

DOI: 10.20103/j.stxb.202407291789

陈慧,王楠,丁斌乐,谢婷思,白尚斌.毛竹扩张对常绿阔叶林土壤真菌群落的影响.生态学报,2025,45(9):4263-4275.

Chen H, Wang N, Ding B L, Xie T S, Bai S B. Effect of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) expansion on soil fungal community in evergreen broad-leaved forest. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): 4263-4275.

毛竹扩张对常绿阔叶林土壤真菌群落的影响

陈 慧¹, 王 楠^{1,2,*}, 丁斌乐², 谢婷思¹, 白尚斌^{1,2}

¹ 浙江农林大学暨阳学院, 绍兴 311800

² 浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州 311300

摘要:毛竹(*Phyllostachys edulis*)是亚热带地区重要的固碳植物,通过其独特的地下茎持续向邻近地生态系统扩张,导致生物多样性丧失和生态系统功能退化。土壤真菌在全球生物化学循环中发挥核心作用,通过驱动碳固定与分解等关键过程,连接土壤碳输入与输出。然而,目前毛竹扩张对亚热带地区土壤真菌群落结构和功能的影响尚不清楚。选取毛竹扩张带的不同林分,包括毛竹林(PE)、竹阔混交林(混交比为 20%—30%, MEP)、竹阔混交林(混交比为 60%—70%, MEB)和阔叶林(BL)为研究对象,采用 Illumina Miseq 高通量测序技术和 FUNGuild 功能预测平台,分析毛竹扩张对亚热带森林土壤真菌群落结构和功能类群的影响。研究表明:(1)毛竹林土壤真菌的 OTU 数、Chao1 指数和 Shannon-Wiener 指数显著高于竹-阔混交林和常绿阔叶林。PCoA 分析以及 Adonis 和 ANOSIM 检验均显示,不同林分土壤真菌群落结构存在显著差异($P=0.001$ 和 $P=0.002$)。(2)所有样品共检测到真菌 13 门、50 纲、125 目、283 科和 619 属,担子菌门(Basidiomycota),子囊菌门(Ascomycota),未分类菌门(unclassified_k__Fungi),被孢菌门(Mortierellomycota),罗兹菌门(Rozellomycota)和毛霉门(Mucoromycota)占土壤真菌相对丰度的 99.17%,属于土壤优势真菌。随着毛竹扩张,担子菌门(Basidiomycota)和罗兹菌门(Rozellomycota)相对丰度显著降低,毛竹林中担子菌门(Basidiomycota)和罗兹菌门(Rozellomycota)的相对丰度比常绿阔叶林低 28.4% 和 15.8%,而子囊菌门(Ascomycota)和被孢菌门(Mortierellomycota)的相对丰度显著增加。(3)真菌功能类群以腐生营养型为主,共生营养型次之。毛竹扩张导致腐生营养型真菌数量占比增加 19.21%,而共生营养真菌数量占比下降 31.72%。腐生型真菌中,木材腐生菌相对丰度在 PE 林分中占比最高,而土壤腐生菌的相对丰度在 BL 林分中占据优势,BL 林分中外生菌根真菌的相对丰度显著增加($P<0.05$)。(4)Mantel test 分析结果表明土壤 pH 值、土壤有机碳、土壤溶解性有机碳、土壤微生物量碳和土壤微生物量氮是影响真菌群落多样性的关键因子。冗余分析进一步发现土壤溶解性有机碳含量是主导土壤真菌群落结构出现显著差异的关键因子($P<0.05$)。综上所述,毛竹扩张不仅改变了土壤优势菌门和属的组成,还显著影响了腐生和共生营养型菌群的相对丰度。研究结果为理解亚热带森林碳动态及毛竹管理的生态策略提供了重要参考。

关键词:毛竹扩张;真菌群落结构;多样性;功能预测

Effect of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) expansion on soil fungal community in evergreen broad-leaved forest

CHEN Hui¹, WANG Nan^{1,2,*}, DING Binle², XIE Tingsi¹, BAI Shangbin^{1,2}

¹ Jiyang College of Zhejiang Agricultural and Forest University, Shaoxing 311800, China

² School of Forestry & Bio-technology, Zhejiang Agricultural and Forestry University, Hangzhou 311300, China

Abstract: Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) is crucial for carbon sequestration in subtropical regions. Its distinctive rhizomatic growth allows it to continually extend into surrounding ecosystems, a process associated with the decline in biodiversity and the deterioration of ecosystem functions. Soil fungi, essential to global biogeochemical cycles, facilitate key

基金项目:国家自然科学基金项目(32171786);浙江农林大学暨阳学院科研训练计划项目(202413283014,202313283012);绍兴 330 海外英才计划(61286160121)

收稿日期:2024-07-29; **网络出版日期:**2025-03-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangnan198110@163.com

processes like carbon fixation and decomposition, bridging soil carbon inputs and outputs. However, the influence of moso bamboo expansion on soil fungal community composition and function remains unclear. This study investigates the impact of moso bamboo expansion on soil fungal communities across different forest types within the expansion zone, including pure *p. edulis* forests (PE), mixed *p. edulis*-broadleaf forests (MEP, with 20%—30% broadleaf species), mixed *p. edulis*-broadleaf forests (MEB, with 60%—70% broadleaf species), and broadleaf forests (BL). Illumina MiSeq high-throughput sequencing and the FUNGuild functional annotation platform were utilized to assess the structure and functional guilds of soil fungal communities in these subtropical forests. The findings demonstrated that the OTU counts, Chao1 indices, and Shannon-Wiener indices of soil fungi in moso bamboo forests were markedly higher compared to those in mixed bamboo-broadleaf and evergreen broadleaf forests. PCoA analysis, coupled with Adonis and ANOSIM tests, revealed significant differences in soil fungal community structures among forest types ($P=0.001$ and $P=0.002$). A total of 13 fungal phyla, 50 classes, 125 orders, 283 families, and 619 genera were identified across all samples. Basidiomycota, Ascomycota, unclassified fungi (unclassified_k__Fungi), Mortierellomycota, Rozellomycota, and Mucoromycota comprised 99.17% of the relative abundance of soil fungi. With moso bamboo expanded, the relative abundances of Basidiomycota and Rozellomycota significantly decreased by 28.4% and 15.8%, respectively compared to evergreen broadleaf forests, while the relative abundance of Ascomycota and Mortierellomycota increased significantly. The predominant fungal functional group was saprotrophic, followed by symbiotic. Moso bamboo expansion led to a 19.21% increase in the proportion of saprotrophic fungi and a 31.72% decrease in symbiotic fungi. Within the saprotrophic group, wood-decaying fungi exhibited the highest relative abundance in the PE forest, whereas soil saprotrophic fungi dominated in the BL forest. In the BL forest, the relative abundance of ectomycorrhizal fungi increased significantly ($P<0.05$). Mantel test analysis identified soil pH, organic carbon content, dissolved organic carbon, microbial biomass carbon, and microbial biomass nitrogen as key factors influencing fungal community diversity. Redundancy analysis further indicated that dissolved organic carbon content was the primary factor responsible for significant differences in soil fungal community structure ($P<0.05$). In conclusion, the expansion of moso bamboo not only alters the composition of dominant fungal phyla and genera but also significantly impacts the relative abundance of saprotrophic and symbiotic fungal communities. These findings offer critical insights into the carbon dynamics of subtropical forests and the ecological management of moso bamboo.

