

赵杼祺, 冀翔宇, 马璐璐, 等. 氮磷添加对土壤真菌在木质残体中定殖及群落特征的影响 [J]. 亚热带资源与环境学报, 2024, 19 (2): 1-8.  
ZHAO Z Q, JI X Y, MA L L, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on colonization and community characteristics of soil fungi in woody debris [J]. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2024, 19 (2): 1-8. DOI: 10.19687/j.cnki.1673-7105.2024.02.001.

## 氮磷添加对土壤真菌在木质残体中定殖及群落特征的影响

赵杼祺<sup>a</sup>, 冀翔宇<sup>a</sup>, 马璐璐<sup>a</sup>, 于强<sup>b,c,\*</sup>, 胡振宏<sup>b,c,\*</sup>

(西北农林科技大学 a. 资源环境学院, b. 水土保持科学与工程学院,  
c. 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

**摘要:** 土壤真菌对木质残体的定殖会对木质残体真菌群落及其分解产生重要影响。氮、磷是真菌生命活动所需的重要养分, 但目前仍不清楚外源氮、磷的输入如何影响土壤真菌对木质残体的定殖。基于亚热带森林生态系统中8个典型树种为期3年的木质残体分解实验, 本研究揭示了氮磷添加对土壤到木质残体的真菌定殖的影响。结果表明, 木质残体中有34.5%~40.9%的真菌物种来自土壤。磷添加与氮磷添加均会降低定殖真菌在木质残体真菌物种中的比例, 磷添加还会显著降低定殖真菌的丰富度。定殖真菌在纲水平上主要有伞菌纲、粪壳菌纲、锤舌菌纲、座囊菌纲以及散囊菌纲。其中, 伞菌纲是主要的定殖真菌类群, 其相对丰度在磷添加下增加而在氮添加下减少, 变化范围为62.39%~76.35%。此外, 定殖真菌以腐生菌为主, 其次是外生菌根真菌等其他功能类群。磷添加抑制了腐生菌以及外生菌根真菌从土壤到木质残体的定殖, 氮添加则促进腐生菌在木质残体中的定殖。最后, 分析木质残体中定殖真菌类群的生态策略发现, 木质残体中的定殖真菌类群以寡营养类群为主。相较于氮添加, 磷添加显著增加了木质残体中寡营养类群的比例。研究强调了亚热带森林生态系统中土壤对木质残体真菌群落组成的重要影响, 同时突出了氮磷添加对从土壤到木质残体的真菌定殖过程的重要调控作用, 这对于理解森林生态系统中木质残体分解的微生物机制具有重要意义。

**关键词:** 土壤真菌; 分解; 定殖

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 1673-7105 (2024) 02-0001-08

### Effects of Nitrogen and Phosphorus Addition on Colonization and Community Characteristics of Soil Fungi in Woody Debris

ZHAO Zhuqi<sup>a</sup>, JI Xiangyu<sup>a</sup>, MA Lulu<sup>a</sup>, YU Qiang<sup>b,c,\*</sup>, HU Zhenhong<sup>b,c,\*</sup>

(a. College of Natural Resources and Environment, b. College of Soil and Water Conservation Science and Engineering,  
c. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau,  
Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

**Abstract:** The colonization of woody debris by soil fungi significantly influences its decomposition and the structure of the fungal community. Although nitrogen and phosphorus are essential for fungal activity, the effects of external nitrogen and phosphorus inputs on the fungal colonization of woody debris remain not fully understood. Through a three-year study on the decomposition of woody debris from eight typical

收稿日期: 2023-11-29

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (32271853); 广东省自然科学基金-面上项目 (2022A1515010663); 中央高校基本科研业务费专项资金 (2452021127)

作者简介: 赵杼祺 (1999—), 女, 陕西咸阳人, 硕士研究生, 研究方向为森林生态系统土壤微生物生态过程, zzq\_juicy@nwafu.edu.cn。

\* 通信作者: 胡振宏 (1987—), 男, 湖北监利人, 教授, 博士, 研究方向为气候变化背景下森林土壤养分过程及土壤微生物生态过程, zhhu2020@nwafu.edu.cn。

