北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

毛乌素沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌组成与群落构建过程

鲁莹 李启研 王梓翔 高广磊 丁国栋 张英

Soil fungal composition and community construction process of different aged *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Mu Us Desert, Shaanxi Province of northwestern China

Lu Ying, Li Qiyan, Wang Zixiang, Gao Guanglei, Ding Guodong, Zhang Ying

引用本文:
鲁莹, 李启研, 王梓翔, 高广磊, 丁国栋, 张英. 毛乌素沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌组成与群落构建过程[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(5):83–91. doi: 10.12171/j.1000–1522.20240392
Lu Ying, Li Qiyan, Wang Zixiang, Gao Guanglei, Ding Guodong, Zhang Ying. Soil fungal composition and community construction process of different aged *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Mu Us Desert, Shaanxi Province of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(5):83–91. doi: 10.12171/j.1000–1522.20240392

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240392

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

纳帕海高原湿地不同退化阶段土壤真菌群落结构特征

Characteristics of soil fungal community structure at different degraded stages in Napahai Plateau Wetland of northwestern China

北京林业大学学报, 2018, 40(3): 55–65. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170424

沙地樟子松人工林叶片—枯落物—土壤有机碳含量特征

Characteristics of organic carbon content of leaf–litter–soil system in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations

北京林业大学学报, 2018, 40(7): 36–44. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180138

辽东山区两种针叶人工林土壤真菌群落结构特征

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

北京林业大学学报, 2019, 41(9): 130–138. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180147

沙地樟子松天然林林木大小分布特征

Distribution characteristics of tree size of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* nature forest on sandy soil

北京林业大学学报, 2017, 39(7): 1–9. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170132

不同世代樟子松育种资源遗传评价

Genetic evaluation of breeding resources of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* from different improved generations

北京林业大学学报, 2017, 39(12): 71–78. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170194

基于树干不同形率的樟子松立木材积方程研建

Equation construction on standing tree volume of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* based on different form quotients of trunk

北京林业大学学报, 2020, 42(3): 78–86. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190047

DOI:10.12171/j.1000−1522.20240392

毛乌素沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌组成与群落构建过程

鲁 莹[1] 李启研[1] 王梓翔[1] 高广磊[1,2,3,4,5] 丁国栋[1,3,4,5] 张 英[1,3,4,5]

（1. 北京林业大学水土保持学院，北京 100083；2. 林木资源高效生产全国重点实验室，北京 100083；3. 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站，宁夏 盐池 751500；4. 林业生态工程教育部工程研究中心，北京 100083；5. 水土保持国家林业和草原局重点实验室，北京 100083）

摘要:【目的】为探究毛乌素沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌群落组成与构建过程，揭示林龄对土壤真菌组成与功能的影响。**【方法】**以陕西榆林 26 a、32 a、43 a 樟子松人工林为研究对象，采用野外调查、Illumina Miseq 高通量测序、零模型推断和 FUNGuild 功能预测相结合的研究方法，系统分析土壤真菌群落多样性、组成、群落构建过程和功能特征，阐明土壤真菌群落与土壤理化性质的相关性。**【结果】**(1)不同林龄樟子松人工林的土壤真菌群落 α 多样性和 β 多样性均无显著差异($P > 0.05$)。毛乌素沙地樟子松人工林共检测出土壤真菌 5 门 23 纲 62 目 133 科 285 属，其中丝盖伞属为各林龄组的优势属(相对丰度最高)。随着林龄增加，假基块菌属、贵州垫盘菌属和 *Sphaerosporella* 相对丰度明显上升。(2)在土壤真菌中，除其他营养型外，共生营养型占主导地位，其次为腐生营养型。随林龄增加，共生营养型真菌中外生菌根真菌相对丰度显著上升($P < 0.05$)，腐生营养型真菌相对丰度显著下降($P < 0.05$)。土壤理化性质与土壤真菌功能无显著相关性($P > 0.05$)。基于系统发育零模型的分析显示，扩散限制是该地区樟子松人工林土壤真菌群落构建的主要过程。**【结论】**毛乌素沙地樟子松人工林中，随着林龄的增加，樟子松人工林土壤真菌群落结构相似且稳定，土壤真菌功能向更有利于植被生长的方向演替，群落构建过程主要受真菌的出生、死亡、迁移、迁出等影响。

关键词：樟子松；土壤真菌；群落组成；群落构建；功能特征

中图分类号：S714.2 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)05−0083−09

引文格式：鲁莹，李启研，王梓翔，等. 毛乌素沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌组成与群落构建过程 [J]. 北京林业大学学报，2025，47(5)：83−91. Lu Ying, Li Qiyan, Wang Zixiang, et al. Soil fungal composition and community construction process of different aged *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Mu Us Desert, Shaanxi Province of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(5): 83−91.

Soil fungal composition and community construction process of different aged *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Mu Us Desert, Shaanxi Province of northwestern China

Lu Ying[1] Li Qiyan[1] Wang Zixiang[1] Gao Guanglei[1,2,3,4,5] Ding Guodong[1,3,4,5] Zhang Ying[1,3,4,5]

(1. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing 100083, China;
3. Yanchi Ecology Research Station of the Mu Us Desert, Yanchi 751500, Ningxia, China;
4. Engineering Research Center of Forestry Ecological Engineering of Ministry of Education, Beijing 100083, China;
5. Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing 100083, China)

Abstract: [**Objective**] To explore the composition and assembly process of soil fungal communities in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of different ages in the Mu Us Sandy Land, Shaanxi Province of

收稿日期: 2024−11−21 **修回日期:** 2025−04−17

基金项目: 国家自然科学基金项目(32371962)。

第一作者: 鲁莹。主要研究方向：荒漠化防治。 Email: luying@bjfu.edu.cn 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学水土保持学院。