Key Words: moso expansion; fungal community structure; diversity; function prediction

土壤微生物是全球生物化学循环的关键参与者,作为连接土壤碳输入与输出的重要纽带,土壤微生物驱动碳固定、碳降解等多个碳循环过程^[1]。土壤微生物既是碳循环的驱动者,又是有机碳的贡献者,能够通过一系列生物化学过程形成大量的微生物残体碳,更新土壤有机碳库,在土壤有机碳的固持与稳定中扮演着重要角色^[2]。土壤真菌作为土壤微生物重要类群对环境变化更为敏感,参与土壤养分循环,在土壤有机碳截存过程中发挥关键作用^[3],如 Zhu 等研究发现土壤真菌对底物的利用效率高于细菌,会产生更多的生物量进而能够储存更多的有机碳^[4]。此外,土壤真菌丝状生长方式可参与团聚体形成,进而更稳定固定土壤有机碳^[5]。

毛竹(*Phyllostachys edulis*)是禾本科刚竹属单轴散生型常绿乔木状竹类植物^[6],是我国亚热带地区一种特殊的森林类型,具有重要的经济价值和极强的固碳能力^[7-8]。同时,毛竹作为大型的克隆植物,依靠强大的地下茎持续地干扰亚热带地区地带性植被常绿阔叶林群落^[9]。毛竹扩张具有水土保持、土地修复等积极的生态功能,但也存在潜在的生态风险^[10],如 Xu 等发现毛竹扩张会导致森林群落类型发生改变^[11]。白尚斌等研究发现毛竹入侵阔叶林加剧资源与空间的竞争,造成种类成分对群落选择性及物种消退,威胁到森林生态系统稳定性^[12]。毛竹扩张改变凋落物化学计量特征,凋落物分解速率随之发生变化,导致土壤微生物群落发生变化^[13]。毛竹释放化感物质降低了竹冠层下的幼苗丰度和物种丰富度,进而导致植物群落组成和物种多样性的变化^[14],植被类型差异会影响土壤微生物活动和微生物量。此外,王杉杉等认为毛竹扩张形成大量微生物残体碳,改变土壤碳源输入使土壤微生物群落产生差异^[15]。

近年来对毛竹扩张的研究主要集中在土壤养分、植被类型及土壤细菌群落结构变化,仍缺乏毛竹扩张对

土壤真菌群落及功能的相关研究。相比于土壤细菌,真菌在土壤有机碳积累中具有较高的贡献性^[16]。因此,本研究以毛竹扩张形成不同混交比的竹阔混交林(Mixed forest, ME)、毛竹纯林(*Phyllostachys edulis*, PE)以及阔叶林(Broad-leaved forest, BL)土壤真菌为研究对象,结合土壤性质,对土壤真菌群落进行高通量测序和 FUNGuild 预测,分析和探讨毛竹扩张对土壤真菌群落结构和功能的影响,以期为今后我国亚热带地区毛竹扩张过程中土壤碳动态规律深入研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 样地概况

浙江省绍兴诸暨五泄国家森林公园(29°72′43″N, 120°05′32″E)(图1),总面积为733 hm²,平均海拔500 m,土壤类型山地红黄壤。森林公园位于中亚热带季风区丘陵山地气候,年平均温度16.2℃,平均年降水量1346.7 mm,无霜期236 d。研究区域植被为亚热带常绿阔叶林,其中主要的优势乔木树种有苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、毛竹(*Phyllostachys edulis*)、青冈(*Cyclobalanopsis glance*)和木荷(*Schima superba*)等,其林下植物主要有映山红(*Rhododendron simsii*)、连蕊茶(*Camellia fraterna*)、蕨类(*Pteridophyta*)和山矾(*Symplocos sumuntia*)等。

1.2 试验设计与样品采集

2022年9月,在五泄国家森林公园按照毛竹水平扩张方向选取典型毛竹林(PE),竹阔混交林(设置2种混交比例 MEP 和 MEB)和常绿阔叶林(BL)4种林分类型,海拔为240 m,坡度均在45°—50°之间,混交比例按照阔叶树冠幅投影面积之和占样方面积的百分比进行划分,分别为20%—30%和60%—70%,本试验4种林分类型分别设置3个重复,样地大小10 m×10 m,共计12个样地。样地基本状况见表1。

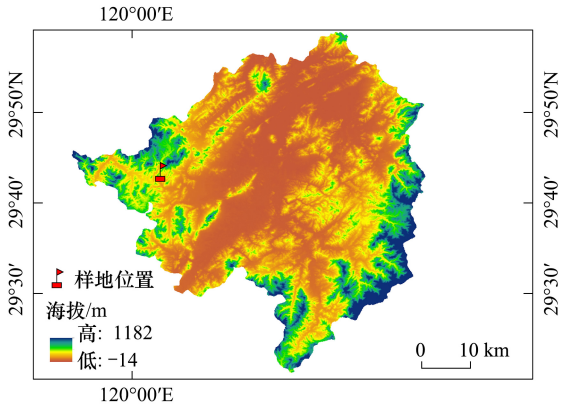


图1 研究区地理位置
Fig.1 Geographical location of the study area

表1 样地概况
Table 1 Conditions of sampling plots

林分类型 Stand type	坡度 Slope/(°)	坡向 Aspect	海拔 Altitude/m	平均树高 Mean tree height/m	平均胸径 Mean DBH/cm	优势树种 Dominant tree species
毛竹林 PE	45—50	阳	242	10.62	9.98	乔木层:毛竹(<i>Phyllostachys edulis</i>)
竹阔混交林 MEP	45—50	阳	230	12.28	11.18	乔木层:毛竹(<i>Phyllostachys edulis</i>)、苦槠(<i>Castanopsis sclerophylla</i>)、木荷(<i>Schima superba</i>)、青冈(<i>Cyclobalanopsis glance</i>);林下植被:连蕊茶(<i>Camellia fraterna</i>)、映山红(<i>Rhododendron simsii</i>)、山矾(<i>Symplocos sumuntia</i>)、蕨类(<i>Pteridophyta</i>)
竹阔混交林 MEB	45—50	阳	222	16.43	14.32	乔木层:毛竹(<i>Phyllostachys edulis</i>)、苦槠(<i>Castanopsis sclerophylla</i>)、木荷(<i>Schima superba</i>)、青冈(<i>Cyclobalanopsis glance</i>);林下植被:连蕊茶(<i>Camellia fraterna</i>)、映山红(<i>Rhododendron simsii</i>)、山矾(<i>Symplocos sumuntia</i>)、蕨类(<i>Pteridophyta</i>)
阔叶林 BL	45—50	阳	211	19.76	16.17	乔木层:苦槠(<i>Castanopsis sclerophylla</i>)、木荷(<i>Schima superba</i>)、青冈(<i>Cyclobalanopsis glance</i>);林下植被:连蕊茶(<i>Camellia fraterna</i>)、映山红(<i>Rhododendron simsii</i>)、山矾(<i>Symplocos sumuntia</i>)、蕨类(<i>Pteridophyta</i>)

PE:毛竹林 *Phyllostachys edulis*;MEP:混交比20%—30%竹阔混交林 Mixed *Phyllostachys edulis* and broadleaved forest with a mix ratio of 20%—30%;MEB:混交比60%—70%竹阔混交林 Mixed *Phyllostachys edulis* and broadleaved forest with a mix ratio of 60%—70%;BL:阔叶林 Broad-leaved forest;DBH:胸径 Diameter at breast height

12 个样方中按照 S 形取样法设置 5 个固定采样点(1 m×1 m),在每个固定采样点用 75%酒精消毒后的土钻和无菌铲采集 0—20 cm 深度非根际土壤样品混合为 1 份土样,共计 12 份样品。将所采集的土壤样品采用四分法混合均匀后分为 2 份,1 份装入无菌自封袋带回实验室,自然风干后,去除细根、石块和碎屑等杂物后,过 2 mm 筛用于土壤性质的测定;另外 1 份装入 10 mL 离心管中立即干冰保存,带回实验室提取 DNA 后,用于土壤微生物测序。

1.3 土壤性质测定

土壤 pH 采用电位法(土水比为 1:2.5)测定;土壤有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)采用重铬酸钾-外加热硫酸氧化法测定;土壤溶解性有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)用高纯度去离子水浸提,取上清液过 0.45 μm 滤膜,采用总有机碳分析仪(Multi N/C 2100 Jena 德国)测定;土壤微生物量碳(Microbial Biomass Carbon, MBC)和微生物量氮(Microbial Biomass Nitrogen, MBN)采用氯仿熏蒸-K₂SO₄浸提法测定^[17]。

1.4 土壤真菌 DNA 提取与测序

采用 E.Z.N.A.[®] Soil DNA 提取试剂盒(Omega Bio-tek, Norcross, GA, 美国)进行土壤真菌基因组 DNA 抽提,利用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA,采用 NanoDrop 2000 对 DNA 进行定量。采用 Barcode 的真菌特异引物 ITS1F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和 ITS2R(5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')^[18]对真菌 rDNA 的 ITS 区域进行 PCR 扩增。PCR 反应体系 20 μL: 5×TransStart FastPfu Buffer 4 μL, 2.5 mmol/L dNTPs 2 μL, Forward Primer(5 μmol/L)0.8 μL, Reverse Primer(5 μmol/L) 0.8 μL, FastPfu Polymerase 0.4 μL, 模板 DNA 10 ng, 补至 20 μL。扩增流程:95℃预变性 3 min;95℃变性 30 s, 55℃退火 30 s, 72℃延伸 45 s, 35 个循环;72℃稳定延伸 10 min, 并用 2%琼脂糖凝胶电泳检测 PCR 产物,对目的条带使用凝胶回收试剂盒回收产物。使用 TruSeq[®] DNA PCR-Free Sample Preparation Kit 进行文库构建,使用 Illumina HiSeq 4000 平台(Illumina Inc., San Diego, CA, USA)上进行测序,由上海美吉生物医药科技有限公司提供技术支持。