于强 (1962—), 男, 安徽阜阳人, 教授, 博士, 研究方向为气候变化与农业生态以及陆面过程与生态系统碳氮循环, yuq@nwafu.edu.cn。

tree species in a subtropical forest ecosystem. This research reveals the impact of nitrogen and phosphorus supplementation on fungal transfer from adjacent soil to woody debris. This study found that between 34.5% and 40.9% of fungal species in woody debris originated from soil. The addition of phosphorus, as well as combined nitrogen and phosphorus, decreased the proportion of colonized fungi in the fungal species of the woody debris. Additionally, phosphorus addition significantly reduced their richness. The main classes of colonized fungi included Sordariomycetes, Leotiomycetes, Dothideomycetes, and Eurotiomycetes. Among these, Sordariomycetes was the primary colonized group, with its relative abundance increasing with phosphorus addition and decreasing with nitrogen addition, ranging from 62.39% to 76.35%. Furthermore, these colonized fungi predominantly belonged to saprotrophic, followed by ectomycorrhizal and other functional groups. Phosphorus addition inhibited, while nitrogen addition promoted the colonization of both saprotrophic and ectomycorrhizal fungi from soil to woody debris. Last but not the least, analysis of the ecological strategies of the colonized fungal groups in woody debris indicates a predominance of oligotrophic groups, especially under phosphorus addition. This study highlights the crucial role of soil fungi in shaping the fungal community composition of woody debris in subtropical forests and emphasizes the significant regulatory effect of nitrogen and phosphorus additions on colonization, offering important insights into the microbial mechanisms of woody debris decomposition in forest ecosystems.

**Key words:** soil fungi; decomposition; colonization

## 0 引言

在全球森林生态系统中,木质残体扮演着不可忽视的角色。据报道,木质残体碳储量占全球森林生态系统的 8%<sup>[1]</sup>。在分解过程中,木质残体又会将自身 80%~90% 的碳释放回大气,并影响森林表层土壤有机碳的输入和积累<sup>[2-3]</sup>。木质残体中含有大量难分解物质,研究发现木质残体分解过程高度依赖真菌分解者分泌的木质素降解酶<sup>[4]</sup>。因此,通常认为真菌是木质残体的主要分解者<sup>[5-6]</sup>。然而,关于木质残体真菌群落形成的研究仍较为匮乏<sup>[7]</sup>,这阻碍了对木质残体真菌群落调控木材分解过程的进一步认识。

近年来的一些研究表明,临近木质残体的土壤真菌群落对木质残体真菌群落组成具有关键调控作用<sup>[8-9]</sup>。由于木质残体在分解过程中长期和土壤保持大面积接触,木质残体和临近土壤的真菌群落可能在时间和空间上高度连续、密切相关。简而言之,土壤被认为是木质残体真菌群落的重要物种来源,土壤真菌可能会不断地对木质残体进行定殖,塑造木质残体真菌群落并影响其功能<sup>[10]</sup>。研究从土壤定殖到木质残体中的真菌群落有助于进一步了解土壤真菌和木质残体真菌之间的联系,帮助进一步理解木质残体分解过程中土壤与木质残体微生物之间的动态联系。

在木质残体分解过程中,木质残体与临近土壤的养分状况趋于相似,二者的真菌群落组成也逐渐类同,突出了木质残体养分条件对其真菌群落的重要调控作用<sup>[8]</sup>。其中,基质中的氮(N)和磷(P)含量对真菌的生长代谢具有重要影响<sup>[11]</sup>。真菌菌丝通常具有较高的碳氮比(一般在 5:1~20:1),而木质残体中的碳氮比通常在 200:1~1 200:1,因此真菌需要大量的 N 维持其生命活动<sup>[12]</sup>。木质残体中较高的 N 含量对于真菌生命活动以及酶的分泌具有重要意义<sup>[13]</sup>。同时,根据生长速率假说,真菌需要大量的 P 维持其在木质残体等缺 P 环境中生长<sup>[14]</sup>。已有研究发现,磷添加会显著影响真菌的群落组成<sup>[15]</sup>。近年来,人类活动导致大气氮、磷沉降格局的显著变化,深刻改变了土壤微生物的生存环境,也引起土壤真菌群落组成和功能的改变<sup>[16-17]</sup>。特别是在亚热带地区,氮沉降速率比磷沉降高,这可能加剧了环境中磷可用性对土壤和木质残体真菌生长代谢活动的限制,从而改变了土壤到木质残体的真菌定殖过程<sup>[18]</sup>。然而,外源养分输入对土壤到木质残体的真菌定殖过程的具体影响仍不明确。

对微生物群落系统发育组成与生态功能联系的研究可以为生态过程提供新视角<sup>[19]</sup>。有研究发现,真菌群落组成的转变可能会影响群落的生态功能<sup>[20]</sup>。真菌根据其生态策略可以被归类为寡营养型(K策略者)、富营养型(r策略者)。其中,富营养型真菌倾向于利用易分解的碳源,并且具有较快的生长