责任作者: 高广磊，教授，博士生导师。主要研究方向：荒漠生态学。 Email: gaoguanglei@bjfu.edu.cn 地址：同上。

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

northwestern China and to reveal the effects of stand age on composition and function of soil fungi. [**Method**] Soil samples were collected associated with 26, 32, 43 years old *P. sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Mu Us Desert to identify and analyze the composition, diversity, assembly and function of soil fungal communities based on field investigation, Illumina Miseq high-throughput, iCAMP and FUNGuild platform. [**Result**] (1) No significant difference in the α diversity or β diversity of soil fungal communities was detected for *P. sylvestris* var. *mongolica* with stand aging ($P > 0.05$). A total of 285 genera of soil fungi from 5 phylums, 23 phylums, 62 orders, 133 families were obtained, and the highest relative abundance of soil fungi of different forest ages were all from *Inocybe*. With the increase in forest age, the relative abundance of *Genabea*, *Pulvinula* and *Sphaerosporella* increased significantly. (2) In soil fungi, in addition to other trophic types, symbiotic trophic types dominated, followed by saprophytic trophic types. There was a significant increase in relative abundance of symbiotic fungi ($P < 0.05$), and the saprotrophic fungi decreased significantly ($P < 0.05$) with increasing forest age. No significant correlation ($P > 0.05$) was found between soil physical and chemical properties and soil fungal functions. The community assembly process of soil fungi in *P. sylvestris* var. *mongolica* plantations of different forest ages was mainly dominated by diffusion limitation. [**Conclusion**] In *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of the Mu Us Sandy Land, as forest age increases, the soil fungal community structure becomes more similar and stable. The function of soil fungi is more favorable to tree growth. The community assembly is mainly influenced by fungal birth, death, migration and emigration,

Key words: *Pinus sylvestris* var. *mongolica*; soil fungi; community composition; community construction; functional characteristics

土壤真菌在土壤微生物中的数量仅次于细菌，在高等植物生长发育过程中发挥着重要作用，它驱动着生态系统物质循环和能量流动过程[1]。在森林生态系统中，土壤真菌与植物之间的相互作用是森林生态系统地上部分与地下部分相互联系的重要纽带。土壤真菌作为生态系统的分解者之一，能产生多种胞外酶分解有机物，分解土壤中其他生物无法分解的木质纤维素[2]，为植物提供矿质营养，从而间接影响植物生长[3]。同时，真菌参与土壤物质转化、养分循环和能量转化，通过分解土壤有机质为植物提供有效养分，促进土壤团聚体形成以改善土壤结构[4]。植物凋落物及其根系分泌物也为土壤真菌提供有机能量物质和氮源等营养物质，驱动真菌群落构建，使土壤微生物群落结构和功能发生相应变化。因此，土壤真菌群落的变化可以预测环境和土壤肥力变化，是评价其所在生态系统稳定性的重要指标之一。

群落构建机制对解释生物多样性的维持、群落稳定性和生态系统功能至关重要。目前，基于确定性过程的生态位理论和基于随机过程的中性理论被普遍认为是理解微生物群落构建的两个重要机制[5]。生态位理论认为，由于不同微生物对栖息地的偏好和适应能力不同，微生物群落是由确定性的非生物因素（如光照、温度、水分、养分等环境因素）和生物因素（如物种相互竞争、捕食、寄生等）共同决定的[6−7]；中性理论则认为随机过程（如出生、死亡、迁移、扩散）塑造了微生物群落结构[7−8]。Vellened[9]在2010 年将生态位理论和中性理论整合起来统称为群落构建，并且将驱动生物群落构建的因素归纳为选择、扩散、漂变和多样性。近年来，越来越多的学者通过大量研究证实了这一观点，即群落构建是这两种理论共同作用的结果。但在不同情况下，这两种机制的相对重要性有所不同。陈瑞蕊等[10]发现，环境过滤是土壤细菌群落构建过程的主要影响因子。王永龙等[11]则认为土壤外生菌根真菌的群落构建主要由随机过程主导。因此，确定不同条件下，土壤微生物的群落构建机制及其影响因素，能让我们更全面地解释植物−土壤−微生物的相互关系。

樟子松（*Pinus sylvestris* var. *mongolica*）是一种喜光、深根性树种，具有耐寒性强、适应性强、抗逆性强等特点[12]，是农田防护林和防风固沙林不可或缺的组成部分。樟子松原产于黑龙江大兴安岭地区，20 世纪 50 年代，由于“三北”防护林工程的建设，樟子松被广泛引种种植至我国北方干旱、半干旱风沙区[13]。近年来，“三北”地区的樟子松人工林普遍出现枝叶枯黄、病虫害、天然更新慢等现象。在对水分、光照、土壤理化等影响因子进行大量研究后，学者开始聚焦于樟子松根区微生物，包括根际微生物及土壤微生物[14−15]。目前，对樟子松人工林土壤真菌群落组成中的多样性、相对丰度与功能方面已

有大量研究[16], 但由于不同林龄樟子松土壤养分有效性的变化, 土壤真菌群落的构建过程在不同林龄间可能存在差异。鉴于此, 本研究以毛乌素沙地不同林龄樟子松人工林为研究对象, 采用 Illumina Miseq 高通量测序的研究方法, 鉴定分析不同林龄樟子松人工林土壤真菌群落组成及群落构建过程, 揭示樟子松人工林林龄变化对土壤环境及土壤真菌群落的影响, 为樟子松人工林的经营管理提供理论依据和科技支撑。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

研究区位于陕西省榆林市红石峡沙地植物园(38°20′08″ ~ 38°20′12″ N, 109°42′08″ ~ 109°43′57″ E), 地处毛乌素沙地东南缘, 海拔 1 100 m。该区域属暖温带大陆性季风气候, 光照充足, 太阳辐射强, 干燥多风。冬季寒冷干燥降水少, 春季频繁发生春旱。雨水分布不均, 主要集中在夏季。无霜期 90 d 左右, 年均气温 8.3 ℃, 年平均降水量 365.7 mm, 年蒸发量 1 174 mm, 年均日照时间为 2 558.6 h。风沙土为主要土壤类型[17]。该区域属于草原气候, 天然植物主要为沙生植物, 包括筐柳(*Salix linearistipularis*)、黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)、沙竹(*Psammochloa villosa*)、沙米(*Agriophyllum pungens*)、寸苔草(*Carex duriuscula*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、鬼针草(*Bidens pilosa*)、蒺藜(*Tribulus terrestris*)等[18]。

1.2　土壤样品采集与处理

在樟子松生长最旺盛的 7 月, 结合历史资料和实地勘测, 选择立地条件、管理措施相同的人工林开展土壤样品采集工作。以 26 a、32 a、43 a 樟子松人工林为研究对象, 3 个林龄样地面积均大于 5 000 km^2。在 3 个不同林龄样地内随机设置 5 个 20 m × 20 m 的样方, 并分别进行每木检尺(表 1)。在每个样方内, 选取间距 10 m 以上的 3 株标准木作为采样对象, 在距树干 1 m 处除去地表覆盖物后, 采集 0 ~ 20 cm 土壤样品[19−22]。将同一样地的 3 棵标准木土壤样品充分混合, 装入塑封袋中并编号。3 个样地共获得 15 份土壤样品。将所获得的土壤样品分为两份, 一份用于土壤理化性质测定, 另一份置于−4 ℃便携式保温箱保存带回实验室, 用于土壤真菌高通量测序。