1.5 数据分析

利用 R 语言(version 3.3.1)工具统计和绘制 Venn 图,用于统计 4 种林分样本中所共有和独有的 OTU 数。使用 MOTHUR 软件计算 α 多样性(Chao 1 指数、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数)。使用 T 检验来检验不同林分土壤真菌群落 α 多样性指数差异。使用 R 语言(version 3.3.1)vegan 包,基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析(PCoA)土壤真菌群落的 β 多样性,采用非参数多元方差分析(Adonis)、相似性分析(ANOSIM)检验真菌群落 β 多样性差异性对毛竹扩张的响应。利用 FUNGuild 进行功能预测,分析不同林分优势菌门营养类型相对丰度差异。运用 R 语言(version 3.3.1)ggcor 包 Mantel test 相关性检验分析土壤主要真菌门与环境因子的相关性^[18]。使用 Canoco 4.5 软件对土壤环境因子和土壤真菌属进行冗余分析(RDA),判断驱动真菌群落组成变化的关键因子及影响程度。运用 SPSS 22.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA)比较不同林分土壤性质差异,并用 LSD 多重比较分析显著性($P < 0.05$)。绘图均在 Origin 2021 中完成。

2 结果与分析

2.1 毛竹扩张对土壤性质的影响

毛竹扩张对土壤性质均产生了较大的影响(表 2)。毛竹扩张形成纯林后土壤 pH 显著增加 47.70% ($P < 0.05$),土壤有机碳(SOC)显著降低 17.59% ($P < 0.05$),溶解性有机碳(DOC)显著降低 40.98% ($P < 0.05$),微生物量碳(MBC)和微生物量氮(MBN)显著降低 19.01% 和 14.51% ($P < 0.05$)。

2.2 毛竹扩张对土壤真菌群落多样性的影响

通过对 12 个土壤样本的多样性数据分析,共获得 774662 条优化序列,平均序列长度 239 bp,共得到 13 门,50 纲,125 目,283 科,619 属和 5108 OTUs。Venn 图可以直观反映 OTU 水平上土壤真菌种类在不同林地间的相似性及特异性,毛竹扩张降低了土壤真菌中的 OTU 数量(图 2)。4 种林地共检测到 5108 个 OTU,共有真菌 OTU 数为 123 个,占 OTU 总数的 2.4%,毛竹林(PE)独有的土壤真菌 OTU 数最多为 1580 个,占 OTU 总

数的 30.9%,阔叶林(BL)独有的土壤真菌 OTU 数最少为 723 个,占 OTU 总数的 14.2%。混交比 60%—70%混交林(MEB)和混交比 20%—30%混交林(MEP)独有的土壤真菌 OTU 数分别为 843 和 827 个,占 OTU 总数分别为 16.5%和 16.2%,4 种林地土壤中真菌 OTU 分布数目由大到小为:PE>MEB>MEP>BL。

表 2 不同林分土壤性质
Table 2 Soil properties at different stand types

林分 Stand type	pH	有机碳 SOC/(g/kg)	溶解性有机碳 DOC/(mg/kg)	微生物量碳 MBC/(mg/kg)	微生物量氮 MBN/(mg/kg)
毛竹林 PE	5.70±0.33a	43.84±1.84b	30.43±0.80c	466.83±20.68b	38.77±5.40c
竹阔混交林 MEP	5.10±0.19b	44.67±1.68b	43.18±3.49b	493.83±10.71b	35.68±4.67bc
竹阔混交林 MEB	4.37±0.12c	46.88±1.72b	45.18±3.49b	496.17±15.12b	40.19±2.05ab
阔叶林 BL	3.86±0.10d	53.20±1.84a	51.56±1.92a	576.42±24.77a	45.35±2.15a

pH:酸碱度 Potential of hydrogen;SOC:有机碳 Soil organic carbon;DOC:溶解性有机碳 Dissolved organic carbon;MBC:微生物量碳 Microbial biomass carbon;MBN:微生物量氮 Microbial biomass nitrogen;表中数据均为平均值 ± 标准差,不同小写字母表示不同林分之间存在显著差异 ($P<0.05$)

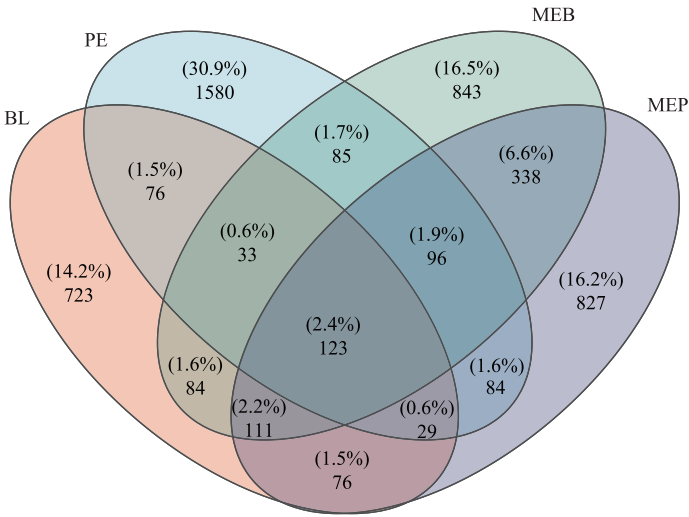


图 2 不同林分土壤真菌群落物种组成韦恩图
Fig.2 Venn diagram of soil fungal community species composition at different stand types

毛竹扩张土壤真菌群落多样性指数如图 3 所示。毛竹扩张下土壤真菌多样性指数存在显著差异 ($P<0.05$)。土壤真菌群落丰富度(Chao1 指数)、多样性(Shannon-Wiener 指数)均随着毛竹扩张显著增加,PE 样地中 Chao1 指数和 Shannon-Wiener 指数分别为 910.67 和 5.00,显著高于 BL 样地($P<0.05$),Simpson 指数在不同样地之间表现为:BL>MEB>MEP>PE。

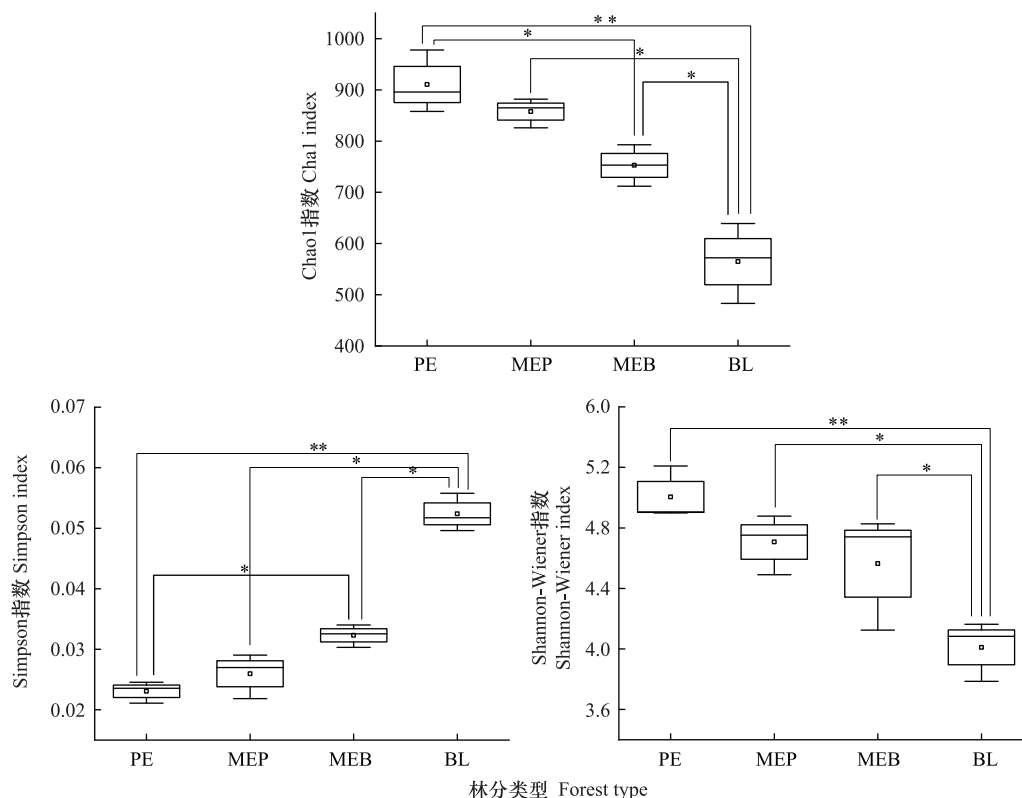
2.3 毛竹扩张对土壤真菌群落结构多样性的影响

毛竹扩张影响下土壤真菌主坐标分析(PCoA)表明(图 4),第一主成分(PC1)解释了真菌群落结构变异的 21.67%,第二主成分(PC2)解释了变异的 17.20%,PC1 和 PC2 共解释了总变异的 38.87%。基于 Bray-Curtis 距离的 Adonis 和 ANOSIM 组间差异检验显示,土壤真菌群落结构随着毛竹扩张发生显著改变($R^2=0.452, P=0.001$ 和 $R=0.784, P=0.002$)。