速率<sup>[21]</sup>。相比之下,寡营养型真菌则能够利用难降解的碳源,且其生长速率相对较慢<sup>[11]</sup>。木质残体真菌群落中优势类群的生态策略可能深刻影响木质残体的分解过程<sup>[20]</sup>。此外,有研究指出不同功能类型和生态策略的真菌类群均可能在木质残体上定殖,这有助于进一步理解土壤真菌对木质残体分解中的生态意义<sup>[9]</sup>。因此,基于当前对于土壤真菌和木质残体真菌之间相互关系研究的不足,在亚热带森林中进行了为期3年的木质残体分解实验,并设置了氮、磷添加处理,来揭示外源养分输入如何调控由土壤到木质残体的真菌定殖过程及其群落特征。

## 1 材料与方法

### 1.1 样地概况与试验设计

研究地点位于浙江省天童森林生态观测研究站(121°47'E, 29°48'N)。当地气候类型为亚热带季风气候,年平均气温为16.2℃,月平均气温为从1月的4.2℃到7月的28.1℃不等,年平均降水量为1374 mm,降水集中在5月至8月。土壤类型以红壤和黄壤为主,土壤pH的变化范围为4.4~5.1,腐殖质层厚约5 cm。植被类型为常绿阔叶林,同时伴生有少量的常绿和落叶阔叶混交林。

氮磷添加试验采用完全随机区组设计。设置了12个20 m × 20 m的试验小区,各小区之间存在宽5 m的缓冲带,设置了4个处理:对照(无氮、磷添加)、氮添加(100 kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>)、磷添加(15 kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>)和氮磷添加(100 kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup> + 15 kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>)。每个处理设置3个重复。从2017年1月至2020年10月,将NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>和NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>溶解于20 L蒸馏水中制备所需的氮添加和磷添加溶液,每月月初用喷壶均匀喷洒于每个试验小区的地面上,对照小区喷洒等量的蒸馏水。这些处理使当地的氮沉积量增加了2.5倍(从40 kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>增加到100 kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>),磷沉积量增加了6倍(从2.5 kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>增加到15 kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>)。与施氮相比,施磷强度更高,这是因为老化土壤对磷的吸附能力更强,施磷效果更好<sup>[22]</sup>。

在氮磷添加处理的基础上,本研究选择了研究地点的8个优势树种进行木质残体分解实验,包括4种被子植物:木荷(*Schima superba*)、丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)、深山含笑(*Michelia maudiae*)、枫香(*Liquidambar formosana*),以及4种裸子植物:马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、金钱松(*Pseudolarix amabilis*)、柳杉(*Cryptomeria fortunei*)。采集新鲜的茎断切片,并迅速运送到指定的试验地块。植物茎段的平均直径为(13.66 ± 0.23) cm,每个茎段的长度为1 m。在每个小区中,木质残体样品被随机放置且每个木质残体间距离1 m以上,一共设置了96个木质残体样品(8个树种×4个处理×3个重复)。

### 1.2 木质残体与土壤取样

2020年,即在木质残体分解3年后(木质残体分解程度为一级或二级<sup>[4]</sup>),采集了剩余的木质残体样品和木质残体的土壤样品。对于设置在12个小区的96个木质残体样品,从木质残体一端截取3 cm厚的木盘,装入自封袋并用冷藏箱迅速运往实验室。用手电钻配合6 mm麻花钻头获取木质残体边材和心材的木屑样品,每个圆盘上至少钻25个钻孔,并过60目筛。用于微生物分析的木质残体样品在提取DNA前暂时保存在-80℃冰箱中。使用土钻收集了12个小区中临近木质残体的土壤样品。取样前,先清除土壤表面的活植被。挑除土壤样品中的石块和根系并过20目筛,保存在-80℃冰箱中用于微生物分析。

### 1.3 木质残体与土壤样品 ITS 扩增子测序

利用二代高通量测序技术获取木质残体和土壤样品的ITS序列信息。采用TIANamp土壤DNA试剂盒(中国天根)提取土壤样品总DNA,采用植物基因组DNA提取试剂盒(北京天根生物技术有限公司)提取木质残体样品总DNA。利用1%琼脂糖凝胶检测DNA的浓度和纯度。根据检测浓度,用无菌水将DNA稀释至1 ng · μL<sup>-1</sup>,进行PCR扩增。使用引物组ITS5-1737F(5'-GGAAGTAAAGTCGTAAACAAGG-3')和ITS2-2043R(5'-GCTGGTCTTCATCGATGC-3')扩增木质残体和土壤样品DNA的ITS1区域。PCR扩增后,对PCR产物进行琼脂糖凝胶电泳,采用上海生工琼脂糖回收试剂盒(cat: SK8131)对PCR产物进行回收。之后用Qubit 2.0定量,根据测得的DNA浓度,将所有样品进行等量混合并充分震荡均匀,采用Illumina Miseq测序平台进行高通量测序。测序完成后,对原始数据进行剪切、过滤、拼接,得到有效数据用于后续分析,在97%相似性水平下将优质序列聚类成为OTU(Opera-

tional Taxonomic Units, 操作分类单元), 并根据 UNITE 真菌数据库<sup>[19]</sup> 对其代表性序列进行分类注释。为消除样本测序深度不均引起的系统偏差, 对 OTU 表格依据单个样本的最少 OTU 数进行抽平。