表 1　研究样地基本信息

Tab. 1　Basic information of research plots

龄组	林龄/a	平均树高/m	平均胸径/cm	郁闭度
MUh	26	9.91 ± 1.02	14.15 ± 3.05	0.72
MUn	32	13.05 ± 0.94	18.63 ± 2.46	0.80
MUm	43	14.65 ± 0.81	21.98 ± 3.04	0.76

1.3　土壤理化性质测定

土壤孔隙度(soil porosity, SP)和土壤含水量(soil water content, SWC)采用环刀干燥称重法测定, pH 分析仪(上海雷磁, 中国)测定土壤 pH, 重铬酸钾稀释热法测定土壤有机质(soil organic carbon, SOM)[23], 靛酚蓝比色法测定全氮(total nitrogen, TN), 钼锑抗比色法测定全磷(total phosphorus, TP), 碱解扩散法测定有效氮(available nitrogen, AN), 碳酸氢钠法测定有效磷(available phosphorus, AP), 乙酸铵浸提法测定速效钾(available potassium, AK), 土壤铵态氮(ammoniacal nitrogen, NH_4^+-N)使用氯化钾溶液浸提和靛酚蓝比色法测定, 土壤硝态氮(nitrate nitrogen, NO_3^--N)用双波长紫外分光光度计法测定。

1.4　土壤真菌高通量测序

使用 PowerSoil DNA Isolation Kit 试剂盒提取 DNA, 使用引物 ITS1(5′-TCCGTAG GTGAACCTGC GG-3′)和 ITS2(5′-GCTGCGTTCT TCATCGATGC-3′)[24]对真菌 ITS1 区段的 PCR 进行扩增, 每个样本设置 3 次重复。将同一样本的 PCR 产物混合后, 用 2% 琼脂糖凝胶电泳检测, PCR 产物使用 AxyPrepDNA 凝胶回收试剂盒(AXYGEN 公司)切胶回收, 用 Tris HCl 洗脱后再次进行 2% 琼脂糖电泳检测[25−26]。合格后再使用 Miseq 上机测序。以上测序工作由北京奥维森生物科技有限公司协助完成。使用 uparse 聚类法将得到的数据聚类生成 OTUs, 对 97% 相似水平下的 OTU 进行生物信息统计分析, 并在界, 门, 纲, 目, 科, 属水平注释其群落的物种信息[22]。

1.5　数据处理与分析

采用 R-4.3.3 中的 Vegan 包计算樟子松土壤真菌的 Alpha 多样性指数、NMDS, 使用 iCAMP 包执行基于系统发育分箱(bin)的零模型分析, 使用 Origin 2021 绘制柱状堆积图和相关性热图。基于 FUNGuild 数据库分析结果划分土壤真菌的功能类别[27], 选取置信水平为极可能和很可能的 OTUs 及其类别, 将土壤真菌划分为共生营养型、腐生营养型和病理营养型, 将复合营养型真菌全部归为其他营养型[28]。

2　结果与分析

2.1　土壤真菌群落多样性

毛乌素沙地樟子松人工林土壤样品共获得 OUT 837 个, 能鉴定到属水平的土壤真菌 OUT 529 个。26 a 人工林中土壤真菌 Chao 1 指数显著高于 43 a

人工林($P < 0.05$)，Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数在林龄间无显著差异($P > 0.05$，表 2)。Bray-Curtis 的 NMDS 分析(图 1)及 Anosim 分析结果(表 3)显示，不同林龄樟子松人工林土壤真菌 β 多样性也无显著差异，表明各个林龄土壤真菌群落结构相似。

2.2 土壤真菌群落组成

毛乌素沙地樟子松人工林土壤真菌隶属于 5 门 23 纲 62 目 133 科 285 属。在门水平上(图 2a)，子囊菌门和担子菌门为优势门，平均相对丰度分别为 69.90% 和 29.68%。随林龄增加，子囊菌门相对丰度逐渐升高，担子菌门相对丰度逐渐降低。在属水平上(图 2b)，土壤真菌优势属和常见属共 13 种，且不同林龄的优势属存在差异，26 a 人工林优势属为 *Delastria*、丝盖伞属、革菌属，近熟林优势属为棉毛菌属、丝盖伞属，43 a 人工林优势属包括丝盖伞属、*Delastria*、*Sphaerosporella*。随林龄增加，丝盖伞属相对丰度含量逐渐增多，*Delastria* 先减小后增大。

毛乌素沙地樟子松人工林土壤真菌其他营养型真菌占比最大(图 2c)。其次为共生营养型真菌(15.13% ~ 24.13%)，其中主要为外生菌根真菌，且其丰度随林龄增大而增加。腐生营养型真菌占比 5.60% ~ 9.30%，主要生态功能群为其他腐生真菌，随林龄增加，其他腐生真菌相对丰度逐渐减小。病理营养型真菌占比 0.14% ~ 0.36%，主要生态功能群为植物病原菌，随林龄增大，植物病原菌相对丰度先增大后减小。不同林龄樟子松土壤真菌腐生营养型真菌相对丰度存在显著差异(图 2d)。

表 2 不同林龄樟子松人工林土壤真菌 α 多样性指数比较

Tab. 2 Comparisons of α diversity index of soil fungi among different aged *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations

样地	Chao 1指数	Shannon-Wiener指数	Simpson指数
MUh	483.91 ± 38.63a	4.32 ± 0.60a	0.85 ± 0.06a
MUn	448.01 ± 27.58ab	3.61 ± 0.47a	0.76 ± 0.06a
MUm	344.79 ± 49.02b	3.89 ± 0.25a	0.85 ± 0.02a
F	5.66	1.34	1.82
P	0.06	0.51	0.40

注：同列相同字母表示多样性指数差异不显著($P > 0.05$)，下同。

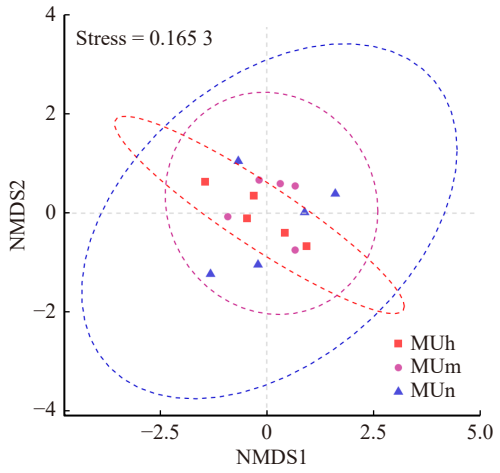


图 1 基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维尺度分析(NMDS)

Fig. 1 Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) analysis based on Bray-Curtis distance

