forest Ecology and Management, 2017, 401: 304-318.
- [49] 韩世忠, 高人, 马红亮, 尹云锋, 司友涛, 杨玉盛, 陈仕东, 陆建芳, 刘功辉, 李爱萍, 郑群瑞. 中亚热带森林土壤真菌多样性的案例研究. 热带亚热带植物学报, 2015, 23(3): 343-352.
- [50] Rabinowitsch-Jokinen R, Vanha-Majamaa I. Immediate effects of logging, mounding and removal of logging residues and stumps on coarse woody debris in managed boreal Norway spruce stands. Silva Fennica, 2015, 44(1): 162.
- [51] 游惠明, 何东进, 刘进山, 蔡昌棠, 游婉斌, 肖石红. 倒木覆盖对天宝岩国家级自然保护区长苞铁杉林内土壤理化特性的影响. 植物资源与环境学报, 2013, 22(3): 18-24.
- [52] 杨凤铃, 赵方贵, 刘洪庆, 刘新. 不同烟草栽培地区土壤理化性质与 AM 真菌分布关系. 中国农学通报, 2011, 27(1): 116-120.
- [53] 张翰林, 白娜玲, 郑宪清, 李双喜, 张娟琴, 张海韵, 周胜, 孙会峰, 吕卫光. 秸秆还田与施肥方式对稻麦轮作土壤细菌和真菌群落结构与多样性的影响. 中国生态农业学报, 2021, 29(3): 531-539.
- [54] 董亮, 田慎重, 王学君, 孙泽强, 郑东峰, 刘盛林, 董晓霞, 郭洪海, 罗加法. 秸秆还田对土壤养分及土壤微生物数量的影响. 中国农学通报, 2017, 33(11): 77-80.
- [55] 刘辉, 杨万勤, 倪祥银, 肖洒, 吴福忠. 高山森林不同类型粗木质残体腐殖化特征. 生态环境学报, 2015, 24(7): 1143-1149.
- [56] Junninen K, Komonen A. Conservation ecology of boreal polypores: a review. Biological Conservation, 2011, 144(1): 11-20.
- [57] 徐阳春, 沈其荣, 冉炜. 长期免耕与施用有机肥对土壤微生物生物量碳、氮、磷的影响. 土壤学报, 2002, 39(1): 89-96.
- [58] 罗献宝, 张颖清, 徐浩, 郑俊强. 温带阔叶红松林中不同树种和倒木对土壤性质的影响. 生态环境学报, 2011, 20(12): 1841-1845.