#### 1.4 数据分析

所有分析均在 R 4.2.2 (<https://www.r-project.org/>) 中进行。将木质残体样品和土壤样品的共有 OTU 定义为定殖真菌的 OTU<sup>[8-9]</sup>。在所有木质残体样品中鉴定出 1 302 个共有 OTU。物种丰富度计算为 OTU 条数。此外, 利用 Fungal Traits 识别真菌类群的生态功能, 将真菌类群划分为不同的功能类群<sup>[23]</sup>。对于真菌生态策略的划分, 根据以往研究, 将子囊菌 (Ascomycota) 归为富营养类群 (r 策略者), 将担子菌 (Basidiomycota) 归为寡营养类群 (K 策略者)<sup>[24]</sup>。使用 “rstatix” 包中的 Kruskal.test 函数进行 Kruskal-Wallis 分析和邓恩多重比较 (Dunn test), 检验不同处理之间的差异。

## 2 结果与分析

### 2.1 氮磷添加下土壤与木质残体真菌物种丰富度的变化

氮磷添加显著改变了土壤真菌、木质残体真菌和定殖真菌的物种丰富度 (图 1)。土壤真菌的物种丰富度在磷添加 ( $P < 0.001$ ) 和氮磷添加处理下 ( $P < 0.05$ ) 均显著减少 (图 1a)。对于木质残体真菌, 氮添加处理显著增加了其物种丰富度 ( $P < 0.01$ ; 图 1b)。对于定殖真菌 (木质残体和土壤的共有 OTU), 磷添加处理 ( $P < 0.05$ ) 显著降低了其物种丰富度 (图 1c)。此外, 不同氮磷添加处理下定殖真菌 OTU 占木质残体真菌 OTU 的比例均有所下降 (表 1), 氮添加、磷添加和氮磷添加处理下, 定殖真菌 OTU 比例分别下降了 0.62%, 4.4% 和 6.28%。

表 1 氮磷添加下土壤和木质残体样品中的独有和共有真菌 OTU 数及定殖真菌 OTU 占木质残体 OTU 的比例

Table 1 Number of specific, and shared fungal OTUs in soil and dead wood samples and proportion of shared fungal OTUs to overall dead wood OTUs under nitrogen and phosphorus addition

处理	土壤独有 OTU 数/ 条	共有 OTU 数/ 条	木质残体独有 OTU 数/条	木质残体中共有 OTU 占 木质残体所有 OTU 比例/%
对照	3 744	645	1 575	40.95
氮添加	3 628	734	1 820	40.33
磷添加	3 159	527	1 442	36.55
氮磷添加	3 588	682	1 967	34.67

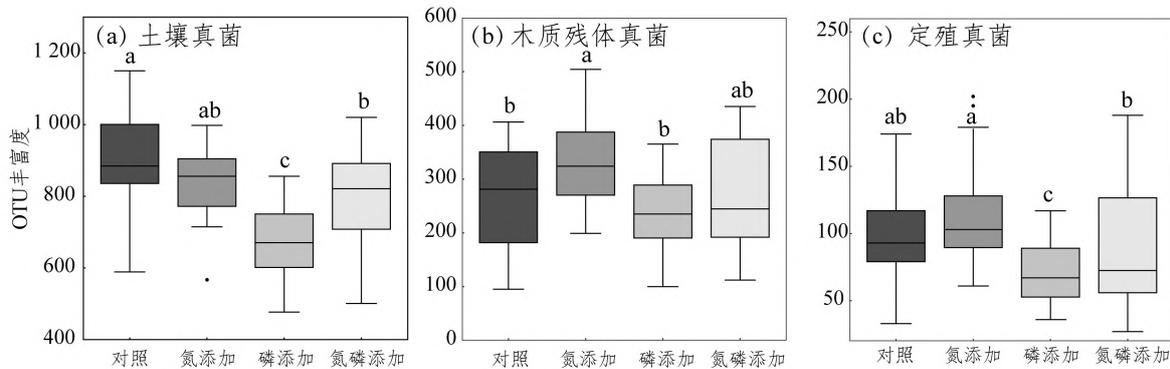


图 1 氮磷添加下土壤、木质残体和定殖真菌的物种丰富度

Figure 1 The OTU richness of soil fungi, deadwood fungi and colonized fungi under nitrogen and phosphorus addition