表 3 基于 Bray-Curtis 的组间差别分析

Tab. 3 Anosim analysis based on Bray-Curtis

林组	*r*	*P*
MUh-MUn	0.096	0.246
MUn-MUm	0.240	0.090
MUh-MUm	−0.052	0.660
整体	0.095	0.170

2.3 土壤真菌群落构建过程

计算不同林龄土壤真菌群落构建的 βNRI 值(图 3a)，群落构建过程中，$|\beta NRI| < 2$ 占绝大多数，表明樟子松人工林土壤真菌群落构建由确定性过程($|\beta NRI| > 2$)和随机过程($|\beta NRI| \leqslant 2$)共同驱动，但由随机过程主导。基于 Ning 等[29]的方法进一步计算，$\beta NRI < -1.96$ 和 $\beta NRI > 1.96$ 分别视为同质选择和异质选择。$|\beta NRI| \leqslant 1.96$ 且 $RC < -0.95$ 划分为同质扩散。$|\beta NRI| \leqslant 1.96$ 和 $RC > 0.95$ 代表扩散限制，$|\beta NRI| \leqslant 1.96$ 和 $|RC| \leqslant 0.95$ 代表漂变。随着林龄的变化，樟子松土壤真菌群落构建过程中，扩散限制的相对重要性均最高，其次为漂变和同质选择。由此可见，不同林龄樟子松土壤真菌群落构建过程始终以随机过程中的扩散限制过程主导。

2.4 土壤真菌群落影响因子

随林龄增加，土壤有机质、全氮、有效氮、氨态氮、有效磷含量显著增加($P < 0.05$)；土壤 pH 和全磷无明显变化($P > 0.05$)(表 4)。

丝盖伞属与土壤有机质呈显著正相关($P < 0.05$)；*Sphaerosporella* 与有效氮呈极显著正相关($P < 0.01$)，与有机质、有效磷、氨态氮、硝态氮呈显著正相关($P < 0.05$)；*Dactylonectria* 与土壤有机质呈极显著正相关($P < 0.01$)，与总孔隙度呈极显著负相关($P < 0.01$)(图 4a)。Mantel test 分析显示(图 4b)，共生营养型、腐生营养型和病理营养型真菌与土壤理化性质无显著相关关系。毛乌素沙地土壤真菌 α 多样性与理化性质并无显著相关关系($P > 0.05$)。

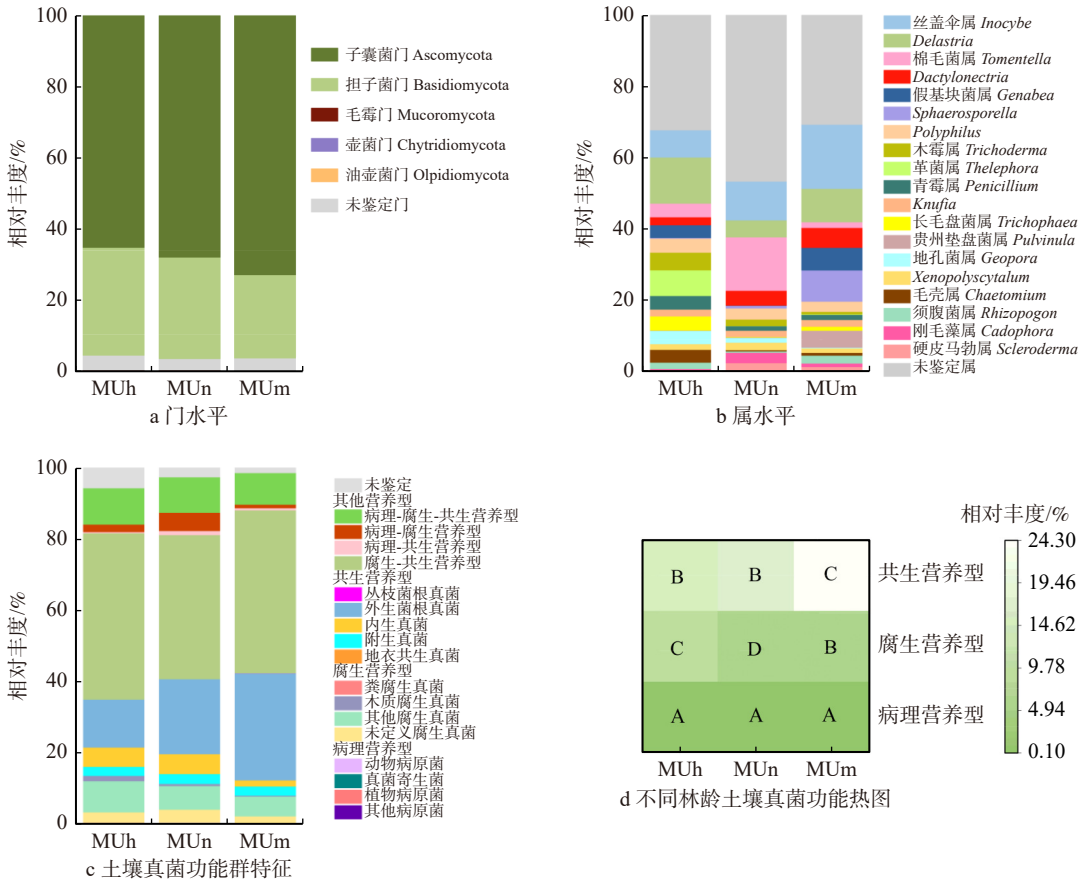


图 d 不同大写字母表示同一营养型的相对丰度在不同林龄呈显著差异($P < 0.05$)。

图 2　不同林龄樟子松人工林土壤真菌群落组成及功能比较

Fig. 2　Function comparison and community composition of soil fungi among different aged *P. sylvestris* var. *mongolica* plantations