2.4 毛竹扩张对真菌群落组成多样性的影响

2.4.1 门水平真菌群落组成

在分类得到 13 个真菌门分类单元中,相对丰度>1%的真菌共 6 门,低于 1%的真菌占 0.83%,合并为 others(图 5)。所有林地土壤优势真菌门均为担子菌门(Basidiomycota)、子囊菌门(Ascomycota)、未分类菌门

图3 不同林分土壤真菌群落的 α 多样性Fig.3 The α diversity of soil fungal communities at different stand types

图中*、**、***分别表示在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平差异显著

(unclassified_k__Fungi)、被孢菌门(Mortierellomycota)、罗兹菌门(Rozellomycota)和毛霉门(Mucoromycota),分别占总真菌相对丰度 32.13%、26.53%、18.39%、10.50%、9.75%和 1.86%。担子菌门(Basidiomycota)相对丰度随着毛竹扩张显著降低,在 PE、MEP、MEB 和 BL 样地中的相对丰度分别为 24.8%、30.4%、37.8%和 53.2%,且 BL 样地极显著高于 PE 样地($P<0.01$)。子囊菌门(Ascomycota)相对丰度差异则与担子菌门相反,表现为 PE 样地显著高于 BL 样地($P<0.05$)。被孢菌门(Mortierellomycota)在 PE 样地相对丰度为 14.76%,高于 BL 样地(6.11%)。罗兹菌门(Rozellomycota)的相对丰度随着毛竹扩张逐渐增加,相对丰度在 PE 和 BL 样地中分别为 1.10%和 16.9%,且 BL 样地显著高于 PE 样地($P<0.05$)。

2.4.2 属水平真菌群落组成

属水平上相对丰度 $>1\%$ 的已分类土壤真菌属共 5 类,低于 1% 的真菌属占 24.4%,合并为 others(图 6)。

除未识别的真菌类群(相对丰度 1.80%—18.40%),所有林地土壤真菌群落优势菌属分别为沙蜥属(*Saitozyma*)、被孢霉属(*Mortierella*)、红菇属(*Russula*)、木霉菌属(*Trichoderma*)和蜡壳耳属(*Sebacina*)。沙蜥

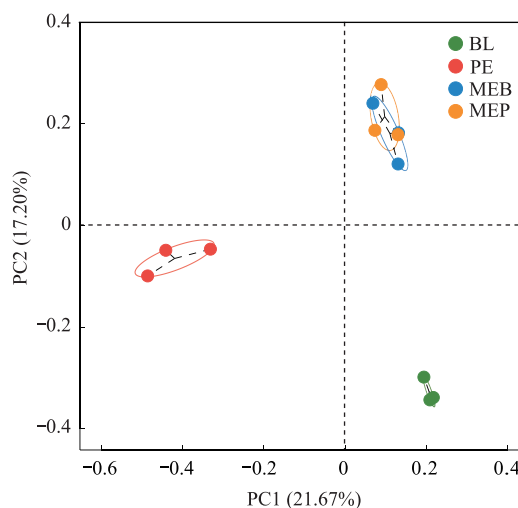


图4 基于 Bray-Curtis 距离的不同林分土壤真菌主坐标分析(PCoA)

Fig.4 Principal co-ordinates analysis (PCoA) of soil fungal at different stand types on Bray-Curtis distance

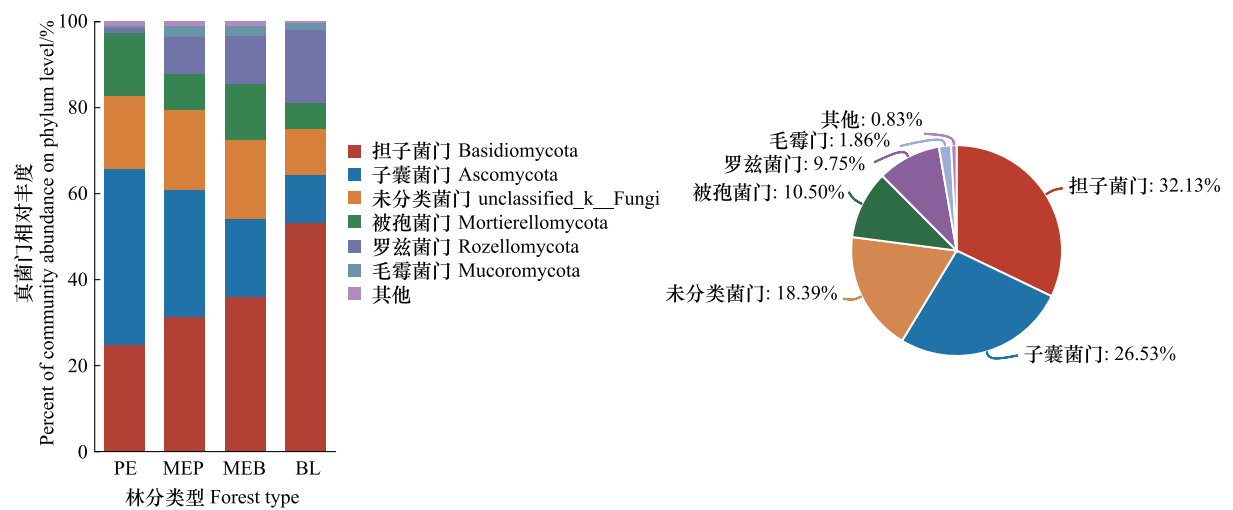


图 5 不同林分土壤真菌门水平的群落相对丰度

Fig.5 The relative abundance of soil fungal phylum levels at different stand types

属 (*Saitozyma*)、红菇属 (*Russula*) 和蜡壳耳属 (*Sebacina*) 在 BL 样地中表现出更高的相对丰度,分别为 15.45%、12.5% 和 7.5%,表明毛竹扩张形成纯林后显著降低了土壤中沙蜥属 (*Saitozyma*)、红菇属 (*Russula*) 和蜡壳耳属 (*Sebacina*) 相对丰度 ($P<0.05$)。被孢霉属 (*Mortierella*) 和木霉菌属 (*Trichoderma*) 则在 PE 样地中表现出更高的相对丰度,与 BL 样地相比差异显著 ($P<0.05$)。