### 2.2 氮磷添加下定殖真菌群落组成及功能类型的变化

氮磷添加下定殖真菌在纲水平上主要包括伞菌纲 (Agaricomycetes)、粪壳菌纲 (Sordariomycetes)、锤舌菌纲 (Leotiomycetes)、座囊菌纲 (Dothideomycetes) 以及散囊菌纲 (Eurotiomycetes), 氮磷添加改变了定殖真菌在纲水平上的相对丰度 (图 2)。其中, 伞菌纲相对丰度的变化范围为 62.39%~76.35%, 是木质残体中由土壤定殖而来的主要真菌纲, 氮添加与氮磷添加处理均降低了其相对丰度。此外, 粪壳菌纲相对丰度的变化范围为 11.31%~19.45%, 锤舌菌纲相对丰富的变化范围为 4.71%~9.24%, 氮添加与氮磷添加处理均增加了上述两个真菌纲的相对丰度。

定殖真菌被划分成 10 种功能类群 (表 2)。其中, 腐生真菌是最主要的真菌功能类群, OTU 数的变化范围为 198~240 条; 其次是外生菌根真菌, OTU 数的变化范围为 35~50 条。腐生真菌和外生菌根真

菌的 OTU 数均在磷添加处理下减少, 而在氮添加处理下增加, 其中, 磷添加与氮磷添加显著降低了外生菌根真菌的 OTU 数。此外, 定殖真菌的功能类群还包括丛枝菌根真菌、植物病原菌、动物病原菌、真菌寄生菌以及其他功能类群。

### 2.3 氮磷添加下不同生态策略真菌的相对丰度变化

木质残体真菌群落与定殖真菌类群均以寡营养型真菌为主, 且氮、磷添加处理改变了寡营养型真菌与富营养型真菌的相对比例 (图 3a, b)。在木质残体真菌群落中, 寡营养类群的相对丰度变化范围为 61.54% ~ 71.61%, 富营养类群的相对丰度变化范围为 23.52% ~ 31.11%。磷添加处理增加了寡营养类群的相对丰度, 减少了富营养类群的相对丰度。在定殖真菌类群中, 寡营养类群的相对丰度变化范围为 62.43% ~ 76.35%, 富营养类群的相对丰度变化范围为 19.12% ~ 29.19%, 氮添加与氮磷添加均减少了寡营养类群的相对丰度, 增加了富营养类群的相对丰度。

氮磷添加下定殖真菌类群中的寡营养类群占木质残体真菌群落中寡营养类群的 66.76% ~ 80.05%, 富营养类群相应占 56.61% ~ 65.18%。不同氮磷添加下定殖真菌中的富营养类群在木质残体真菌群落中富营养类群的丰度占比没有显著差异, 但寡营养类群的丰度占比具有显著差异 (图 3c, d)。相较于磷添加, 氮添加处理显著抑制了定殖真菌中寡营养类群在木质残体上的定殖 (图 3d)。但相较于对照组, 不同的氮磷添加并没有显著改变定殖真菌的寡营养类群在木质残体真菌群落寡营养类群中的相对丰度占比。

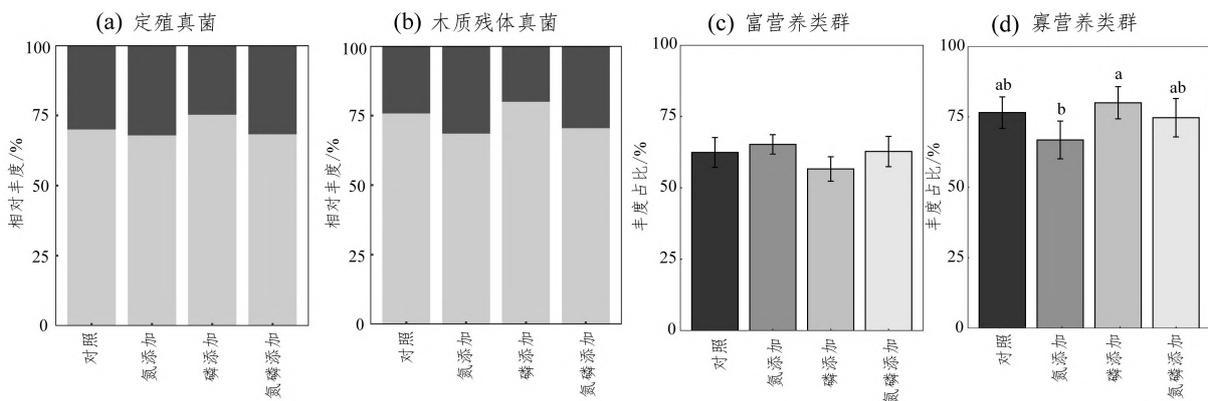


图 3 氮磷添加下不同生态策略定殖真菌的相对丰度 (a, b) 及木质残体真菌中来自土壤的不同策略真菌丰度占比 (c, d)  
Figure 3 Relative abundance of fungi of different ecological strategies under nitrogen and phosphorus addition (a, b) and the percentage of abundance of fungi of different strategies from soil in woody debris fungi (c, d)