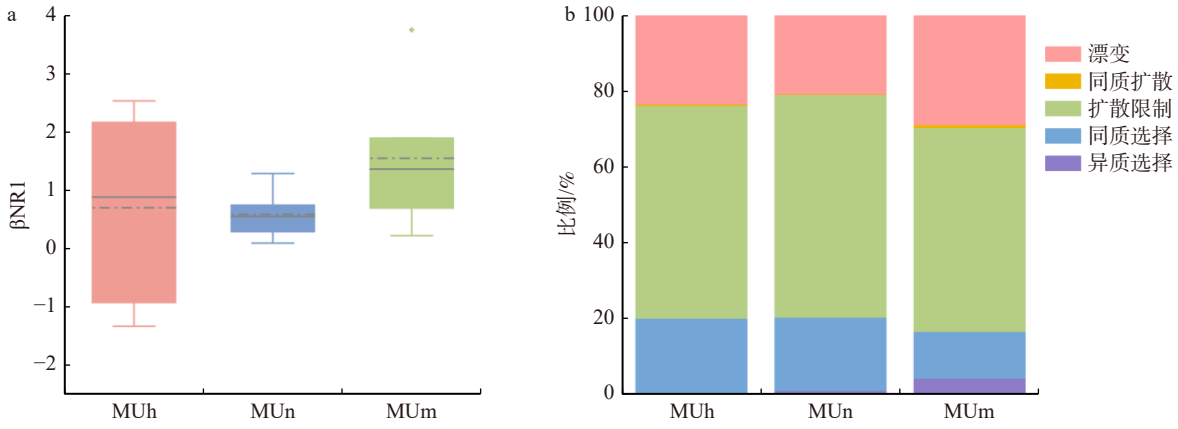


图 3　樟子松人工林土壤真菌群落构建图

Fig. 3　Community construction diagram of soil fungi of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations

3　讨　　论

3.1　樟子松人工林土壤真菌群落结构及功能特征

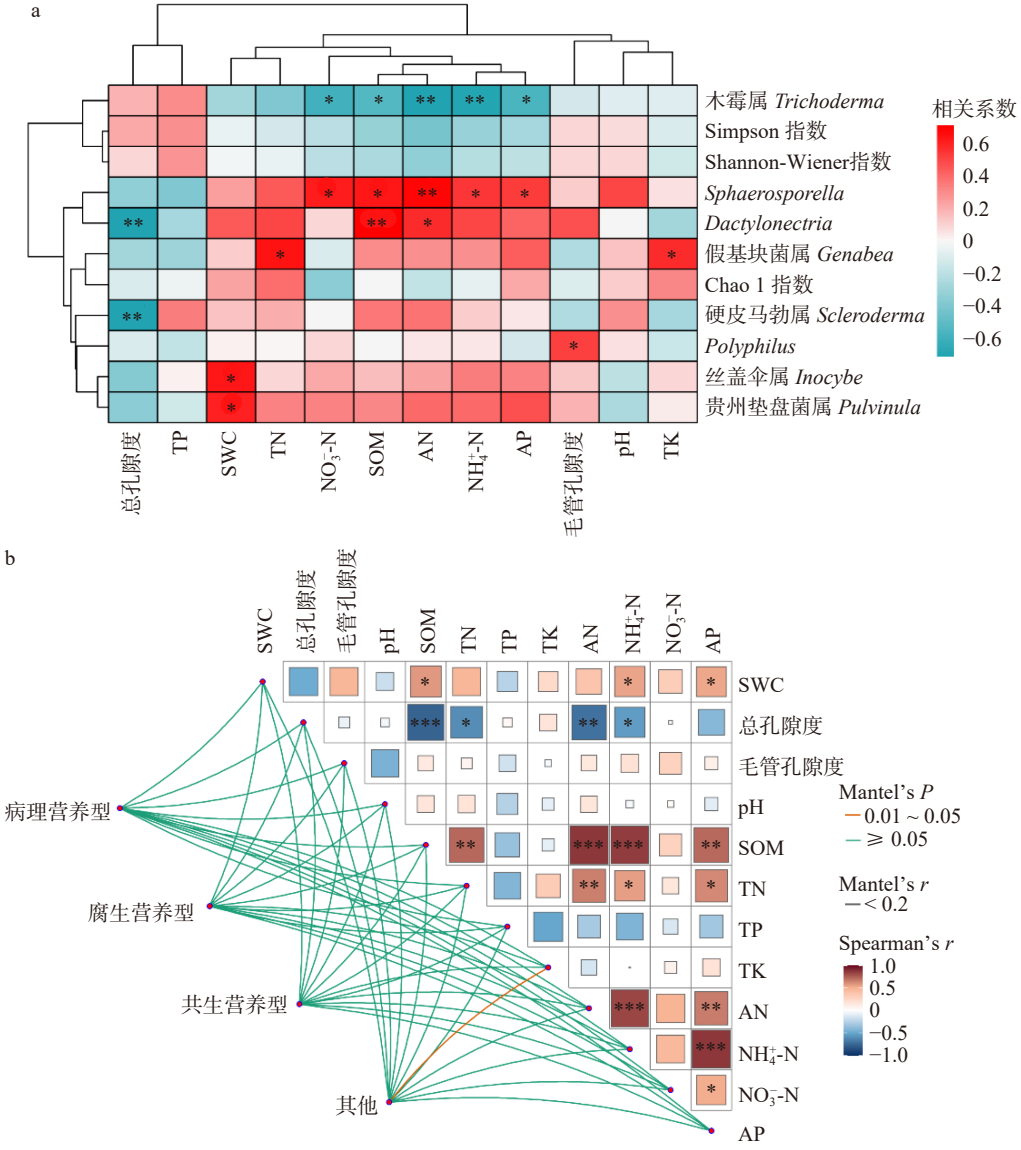
不同林龄樟子松人工林土壤真菌 α 多样性未受到林龄和土壤理化性质的影响，是由于真菌 α 多样性在环境变化中有较高的弹性和稳定性[24−25]。由于土壤真菌种类丰富，其相对丰度和种类在不同林龄差异不大，具有相对稳定性。而且由于樟子松人工林林分结构简单，土壤真菌不会受到其他植被的干扰，土壤环境变化不大，不会对土壤真菌 α 多样性产生较大影响。但是在 23 a 人工林中土壤真菌 Chao 1 指数显著高于其他林龄($P < 0.05$)，是由于早期在相对稳定的环境条件下，土壤真菌的数量较多，其对土壤理化性质、生物交互作用等的适应性更强[26]。即使土壤真菌的种类因地理位置不同而不同，但在适应特定环境条件时，某些真菌种类可能会在不同

表 4 樟子松人工林土壤理化性质

Tab. 4 Soil physical and chemical properties of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations