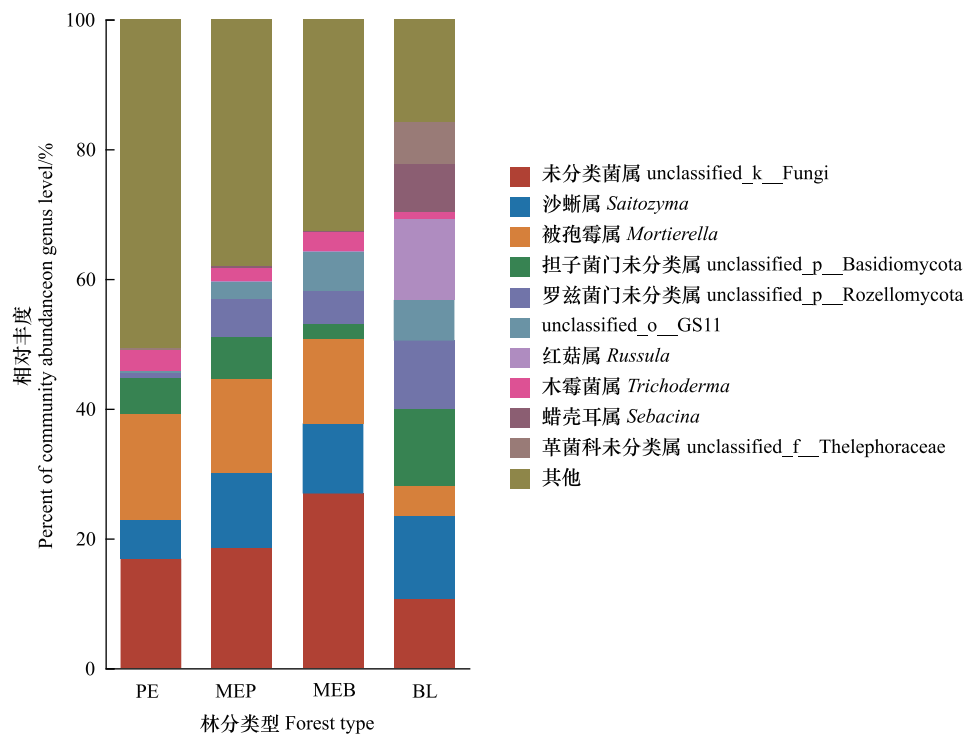


图 6 不同林分土壤真菌属水平的相对丰度

Fig.6 The relative abundance of soil fungal genus levels at different stand types

2.5 土壤真菌结构与土壤性质关系

2.5.1 土壤真菌门与土壤性质的 Mantel test 分析

以担子菌门 (Basidiomycota)、子囊菌门 (Ascomycota)、被孢菌门 (Mortierellomycota)、罗兹菌门

(Rozellomycota) 和毛霉门 (Mucoromycota) 相对丰度为矩阵, 采用 Mantel test 方法分析土壤真菌群落结构与土壤性质矩阵的相关性 (图 7)。结果发现, 土壤 pH、SOC、DOC、MBC 和 MBN 与真菌群落存在正相关关系, 其中土壤 pH 与担子菌门 (Basidiomycota)、子囊菌门 (Ascomycota)、被孢菌门 (Mortierellomycota)、罗兹菌门 (Rozellomycota) 和毛霉门 (Mucoromycota), 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); SOC 与担子菌门 (Basidiomycota)、子囊菌门 (Ascomycota)、被孢菌门 (Mortierellomycota)、罗兹菌门 (Rozellomycota) 和毛霉门 (Mucoromycota), 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); DOC 含量与担子菌门 (Basidiomycota) 和被孢菌门 (Mortierellomycota) 呈显著正相关 ($P < 0.05$); MBC 与担子菌门 (Basidiomycota) 和子囊菌门 (Ascomycota) 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); MBN 与担子菌门 (Basidiomycota) 和子囊菌门 (Ascomycota) 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与被孢菌门 (Mortierellomycota)、罗兹菌门 (Rozellomycota) 呈显著正相关 ($P < 0.05$)。

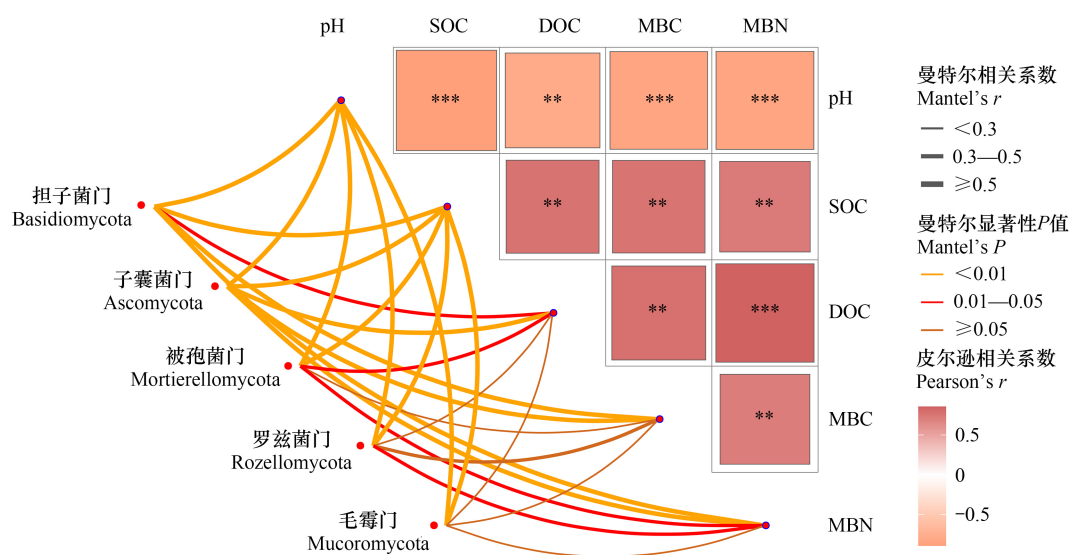


图 7 土壤真菌门与土壤性质的 Mantel test 分析

Fig. 7 Mantel test analysis of soil fungal phyla and soil properties

2.5.2 土壤真菌属与土壤性质的 RDA 分析

以土壤真菌属相对丰度为响应变量, 土壤环境因子为解释变量进行 RDA 分析 (图 8), 第一轴可解释所有影响土壤真菌群落因子的 40.61%, 第二轴可解释所有影响土壤真菌群落因子的 9.12%, 两轴累计解释量达 49.73%。红菇属 (*Russula*) 和沙蜥属 (*Saitozyma*) 与 SOC、DOC、MBC 和 MBN 均呈正相关, 与土壤 pH 呈负相关; 被孢霉属 (*Mortierella*) 与土壤 pH 呈正相关, 与 SOC、DOC、MBC 和 MBN 均呈负相关。

2.6 毛竹扩张对土壤真菌功能的影响

FUNGuild 数据库对毛竹扩张过程中土壤真菌群落进行功能预测 (图 9), 共分为 4 个营养型, 分别是腐生营养型、共生营养型、病理营养型和复合营养型 (腐生-共生营养型、病理-腐生-共生营养型、病理-共生营养型、致病菌-腐生-共生营养型和病理-腐生营养型)。占据主导优势的功能营养型是腐生营养型 (15.38%—34.59%) 和共生营养型 (2.44%—35.88%)。毛竹扩张使群落内腐生营养型真菌数量占比增加 19.21%, 共生营养型真菌数量占比降低 31.72%。对上述 4 类营养型进行进一步的物种生态功能预测 (图 10), 结果表明毛竹扩张会改变土壤真菌群落生态功能, 腐生营养型真菌主要由木材腐生真菌、粪腐生真菌和土壤腐生真菌组成, 其中, 木材腐生菌在 PE 样地中占比最高为 8.19%, 在 BL 样地中占比最低为 1.63%, PE 样地与 BL 样地之间差异显著 ($P < 0.05$)。土壤腐生菌占比则与木材腐生菌相反, 在 BL 中最高为 4.78%, 在 PE 中最低为 1.37%, BL 与 PE 之间差异显著 ($P < 0.05$)。共生营养型真菌主要由外生菌根真菌组成, 在 BL 样地中其占比最高。