## 3 讨论

### 3.1 养分添加对定殖真菌丰富度的影响

养分添加已被证实会显著改变土壤真菌与木质残体真菌的丰富度, 然而定殖真菌群落对养分添加的

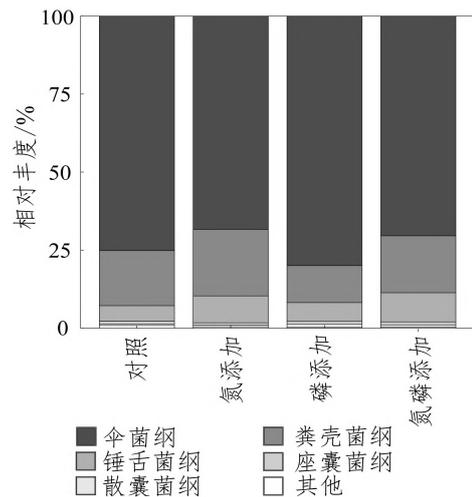


图 2 氮磷添加下定殖真菌在纲水平上的物种组成  
Figure 2 Community composition of colonized fungi at the class level under nitrogen and phosphorus addition

表 2 氮磷添加下定殖真菌按功能类群分类的 OTU 数  
Table 2 Number of OTUs by functional guild for colonized fungi under nutrient addition

真菌功能类群	OTU 数量/条			
	对照	氮添加	磷添加	氮磷添加
外生菌根真菌	49a	50a	35b	36b
腐生真菌	205a	226a	198a	240a
植物病原菌	15a	17a	16a	25a
动物病原菌	6a	8a	5a	8a
内生真菌	3a	5a	2a	3a
真菌寄生菌	10ab	8a	2c	5bc
地衣共生真菌	4ab	4ab	2a	3b
丛枝菌根真菌	8a	14a	4a	9a
兰花菌根真菌	1a	3a	3a	4a
地衣寄生真菌	0a	0a	1a	0a
未知	344ab	399a	259c	349bc
总计	645ab	734a	527c	682b

注: 不同字母代表不同处理间具有显著差异。

响应却极少有研究。研究结果表明磷添加显著降低了定殖真菌的丰富度,而氮添加以及氮磷添加对于定殖真菌丰富度没有显著影响。这与以往研究基本保持一致<sup>[15, 25-27]</sup>。已有研究发现,相较于氮添加与氮磷添加,磷添加下真菌丰富度的降低更加显著<sup>[17, 25]</sup>。同时,以往一项对全球的整合分析也发现,磷添加会降低真菌的丰富度<sup>[28]</sup>。磷含量通常被视为生物体生长中所必须的元素,生物必须利用富含 P 的核糖体 RNA 翻译富含蛋白质的分子,以支持生长<sup>[14]</sup>。木质残体中氮磷含量不平衡,对真菌具有强烈的养分限制,因此通常会阻碍真菌的生长<sup>[12]</sup>。磷的输入可能会对促进真菌的生命活动起到更加重要的作用<sup>[29]</sup>。同时,磷添加可能会促进某些特殊物种的生长,这些受益于磷添加的物种对资源的争夺会造成磷添加下物种丰富度的减少<sup>[15]</sup>。此外,以往研究表明,真菌生长受到基质中的 N:P 的影响,当基质中 N:P 大于 16:1 时,真菌生长受到 P 限制,对 P 添加表现出强烈反应<sup>[14]</sup>。这可以解释为什么氮磷添加对于定殖真菌丰富度没有显著影响,氮磷同时添加可能对于基质中 N:P 的改变较小,并没有缓解真菌的 P 限制。此外,尽管定殖真菌群落以及土壤真菌群落丰富度均对磷添加表现出更高的敏感性,但木质残体中整体微生物群落丰富度在磷添加下却没有表现出显著变化。这可能是由于磷添加降低了土壤真菌群落作为来源的重要性。本研究发现,磷添加下木质残体中来自土壤的定殖真菌占整体木质残体真菌群落的比例也降低了。此外,本研究发现养分添加下土壤真菌、木质残体真菌和定殖真菌丰富度的变化并不一致,这强调了土壤真菌在定殖过程中对木质残体基质条件的筛选作用,后续需要进一步研究木质残体对土壤真菌定殖的筛选机制。