项目	MUh	MUn	MUm
土壤含水量(SWC)/%	5.66 ± 0.54b	5.68 ± 0.45b	6.49 ± 0.52a
总孔隙度/%	37.39 ± 1.14b	36.32 ± 0.67ab	35.56 ± 1.52a
毛管孔隙度/%	34.39 ± 2.98a	34.39 ± 1.71a	33.92 ± 0.60a
pH	7.21 ± 0.32a	7.35 ± 0.42a	7.42 ± 0.37a
有机质(SOM)/(g·kg^{-1})	5.00 ± 0.38c	6.13 ± 0.51b	8.30 ± 0.57a
全氮(TN)/(g·kg^{-1})	0.17 ± 0.03b	0.17 ± 0.02b	0.30 ± 0.05a
全磷(TP)/(g·kg^{-1})	0.51 ± 0.04a	0.51 ± 0.02a	0.47 ± 0.07a
全钾(TK)/(g·kg^{-1})	14.99 ± 0.65a	13.39 ± 0.58b	14.79 ± 1.07a
有效氮(AN)/(mg·kg^{-1})	10.89 ± 1.43c	13.57 ± 1.19b	25.38 ± 1.11a
氨态氮(NH_4^+-N)/(mg·kg^{-1})	0.69 ± 0.11c	0.86 ± 0.12b	1.52 ± 0.04a
硝态氮(NO_3^--N)/(mg·kg^{-1})	2.21 ± 0.78a	2.27 ± 0.47a	3.05 ± 0.73a
有效磷(AP)/(mg·kg^{-1})	0.49 ± 0.07b	0.50 ± 0.12b	1.03 ± 0.19a

注：同行不同字母表示土壤理化性质差异显著($P < 0.05$)。



*、**、***分别表示 $P < 0.05$，$P < 0.01$，$P < 0.001$。

图 4 樟子松人工林土壤真菌群落与土壤理化性质的相关性

Fig. 4 Correlations between soil fungi community and soil physical and chemical properties of *P. sylvestris* var. *mongolica* plantations

地方重新出现[27]。基于 Bray-Curtis 的 NMDS 分析发现，不同林龄樟子松人工林群落结构组成相似度较高，并无显著差异。β 多样性受环境差异和地理距离的影响，但由于采样地为沙地植物园，土壤皆为风沙土，不同林龄采样点距离相对接近，样地间的环境差异不大，导致 β 多样性与林龄无显著相关关系。

在毛乌素沙地不同林龄的樟子松人工林土壤中，主要优势真菌门为子囊菌门和担子菌门，二者的相对丰度总和在各个林龄中均超过 99%，与之前学者的研究结果[30−32]一致。随林龄增大，子囊菌门相对丰度逐渐升高，担子菌门相对丰度逐渐降低，这可能是因为子囊菌门比担子菌门进化速度更快，物种含量更丰富，且子囊菌门的进化具有较强的适应性[30]，更适合生存在干旱、贫瘠、条件恶劣的沙地。在属水平上，3 种林龄土壤真菌中优势属均为丝盖伞属，丝盖伞属是典型的外生菌根真菌[33]，可以与植物形成菌根，促进植物根系对营养物质的吸收，增强植物对极端环境的适应能力[34]。相关性分析表明，C、N、P 3 种元素对真菌群落结构影响较为明显，土壤真菌结构与碳、氮等营养元素密切相关[35]，土壤养分含量对土壤真菌相对丰度有显著影响[36]。

研究区樟子松人工林土壤真菌主要为其他营养型，其次为共生营养型和腐生营养型。在不同林龄阶段，其他营养型真菌中的腐生−共生营养型占比均最大。随林龄增加，共生营养型真菌数量明显增多，在成熟林时期达到峰值，而在中龄林时期最少。这是由于 23 a 时期，土壤中有机质和氮、磷含量较少[37]，植物需要大量营养维持自身生长发育，需要招募共生营养型真菌中丝盖伞属、假基块菌属、贵州垫盘菌属和 *Sphaerosporella* 等外生菌根真菌[38]进一步提高樟子松人工林固碳释氧的功能。共生营养型真菌与植物互惠共生，病理营养型真菌通过损害宿主细胞获取营养，腐生营养型真菌通过降解死亡的宿主细胞来获取营养[39]。随着林龄增大，共生营养型真菌含量的增加增强了植物的抗逆能力，减少了植物病原菌的定植。腐生营养型真菌与林龄存在显著相关性。这是因为随着林龄的变化，植物产生大量的死亡细胞，植物凋落物的含量发生明显变化，从而影响腐生营养型真菌的丰度[27]。

3.2　樟子松人工林土壤真菌群落构建过程

土壤真菌群落构建过程由确定性和随机性过程共同驱动，这一观点被研究学者普遍接受。如 Cao 等[40]发现中国西北 4 个不同灌丛植被生态区土壤真菌和细菌群落具有不同的生物地理格局，但均受确定性过程和随机过程驱动。基于系统发育分箱的零模型定量推断表明，随着林龄变化，樟子松人工林土壤真菌群落构建过程主要由随机过程驱动，且随机过程中的扩散限制始终占主导地位。以往的研究[41−44]也证实了随机过程在驱动土壤真菌群落组成方面的重要性。这可能是由于真菌具有强烈的区域特征和有限的传播能力[45]。毛乌素沙地土壤理化性质与土壤真菌群落相关性分析表明，土壤理化性质与部分真菌属呈显著相关关系，表明环境过滤参与了群落构建过程。然而，在此过程中，|βNRI| > 2 占比较小，表明环境过滤（确定性过程）的作用较小。这可能是由于在人工林发育早期阶段，森林胸径小，郁闭度低，植物要承受高强度的光照、干旱以及贫瘠的土壤等不利条件，土壤微生物需适应多种生存环境才能维持自身的生长发育[46]。因此，环境过滤（确定性过程）可能主导群落构建过程。但随着林龄的增加，森林环境已逐渐形成且趋于稳定，微生物群落结构趋于稳定。此时，为了竞争相同的资源，土壤真菌自身的出生/死亡、物种形成/灭绝过程变得更加重要[47]，而环境选择和各种生物相互作用的影响并不显著。

4　结　　论

毛乌素沙地不同林龄樟子松人工林土壤真菌群落 α 多样性和 β 多样性无显著差异（$P > 0.05$），各个林龄群落结构相似。在土壤真菌中，除其他营养型真菌外，共生营养型占主导地位，其次为腐生营养型。土壤真菌功能向更有利于植被生长的方向演替。樟子松人工林土壤真菌群落构建过程主要由确定性过程和随机过程共同控制，其中扩散限制起主导作用。

参　考　文　献

[1] 褚海燕, 冯毛毛, 柳旭, 等. 土壤微生物生物地理学: 国内进展与国际前沿 [J]. 土壤学报, 2020, 57(3): 515−529.
Chu H Y, Feng M M, Liu X, et al. Soil microbial biogeography: recent advances in China and research frontiers in the world[J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57(3): 515−529.

[2] 李明春, 邢来君. 普通真菌学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1999.
Li M C, Xing L J. General mycology[M]. Beijing: Higher Education Press, 1999.

[3] 李欢, 魏雅丽, 闫帮国, 等. 元谋干热河谷沟蚀地区植被恢复对土壤养分和酶活性的影响 [J]. 土壤通报, 2020, 51(5): 1118−1126.
Li H, Wei Y L, Yan B G, et al. Effect of vegetation restoration on soil nutrients and enzyme activities in the gully eroded areas of Yuanmou dry-hot valley[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2020, 51(5): 1118−1126.