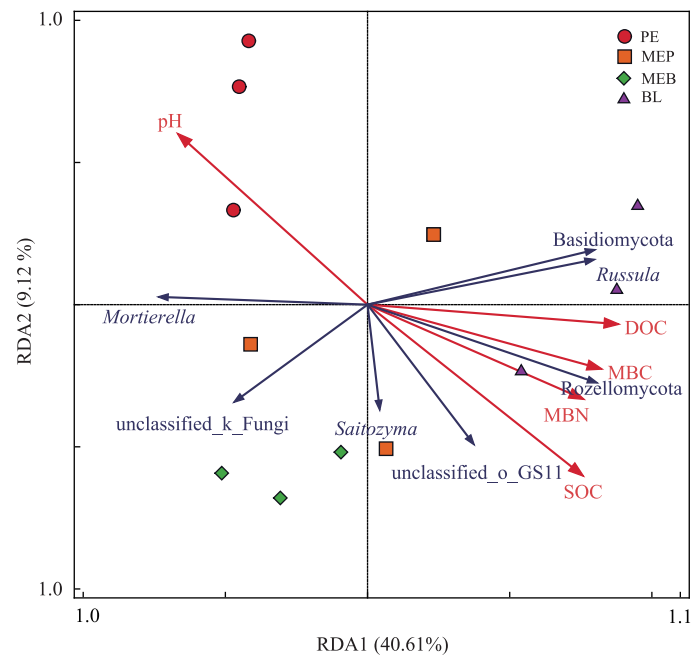


图 8 土壤真菌属与土壤性质的 RDA 分析

Fig.8 Redundancy analysis (RDA) of soil fungal genera and soil properties

RDA:冗余分析 Redundancy analysis; *Saitozyma*:沙蜥属; *Mortierella*:被孢霉属; *Russula*:红菇属

3 讨论

3.1 毛竹扩张过程中土壤真菌多样性分析

毛竹扩张通过地上地下的协同作用显著影响土壤微生物群落的多样性^[19]。土壤真菌作为土壤微生物群落的核心组成部分,能快速响应生态扰动^[20],如毛竹入侵。本研究表明,毛竹扩张增加了土壤真菌的多样性和丰富度。首先,土壤 pH 是影响毛竹扩张中真菌群落组成的重要环境因素,以往研究发现,土壤真菌在 pH 为 5.5 环境占据优势地位^[21],且随着 pH 值的增加,真菌丰富度随之增加。其次,土壤真菌在凋落物(木质素、纤维素等)分解过程中发挥重要作用,凋落物中的木质素含量直接影响土壤真菌生物量^[22]。毛竹林凋落物中木质素的含量高于阔叶林^[23],这使得能够适应毛竹林环境的菌种受到激发,从而改变了土壤真菌丰富度和多样性。毛竹扩张过程中, β 多样性存在显著变化,PE 组和 BL 组的群落差异较大,而 MEP 组和 MEB 组距离接近,通过 Adonis 与 ANOSIM 分析发现,毛竹林、阔叶林和混交林间土壤真菌群落结构存在显著差异($P<0.05$)(图 4)。

3.2 毛竹扩张过程中土壤真菌群落结构分析

根据毛竹扩张过程中土壤真菌群落组成分布可知,主要的差异来源于优势物种相对丰度的变化,而非真菌种类的改变(图 5)。杨慧琴等对 3 种混交林造林初期土壤真菌群落结构研究中发现子囊菌门、担子菌门、罗兹菌门、被孢霉门为优势菌门^[24],这与本研究结果基本一致。担子菌和子囊菌是土壤中的重要分解者,子

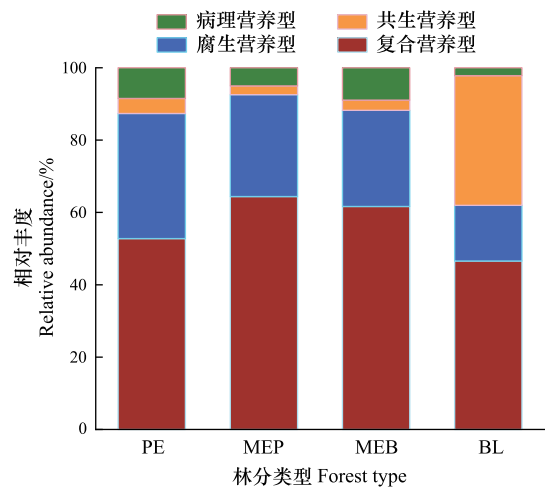


图 9 不同林分土壤真菌群落的 FUNGuild 功能预测

Fig.9 Function prediction of fungal community at different stand types

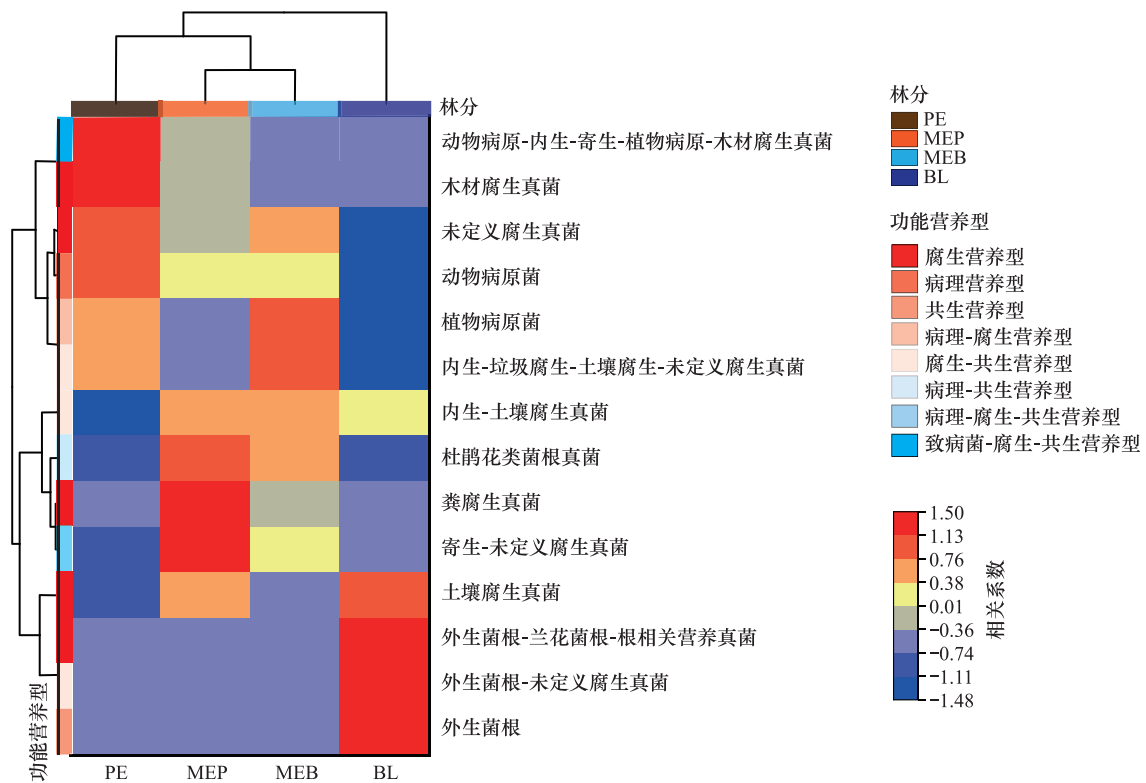


图 10 不同林分下土壤真菌群落生态功能预测图

Fig.10 Heatmap of ecological function prediction of soil fungal communities at different stand types

Animal Pathogen-Endophyte-Fungal Parasite-Plant Pathogen-Wood Saprotrroph; 动物病原-内生-寄生-植物病原-木材腐生真菌; Wood Saprotrroph; 木材腐生真菌; Undefined Saprotrroph; 未定义腐生真菌; Animal Pathogen; 动物病原菌; Plant Pathogen; 植物病原菌; Endophyte-Litter Saprotrroph-Soil Saprotrroph-Undefined Saprotrroph; 内生-垃圾腐生-土壤腐生-未定义腐生真菌; Endophyte-Soil Saprotrroph; 内生-土壤腐生真菌; Ericoid Mycorrhizal; 杜鹃花类菌根真菌; Dung Saprotrroph; 粪腐生真菌; Fungal Parasite-Undefined Saprotrroph; 寄生-未定义腐生真菌; Soil Saprotrroph; 土壤腐生真菌; Ectomycorrhizal-Orchid Mycorrhizal-Root Associated Biotroph; 外生菌根-兰花菌根-根相关营养真菌; Ectomycorrhizal-Undefined Saprotrroph; 外生菌根-未定义腐生真菌; Ectomycorrhizal; 外生菌根