### 3.2 养分添加对定殖真菌生态策略的影响

从土壤定殖至木质残体中的真菌大部分为寡营养类群。这与以往的研究结果一致,寡营养类群的真菌通常可以更有效地利用可用性较低的顽固性碳,而富营养型类群则通常偏向于分解不稳定碳<sup>[30]</sup>。木质残体中富含大量难分解碳,因而寡营养型真菌在这种条件下更具竞争力,在群落中表现出更高的相对丰度<sup>[12]</sup>。此外,氮添加与氮磷添加促进了定殖真菌中富营养类群的相对丰度,而磷添加则促进了寡营养类群的相对丰度。这可能也与真菌的养分获取策略有关。寡营养类群通常也被称为 K 对策者,具有较为缓慢的生长速度以及繁殖速率,且体内具有更高的氮磷比,对磷具有更大的需求,因而磷添加会促进其生长繁殖<sup>[31]</sup>。而寡营养类群中更低的氮磷比使其可能有较低的磷限制,可以更高效地利用氮合成蛋白质分子以促进其生长,因而在氮添加下表现为相对丰度的增加<sup>[29]</sup>。

研究还发现,养分添加并没有显著改变木质残体的富营养类群中来自土壤定殖的比例,木质残体的富营养类群中有 56.61%~65.18%来自土壤的定殖。寡营养类群是木质残体中的主要真菌类群,是木质残体的主要分解者。木质残体有 66.76%~80.05%的寡营养类群来自土壤的定殖,这表明土壤真菌的定殖对于木质残体分解具有重要作用。同时,磷添加下木质残体中来自土壤定殖的寡营养型真菌显著高于氮添加。这进一步表明了磷添加对木质残体主要分解者定殖的促进作用。尽管研究发现磷添加下定殖的真菌丰富度减少了,但是定殖的主要分解者却增加了,即尽管磷添加降低了土壤作为来源的重要性,但是却提高了主要分解者的定殖。

### 3.3 养分添加对定殖真菌群落组成和功能类群的影响

伞菌纲是土壤真菌定殖至木质残体中的主要纲。伞菌纲属于担子菌门,伞菌中存在的木质纤维素分解酶具有巨大的多样性,可以对木质素进行有效降解,是木质残体的重要分解者<sup>[32-33]</sup>。磷添加增加了伞菌纲在定殖真菌中的相对比例,这也支持本研究中磷添加会促进寡营养型真菌定殖的观点,因为担子菌通常被视为寡营养类群<sup>[28]</sup>。这与以往在中国亚热带的研究结论一致,子囊菌门下的粪壳菌纲以及锤舌菌纲均是土壤定殖至木质残体的主要纲<sup>[9]</sup>,氮添加增加了二者的相对丰度,说明氮添加对于囊菌等富营养类群定殖有促进作用。

木质残体中存在多种功能类群的真菌。研究发现,腐生真菌是最主要的从土壤定殖至木质残体的真菌功能类群。腐生菌是可以在土壤或木质残体中生活的真菌功能群,相较于内生菌、真菌寄生菌、植物病原体等功能群会更容易通过土壤对木质残体进行定殖。因为这些功能群具有更复杂的生活方式,不仅需要合适的宿主,还需要特定的环境传播,部分病原体与内生菌可能会转变营养获取模式为腐生长,进而才能定殖于木质残体中<sup>[9, 34]</sup>,因此本研究发现定殖真菌中这些功能群真菌较少。以往研究表明,在北方森林中大量的菌根真菌会通过土壤定殖至木质残体中,证实了菌根真菌对木质残体的定殖,但定

殖的 OTU 较少<sup>[8]</sup>。这可能是由于木质残体分解仍处于初期, 木质残体的基质条件与土壤基质条件差异较大, 因此菌根真菌对木质残体的定殖较弱, 只有某些兼性腐生菌的菌根真菌可以对其进行定殖<sup>[35]</sup>。研究还发现磷添加降低了最主要的两类功能真菌: 腐生菌及外生菌根真菌的定殖。这可能与磷添加下丰富度的降低具有一定关系。

## 4 讨论

养分添加改变了土壤定殖至木质残体的真菌群落, 磷添加土壤对木质残体的定殖具有更为重要的影响。磷添加会显著降低定殖真菌的丰富度以及腐生菌和菌根真菌两种主要功能真菌的定殖, 同时降低土壤真菌作为木质残体真菌来源的重要性, 但是会促进木质残体中主要分解者(寡营养型真菌)对木质残体的定殖, 这强调了养分限制环境下土壤真菌对木质残体定殖过程中对磷的强烈需求。此外, 土壤中定殖至木质残体中的真菌主要为伞菌纲、粪壳菌纲、锤舌菌纲、座囊菌纲以及散囊菌纲。腐生菌和菌根真菌是来自土壤的定殖真菌最主要的真菌功能, 而 K 对策(寡营养型)是定殖真菌群落的主导生态策略。研究表明, 土壤真菌对木质残体的定殖对于木质残体真菌群落具有重要影响, 且养分添加会改变土壤真菌对木质残体的定殖。这对于理解土壤真菌与木质残体真菌之间的联系以及全球气候变化下的木质残体分解过程具有重要意义。