[4] Gou X, Kong W, Sadowsky M J, et al. Global responses of soil bacteria and fungi to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Catena, 2024, 237: 107817.

[5] 阳祥, 李先德, 刘吉龙, 等. 不同轮作模式的土壤真菌群落结构及功能特征分析 [J]. 环境科学学报, 2022, 42(4): 432−442.

Yang X, Li D X, Liu J L, et al. Analysis on the structure and function of soil fungi community in different crop rotation modes[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2022, 42(4): 432−442.

[6] Jarosław L, Marzena K, Ewa B. Understory shrub root systems and their exudates improve soil biochemistry in pine stands in temperate climate[J]. Rhizosphere, 2024, 29: 100868.

[7] Fan Q P, Liu K F, Wang Z L, et al. Soil microbial subcommunity assembly mechanisms are highly variable and intimately linked to their ecological and functional traits[J]. Molecular Ecology, 2024, 33(7): e17302.

[8] Zhou J Z, Ning D L. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology[J]. Microbiology Molecular Biology Reviews, 2017, 81(4): e00002−17.

[9] Vellend M. Conceptual synthesis in community ecology[J]. The Quarterly Review of Biology, 2010, 85(2): 183−206.

[10] 陈瑞蕊, 张建伟, 董洋, 等. 盐度对滨海土壤细菌多样性和群落构建过程的影响 [J]. 应用生态学报, 2021, 32(5): 1816−1824.
Chen R R, Zang J W, Dong Y, et al. Effects of salinity on soil bacterial diversity and assembly processes in coastal soils[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(5): 1816−1824.

[11] 王永龙, 张旋, 徐颖, 等. 包头市公园林下土壤外生菌根真菌的多样性与群落构建机制 [J]. 应用生态学报, 2023, 34(5): 1225−1234.
Wang Y L, Zhang X, Xu Y, et al. Diversity and community assembly mechanism of soil ectomycorrhizal fungi in urban parks of Baotou City, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(5): 1225−1234.

[12] 刘春颖, 党宏忠, 陈帅, 等. 不同起源樟子松林水分利用的差异及机制 [J]. 应用生态学报, 2023, 34(10): 2619−2628.
Liu C Y, Dang H Z, Chen S, et al. Differences and mechanisms on water use of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* forests with different origins[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(10): 2619−2628.

[13] Bi B, Yuan Y, Zhang H, et al. Rhizosphere soil metabolites mediated microbial community changes of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* across stand ages in the Mu Us Desert[J]. Applied Soil Ecology, 2022, 169: 104222.

[14] 丁钰珮, 杜宇佳, 高广磊, 等. 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌群落结构与功能预测 [J]. 生态学报, 2021, 41(10): 4131−4139.
Ding Y P, Du Y J, Gao G L, et al. Soil bacterial community structure and functional prediction of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Hulun Buir Sandy Land[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 4131−4139.

[15] 赵姗宇, 黎锦涛, 孙学凯, 等. 樟子松人工林原产地与不同自然降水梯度引种地土壤和植物叶片生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2018, 38(20): 7189−7197.
Zhao S Y, Li J T, Sun X K, et al. Responses of soil and plant stoichiometric characteristics along rainfall gradients[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(20): 7189−7197.

[16] 曹红雨, 高广磊, 丁国栋, 等. 呼伦贝尔沙区 4 种生境土壤真菌群落结构和多样性 [J]. 林业科学, 2019, 55(8): 118−127.
Cao H Y, Gao G L, Ding G D, et al. Community structure and diversity of soil fungi in four habitats in Hulun Buir Sandy Land[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2019, 55(8): 118−127.

[17] 孙永琦, 冯薇, 张宇清, 等. 毛乌素沙地生物土壤结皮对油蒿群落土壤酶活性的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(11): 82−90.
Sun Y Q, Feng W, Zhang Y Q, et al. Effects of biological soil crusts on soil enzyme activities of *Artemisia ordosica* community in the Mu Us Desert of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(11): 82−90.

[18] 刘若莎, 王冬梅. 黄土高原高寒区不同人工林土壤养分及生态化学计量特征 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(1): 88−95.
Liu R S, Wang D M. Soil nutrients and ecostoichiometric characteristics of different plantations in the alpine region of the Loess Plateau[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(1): 88−95.

[19] 任悦, 高广磊, 丁国栋, 等. 毛乌素沙地樟子松人工林根内真菌群落结构与功能时间动态特征 [J]. 环境科学, 2024, 45(7): 42−49.
Ren Y, Gao G L, Ding G D, et al. Temporal variations in community structure and function of root-associated fungi associated with *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Mu Us Sandy Land[J]. Environmental Science, 2024, 45(7): 42−49.

[20] Guo Z H, Miao W H, Lyu Y M, et al. Soil fungi lead to stronger 'diminishing returns' in fine-root length versus mass allometry towards earlier successional tropical forests[J]. Functional Ecology, 2024, 38(11): 2406−2420.

[21] Chen L, Xiang W, Wu H, et al. Contrasting patterns and drivers of soil fungal communities in subtropical deciduous and evergreen broadleaved forests[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2019, 103(13): 5421−5433.

[22] Jiao S, Chu H Y, Zhang B G, et al. Linking soil fungi to bacterial community assembly in arid ecosystems[J]. Imeta, 2022, 1(1): e2.

[23] 魏晓帅, 郭米山, 高广磊, 等. 呼伦贝尔沙地樟子松根内真菌群落结构与功能群特征 [J]. 北京大学学报 (自然科学版), 2020, 56(4): 710−720.
Wei X S, Guo M S, Gao G L, et al. Community structure and functional groups of fungi in the roots associated with *Pinus sylvestri* var. *mongolica* in the Hulunbuir Sandy Land[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2020, 56(4): 710−720.

[24] 施秀珍, 王建青, 黄志群, 等. 树种多样性对土壤微生物群落结构和元素生物地球化学循环的影响研究进展 [J]. 生态学报, 2022, 42(15): 6092−6102.
Shi X Z, Wang J Q, Huang Z Q, et al. Research progresses in the effects of tree species diversity on soil microbial communities and biogeochemical cycling of elements[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(15): 6092−6102.

[25] 李丹丹, 李佳文, 高广磊, 等. 科尔沁沙地樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolia*) 人工林土壤真菌群落结构和功能特征 [J]. 中国沙漠, 2023, 43(4): 241−251.
Li D D, Li J W, Gao G L, et al. Soil fungal community structure and functional characteristics associated with *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Horqin Sandy Land[J]. Journal of Desert Research, 2023, 43(4): 241−251.