囊菌门是快速生长的富营养菌,能够产生大量酶分解新鲜有机物,主要以不稳定的有机碳为食,是 *r*-策略菌^[25-26]。本研究中,毛竹林土壤中子囊菌门的相对丰度较高,毛竹扩张改变了凋落物的组成和质量,加速了养分的释放速度,丰富的土壤养分资源促进了富营养微生物的生长^[27],从而支持 *r*-策略菌在扩张过程中的主导地位。同时,子囊菌在土壤中的一个潜在功能可能是通过分泌更多降解植物的酶,促进土壤氮的积累^[28]。相比之下,担子菌是寡营养菌(*K*-策略菌),生长缓慢,具有较高的底物亲和力,分解植物残体中的木质纤维素能力更强^[29-30]。然而,本研究发现,尽管竹林凋落物木质素含量较高^[31],担子菌门的相对丰度反而较低,这可能是由于子囊菌通过分泌特殊酶分解富含营养的底物获取其生长营养需求大量繁殖,导致担子菌的营养资源受到限制。可见,在毛竹扩张过程中,真菌群落从寡营养型(担子菌为主)变为富营养型(子囊菌为主)。红菇属和蜡壳耳属真菌是外生菌根真菌,它们能与植物形成互惠共生体,促进宿主植物对营养元素的吸收^[32],本研究发现,红菇属在阔叶林中的丰度显著高于毛竹林,这与 Mundra 等^[33-34]的研究结果一致,红菇属真菌具有更好的营养获取策略及高效的酶系统获得氮和磷,因此具有较强的竞争优势^[35]。被孢霉属为腐生真菌,在森林土壤中丰度较高^[36],具有降解木质素、纤维素和半纤维素的能力^[37]。毛竹扩张增加了被孢霉属相对丰度,这可能是竹林凋落物中丰富的木质素^[38]为其提供了适宜的生长环境,促进其快速生长。此外,被孢霉属是土壤溶磷真菌,能够分泌有机酸等物质活化磷,促进竹林对磷的吸收和利用,从而加速毛竹的入侵^[39-40]。

毛竹扩张不仅改变了地上植被类型,还导致了土壤真菌生存微环境的变化,进而影响真菌群落结构和多

样性^[41]。本研究的 Mantel 分析结果表明,土壤 pH、SOC、DOC、MBC 和 MBN 是影响土壤真菌群落结构的主要因子,这与马鑫茹^[9]等研究结果一致。其中土壤 pH 和 SOC 是影响土壤真菌属水平群落结构的最主要理化因子,这在优势真菌属与土壤因子的 RDA 分析结果中有所体现。土壤 pH 在细胞膜结合的质子泵和蛋白质稳定性中发挥重要作用,直接影响真菌的生长和繁殖^[42],毛竹凋落物中较高的 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量在分解过程中释放出更多的盐基离子,进而提高了土壤的 pH^[43]。土壤 pH 的变化可能对某些类群真菌施加生理胁迫,从而改变它们的竞争优势,尤其对腐生性真菌影响最为显著^[44],这与本研究结果一致。在本研究中,被孢霉属与土壤 pH 之间存在显著正相关关系,表明土壤 pH 是推动腐生真菌变化的重要因素之一^[45]。此外,土壤 pH 值与担子菌门负相关,这与 Yang 等^[26]对影响土壤微生物生活史策略因素的研究结果相似。这一现象则可能是由于被孢霉分泌的不饱和脂肪酸与土壤中的碳酸钙反应,增加了钙离子的溶解,从而提升了土壤 pH^[46],降低担子菌门相对丰度。

3.3 毛竹扩张过程土壤真菌群落功能分析

土壤真菌群落具有多样化的功能类群和生态策略,它们能通过不同营养方式而适应生存环境的变化。本研究中毛竹扩张改变了土壤真菌群落功能营养型中功能类群的比例(图 9),毛竹林腐生营养型真菌类群占比显著高于阔叶林,这与子囊菌门在入侵前后相对丰度变化密切相关,子囊菌门多为腐生菌在土壤难降解的有机质降解中发挥着重要的作用^[47],且腐生菌可以通过降解死亡的细胞获取养分调控碳的分解^[25],降低 SOC 储存。此外,腐生菌和外生菌根之间存在共存竞争(Gadgil 效应),外生菌根从底物中挖掘氮,以至于腐生真菌受到氮限制,毛竹扩张降低外生菌根丰度,缓解腐生菌的氮限制,从而刺激腐生真菌的活性(增殖)^[48-49]。毛竹扩张影响周边植物的光合能力,减少对真菌的光合产物供给,这可能打破共生营养型真菌间的成本-收益格局,使得共生营养型真菌付出的成本高于收益,可能会采取“欺骗者(cheater)”策略^[50],共生关系变为寄生关系,迫使真菌向其他营养型转变,导致病理营养型真菌增加。

4 结论

研究发现毛竹扩张使得土壤真菌群落结构发生改变,并且提高了真菌群落的多样性和丰富度,而群落结构的改变会引起群落功能类群的变化。结构上,4 种林地类型中土壤优势真菌门均为担子菌门、子囊菌门、未分类菌门、被孢菌门、罗兹菌门和毛霉门,毛竹扩张改变了担子菌门、子囊菌门、被孢菌门和罗兹菌门的相对丰度;功能上,土壤真菌以腐生营养型为主,共生营养型次之,毛竹扩张使群落内腐生营养型真菌丰度升高,而共生营养型真菌丰度降低。毛竹扩张主要驱动了土壤 pH、有机碳和溶解性有机碳等理化指标的变化,从而引起土壤真菌群落结构的变化。

参考文献(References):

- [1] Hoehler T M, Jørgensen B B. Microbial life under extreme energy limitation. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(2): 83-94.
- [2] Hu J X, Du M L, Chen J, Tie L H, Zhou S X, Buckeridge K M, Huang C D, Kuzyakov Y. Microbial necromass under global change and implications for soil organic matter. *Global Change Biology*, 2023, 29(12): 3503-3515.
- [3] Zhang Z Y, Li B X, Wang H, Zhang X K, Cui S Y, An T T, Fu S F, Mahamood M, Zhang D, Wang J K. The fungal feeding channel of the soil micro-food web contributes to the transformation of exogenous C into soil C—A ^{13}C labelling microcosm experiment. *Land Degradation & Development*, 2023, 34(2): 466-477.
- [4] Zhu X M, Zhang Z L, Wang Q T, Peñuelas J, Sardans J, Lambers H, Li N, Liu Q, Yin H J, Liu Z F. More soil organic carbon is sequestered through the *mycelium* pathway than through the root pathway under nitrogen enrichment in an alpine forest. *Global Change Biology*, 2022, 28(16): 4947-4961.
- [5] Xiao K Q, Zhao Y, Liang C, Zhao M Y, Moore O W, Otero-Fariña A, Zhu Y G, Johnson K, Peacock C L. Introducing the soil mineral carbon pump. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2023, 4: 135-136.
- [6] 赖雁南, 钟全林, 李宝银, 程栋梁, 余华, 徐朝斌, 薛翔海, 郑文婷. 氮添加对不同植被类型中毛竹与常绿阔叶林木生长的影响. *防护林科技*, 2021(2): 1-7.