[26] Toju H, Kishida O, Katayama N, et al. Networks depicting the fine-scale co-occurrences of fungi in soil horizons[J]. PLoS One, 2016, 11(11): e0165987.

[27] 任悦, 高广磊, 丁国栋, 等. 不同生长期樟子松外生菌根真菌群落物种组成及其驱动因素 [J]. 植物生态学报, 2023, 47(9): 1298−1309.
Ren Y, Gao G L, Ding G D, et al. Species composition and driving factors of the ectomycorrhizal fungal community associated with *Pinus sylvestris* var. *mongolica* at different growth periods[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(9): 1298−1309.

[28] Abu H M, Guo Z M, Moniruzzaman M, et al. Plant taxonomic diversity better explains soil fungal and bacterial diversity than functional diversity in restored forest ecosystems[J]. Plants-Basel, 2019, 8(11): 479.

[29] Ning D, Yuan M, Wu L, et al. A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming[J]. Nature Communication, 2020, 11(1): 4717.

[30] Fu X, Yang F, Wang J, et al. Understory vegetation leads to changes in soil acidity and in microbial communities 27 years after reforestation[J]. The Science of the Total Environment, 2015, 502: 280−286.

[31] 李鹏飞, 张兴昌, 郝明德, 等. 植被恢复对黄土高原矿区重构土壤理化性质、酶活性以及真菌群落的影响 [J]. 水土保持通报, 2019, 39(5): 1−7.
Li P F, Zhang X C, Hao M D, et al. Effects of vegetation restoration on soil physicochemical properties, enzyme activities, and fungal community of reconstructed soil in a mining area on loess plateau[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2019, 39(5): 1−7.

[32] 林思诺, 苏延桂, 吕坤, 等. 尖峰岭热带森林土壤真菌群落的海拔变化格局及驱动因素 [J]. 应用生态学报, 2023, 34(2): 349−358.
Lin S N, Sun Y G, Lü K, et al. Altitudinal pattern and driving factors of soil fungal community in the tropical forest of Jianfengling, Hainan, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(2): 349−358.

[33] 乔沙沙, 周永娜, 柴宝峰, 等. 关帝山森林土壤真菌群落结构与遗传多样性特征 [J]. 环境科学, 2017, 38(6): 2502−2512.
Qiao S S, Zhou Y N, Chai B F, et al. Characteristics of fungi community structure and genetic diversity of forests in Guandi Mountains[J]. Environmental Science, 2017, 38(6): 2502−2512.

[34] 李佳文, 赵珮杉, 高广磊, 等. 陕西榆林沙区樟子松根内真菌群落结构和功能群特征 [J]. 菌物学报, 2020, 39(10): 1854−1865.
Li J W, Zhao P S, Gao G L, et al. Root-associated fungal community structure and functional group of *Pinus sylvestri* var. *mongolica* in the desertified lands of Yulin in Shaanxi Province, western China[J]. Mycosystema, 2020, 39(10): 1854−1865.

[35] 闫茹, 冯薇, 王玺婧. 呼伦贝尔沙地不同固沙植物土壤真菌群落组成及多样性 [J]. 中国水土保持科学 (中英文), 2021, 19(1): 60−68.
Yan R, Feng W, Wang X J. Composition and diversity of soil fungi community under different sand-fixing plants in the Hulun Buir Desert[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2021, 19(1): 60−68.

[36] 范宇光, 图力古尔. 中国丝盖伞属茸盖亚属分类学研究 [J]. 菌物研究, 2016, 14(3): 129−132.
Fan Y G, Tolgor. Taxonomy in *Inocybe* subgen. *Mallocybe* from China[J]. Journal of Fungal Research, 2016, 14(3): 129−132.

[37] 何青, 崔皓钧, 马书荣. 外生菌根对植物非生物胁迫的缓解作用及作用机理研究进展 [J]. 微生物学通报, 2021, 48(5): 1755−1764.
He Q, Cui H J, Ma S R. Mitigation effect and regulation mechanism of ectomycorrhizal on plant under abiotic stress: a review[J]. Microbiology China, 2021, 48(5): 1755−1764.

[38] Feng Y, Xu T, Wang W, et al. Nitrogen addition changed soil fungal community structure and increased the biomass of functional fungi in Korean pine plantations in temperate northeast China[J]. Science of the Total Environment, 2024, 927: 172349.

[39] 赵兴鸽, 张世挺, 牛克昌. 青藏高原高寒草甸土壤真菌多样性与植物群落功能性状和土壤理化特性的关系 [J]. 应用与环境生物学报, 2020, 26(1): 1−9.
Zhao X G, Zhang S T, Niu K C. Relationships between soil fungal diversity, plant community functional traits, and soil attributes in Tibetan alpine meadows[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2020, 26(1): 1−9.

[40] Cao Y, Chai Y, Jiao S, et al. Bacterial and fungal community assembly in relation to soil nutrients and plant growth across different ecoregions of shrubland in Shaanxi, northwestern China[J]. Applied Soil Ecology, 2022, 173: 104385.

[41] 王家源, 殷小琳, 任悦, 等. 毛乌素沙地樟子松外生菌根真菌多样性特征 [J]. 微生物学通报, 2020, 47(11): 3856−3867.
Wang J Y, Yin X L, Ren Y, et al. Diversity characteristics of ectomycorrhizal fungi associated with *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in the Mu Us Sandy Land[J]. Microbiology China, 2020, 47(11): 3856−3867.

[42] Fei W, Liu Y. Biotrophic fungal pathogens: a critical overview[J]. Apply Biochemistry Biotechnology, 2023, 195(1): 1−16.

[43] Wang X, Wiegand T, Kraft N J, et al. Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes in species rich forests[J]. Ecology, 2016, 97(2): 347−360.

[44] Schröter K, Wemheuer B, Pena R, et al. Assembly processes of trophic guilds in the root mycobiome of temperate forests[J]. Molecular Ecology, 2019, 28(2): 348−364.

[45] Peay K, Kennedy P, Talbot J. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome[J]. Nature Reviews Microbiology, 2016, 14(7): 434−447.

[46] Huo X, Ren C, Wang D, et al. Microbial community assembly and its influencing factors of secondary forests in Qinling Mountains[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2023, 184: 109075.

[47] Wu M, Xue K, Wei P, et al. Soil microbial distribution and assembly are related to vegetation biomass in the alpine permafrost regions of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Science of the Total Environment, 2022, 834: 155259.

（责任编辑　孟　瑶　李　契
责任编委　孟　平）