- [7] 李永春, 梁雪, 李永夫, 王祈, 陈俊辉, 徐秋芳. 毛竹入侵阔叶林对土壤真菌群落的影响. 应用生态学报, 2016, 27(2): 585-592.
- [8] Zhou G M, Jiang P K, Mo L F. Bamboo: a possible approach to the control of global warming. International Journal of Nonlinear Sciences and Numerical Simulation, 2009, 10(4): 547-550.
- [9] 马鑫茹, 郑旭理, 郑春颖, 胡玉婷, 秦华, 陈俊辉, 徐秋芳, 梁辰飞. 毛竹扩张对常绿阔叶林土壤微生物群落的影响. 应用生态学报, 2022, 33(4): 1091-1098.
- [10] Touyama Y, Yamamoto T, Nakagoshi N. Myrmecofaunal change with bamboo invasion into broadleaf forests. Journal of Forest Research, 1998, 3(3): 155-159.
- [11] Xu Q F, Liang C F, Chen J H, Li Y C, Qin H, Fuhrmann J J. Rapid bamboo invasion (expansion) and its effects on biodiversity and soil processes. Global Ecology and Conservation, 2020, 21: e00787.
- [12] 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 陈娟, 程艳艳, 沈蕊. 天目山保护区森林群落植物多样性对毛竹入侵的响应及动态变化. 生物多样性, 2013, 21(3): 288-295.
- [13] 王秀云, 宋绪忠, 杨华, 吴柏林, 林晓越. 毛竹不同扩张阶段林分的结构特征. 东北林业大学学报, 2021, 49(11): 39-44.
- [14] Song X Z, Zhou G M, Jiang H, Yu S Q, Fu J H, Li W Z, Wang W F, Ma Z H, Peng C H. Carbon sequestration by Chinese bamboo forests and their ecological benefits: assessment of potential, problems, and future challenges. Environmental Reviews, 2011, 19: 418-428.
- [15] 王杉杉, 徐秋芳, 范博, 郑旭理, 王中乾, 梁辰飞, 陈俊辉, 秦华, 王懿祥, 李甄, 王利芝, 邵帅. 毛竹扩张对杉木林土壤微生物残体碳积累的影响. 生态学报, 2023, 43(5): 1902-1912.
- [16] Dai G H, Zhu S S, Cai Y, Zhu E X, Jia Y F, Ji C J, Tang Z Y, Fang J Y, Feng X J. Plant-derived lipids play a crucial role in forest soil carbon accumulation. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 168: 108645.
- [17] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2000.
- [18] Fouts D E, Szpakowski S, Purushe J, Torralba M, Waterman R C, MacNeil M D, Alexander L J, Nelson K E. Next generation sequencing to define prokaryotic and fungal diversity in the bovine rumen. PLoS One, 2012, 7(11): e48289.
- [19] Xu Q F, Jiang P K, Wu J S, Zhou G M, Shen R F, Fuhrmann J J. Bamboo invasion of native broadleaf forest modified soil microbial communities and diversity. Biological Invasions, 2015, 17(1): 433-444.
- [20] 赵天心, 毛新伟, 程敏, 陈俊辉, 秦华, 李永春, 梁辰飞, 徐秋芳. 毛竹种植对土壤细菌和真菌群落结构及多样性的影响. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3740-3750.
- [21] Nevarez L, Vasseur V, Le Madec A, Le Bras M A, Coroller L, Leguérinel I, Barbier G. Physiological traits of *Penicillium glabrum* strain LCP 08. 5568, a filamentous fungus isolated from bottled aromatised mineral water. International Journal of Food Microbiology, 2009, 130(3): 166-171.
- [22] Mora-Gómez J, Eloşegi A, Duarte S, Cássio F, Pascoal C, Romaní A M. Differences in the sensitivity of fungi and bacteria to season and invertebrates affect leaf litter decomposition in a Mediterranean stream. FEMS Microbiology Ecology, 2016, 92(8): fiw121.
- [23] 马毅, 季新良, 邹冰影, 薛杨杨, 王意颀. 毛竹林扩张对土壤生物群落结构的影响. 安徽农学通报, 2023, 29(19): 64-70.
- [24] 杨慧琴, 向涌旗, 吕倩, 尹必然, 汤智韧, 张妍, 陈刚, 赖家明, 范川, 李贤伟. 3 种混交林造林初期土壤真菌群落结构特征. 生态学报, 2024, 44(8): 3360-3371.
- [25] Beimforde C, Feldberg K, Nylander S, Rikkinen J, Tuovila H, Dörfelt H, Gube M, Jackson D J, Reitner J, Seyfullah L J, Schmidt A R. Estimating the Phanerozoic history of the Ascomycota lineages: combining fossil and molecular data. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 78: 386-398.
- [26] Yang Y, Dou Y X, Wang B R, Xue Z J, Wang Y Q, An S S, Chang S X. Deciphering factors driving soil microbial life-history strategies in restored grasslands. iMeta, 2022, 2(1): e66.
- [27] 闫瑾, 红梅, 叶贺, 李静, 张宇晨, 梁志伟. 短花针茅荒漠草原土壤真菌群落结构对水氮控制的响应. 中国草地学报, 2021, 43(10): 37-45.
- [28] Tang M, Liu J, Hou W P, Stubbendieck R M, Xiong H, Jin J, Gong J Y, Cheng C, Tang X X, Liu Y L, Li Z F, Wang J F, Yi Y. Structural variability in the bulk soil, rhizosphere, and root endophyte fungal communities of *Themeda japonica* plants under different grades of karst rocky desertification. Plant and Soil, 2022, 475(1): 105-122.
- [29] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, Simpson R T. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 159-171.
- [30] Ferreira de Araujo A S, Bezerra W M, Dos Santos V M, Nunes L A P L, de Lyra M D, do Vale Barreto Figueiredo M, Melo V M M. Fungal diversity in soils across a gradient of preserved Brazilian Cerrado. Journal of Microbiology, 2017, 55(4): 273-279.
- [31] Xiao X, Liang Y T, Zhou S, Zhuang S Y, Sun B. Fungal community reveals less dispersal limitation and potentially more connected network than that of bacteria in bamboo forest soils. Molecular Ecology, 2018, 27(2): 550-563.
- [32] Coban O, De Deyn G B, van der Ploeg M. Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands. Science, 2022, 375

- (6584); abc0725.
- [33] Mundra S, Kauserud H, Økland T, Nordbakken J F, Ransedokken Y, Kjønaas O J. Shift in tree species changes the belowground biota of boreal forests. *New Phytologist*, 2022, 234(6): 2073-2087.
- [34] 孟兆云, 李敏, 杨勋爵, 吕桂芬, 牛艳芳, 张亚萍. 寒温带地区典型森林类型中外生菌根真菌多样性和群落组成及其影响因素. *生态学报*, 2023, 43(1): 38-47.
- [35] Kyaschenko J, Clemmensen K E, Hagenbo A, Karlton E, Lindahl B D. Shift in fungal communities and associated enzyme activities along an age gradient of managed *Pinus sylvestris* stands. *The ISME Journal*, 2017, 11(4): 863-874.
- [36] Sawada K, Inagaki Y, Sugihara S, Funakawa S, Ritz K, Toyota K. Impacts of conversion from natural forest to cedar plantation on the structure and diversity of root-associated and soil microbial communities. *Applied Soil Ecology*, 2021, 167: 104027.
- [37] Koechli C, Campbell A N, Pepe-Ranne C, Buckley D H. Assessing fungal contributions to cellulose degradation in soil by using high-throughput stable isotope probing. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 130: 150-158.
- [38] 卢小妮, 陈露雨, 李永春, 方韬, 胡晓嫣, 李永夫, 俞叶飞. 毛竹林和阔叶林凋落物互置对土壤氮矿化的影响及微生物贡献. *生态学报*, 2022, 42(12): 4988-4997.
- [39] Li F, Zhang S Q, Wang Y, Li Y, Li P P, Chen L, Jie X L, Hu D S, Feng B, Yue K, Han Y L. Rare fungus, *Mortierella capitata*, promotes crop growth by stimulating primary metabolisms related genes and reshaping rhizosphere bacterial community. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 151: 108017.
- [40] 裘智杰, 索萌, 王照贝, 杨洪岩. 被孢霉在可持续农业生产中的应用研究进展. *江苏农业学报*, 2024, 40(4): 762-768.
- [41] Wu Y X, Guo J H, Tang Z Y, Wang T X, Li W T, Wang X R, Cui H X, Hu X Y, Qi L H. Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) expansion enhances soil pH and alters soil nutrients and microbial communities. *Science of the Total Environment*, 2024, 912: 169346.
- [42] 韩世忠, 高人, 李爱萍, 马红亮, 尹云锋, 司友涛, 陈仕东, 郑群瑞. 中亚热带地区两种森林植被类型土壤微生物群落结构. *应用生态学报*, 2015, 26(7): 2151-2158.
- [43] Umemura M, Takenaka C. Changes in chemical characteristics of surface soils in hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) forests induced by the invasion of exotic Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) in central Japan. *Plant Species Biology*, 2015, 30(1): 72-79.
- [44] Kivlin S N, Hawkes C V. Tree species, spatial heterogeneity, and seasonality drive soil fungal abundance, richness, and composition in Neotropical rainforests. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(12): 4662-4673.
- [45] Vasco-Palacios A M, Bahram M, Boekhout T, Tedersoo L. Carbon content and pH as important drivers of fungal community structure in three Amazon forests. *Plant and Soil*, 2020, 450(1): 111-131.
- [46] 管鸿智, 黄荣珍, 王金平, 朱丽琴, 邹显花, 姬绍晖, 林丽靖, 房焕英, 杨梦佳, 廖迎春. 红壤区退化林地表土真菌群落结构对土壤改良措施的响应. *环境科学*, 2023, 44(1): 494-501.
- [47] 陈海生, 刘守平, 梁国钱. 水旱轮作对滩涂绿花椰菜根际土壤真菌群落结构的影响. *菌物学报*, 2021, 40(9): 2254-2265.
- [48] Fernandez C W, See C R, Kennedy P G. Decelerated carbon cycling by ectomycorrhizal fungi is controlled by substrate quality and community composition. *New Phytologist*, 2020, 226(2): 569-582.
- [49] Choreño-Parra E M, Treseder K K. Mycorrhizal fungi modify decomposition: a meta-analysis. *New Phytologist*, 2024, 242(6): 2763-2774.
- [50] Johnson N C, Graham J H, Smith F A. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist*, 1997, 135(4): 575-585.