为进一步理解土壤真菌对木质残体真菌的定殖机制, 后续研究可从以下几个方面进行:

1) 木质残体的树种属性对真菌群落具有重要影响, 不同树种间的养分差异会形成不同的真菌群落。本研究只揭示了养分添加下木质残体中定殖真菌变化的一般规律, 然而研究不同树种下定殖真菌对于养分添加的响应有助于进一步了解氮磷沉降背景下土壤真菌与木质残体真菌的动态联系。

2) 木质残体的养分条件会影响土壤真菌对木质残体的定殖, 将定殖群落与木质残体理化性质联系起来, 可以更加精确地揭示土壤真菌定殖木质残体的驱动因素。

3) 目前关于木质残体分解过程中微生物的研究主要是针对分解速率与木质残体真菌整体群落的联系, 后续研究可以将定殖真菌群落与分解速率联系起来, 为定殖群落在分解中的重要性提供更直接的证据, 这有助于进一步理解土壤对木质残体分解的重要性。

## 参考文献 (References):

- [1] SCOTT R L, HUXMAN T E, BARRON-GAFFORD G A, et al. When vegetation change alters ecosystem water availability [J]. *Global Change Biology*, 2014, 20 (7): 2198-2210.
- [2] PAN Y, BIRDSEY R A, FANG J, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests [J]. *Science*, 2011, 333 (6045): 988-993.
- [3] TOWNSEND A R, CLEVELAND C C, HOULTON B Z, et al. Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2011, 9 (1): 9-17.
- [4] 魏玉莲. 森林生态系统中木腐真菌群落形成机理及生态功能 [J]. *生态学杂志*, 2021, 40 (2): 534-543. [WEI Y L. Forming mechanisms and ecological function of wood-decaying fungal community in forest ecosystem [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40 (2): 534-543.]
- [5] HATAKKA A, HAMMEL K E. Fungal biodegradation of lignocelluloses [J]. *Industrial Applications*, 2011: 319-340.
- [6] KUBARTOVA A, OTTOSSON E, DAHLBERG A, et al. Patterns of fungal communities among and within decaying logs, revealed by 454 sequencing [J]. *Molecular Ecology*, 2012, 21 (18): 4514-4532.
- [7] 赵籽祺, 胡振宏, 何鲜, 等. 森林木质残体微生物群落构建机制研究进展 [J]. *林业科学*, 2024, 60 (2): 106-117. [ZHAO Z Q, HU Z H, HE X, et al. Research progresses on the dynamics of microbial community establishment in woody debris [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2024, 60 (2): 106-117.]
- [8] MAKIPAA R, RAJALA T, SCHIGEL D, et al. Interactions between soil- and dead wood-inhabiting fungal communities during the decay of Norway spruce logs [J]. *Isme Journal*, 2017, 11 (9): 1964-1974.
- [9] PURAHONG W, PIETSCH K A, BRUELHEIDE H, et al. Potential links between wood-inhabiting and soil fungal communities: Evidence from high-throughput sequencing [J]. *MicrobiologyOpen*, 2019, 8 (9): e00856.
- [10] BODDY L, HISCOX J. Fungal ecology: Principles and mechanisms of colonization and competition by saprotrophic fungi [J]. *Microbiology Spectrum*, 2016, 4 (6): FUNK-0019-2016. doi: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0019-2016.
- [11] HARPOLE W S, SULLIVAN L L, LIND E M, et al. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity [J]. *Nature*, 2016, 537 (7618): 93-96.
- [12] CORNWELL W K, CORNELISSEN J H C, ALLISON S D, et al. Plant traits and wood fates across the globe: Rotted, burned, or consumed? [J]. *Global Change Biology*, 2009, 15 (10): 2431-2449.

- [13] STERNER R W, ELSER J J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere [M]. New Jersey, USA: Princeton University Press, 2002: 150–160.
- [14] ISANTA-NAVARRO J, PRATER C, PEOPLES L M, et al. Revisiting the growth rate hypothesis: Towards a holistic stoichiometric understanding of growth [J]. Ecology Letters, 2022, 25 (10): 2324–39.
- [15] 郑宪志, 杨柳明, 陈忠, 等. 磷添加对中亚热带 2 种森林类型土壤微生物群落组成的影响 [J]. 亚热带资源与环境学报, 2018, 13 (1): 9–16. [ZHENG X Z, YANG L M, CHEN Z, et al. Effects of phosphorus addition on soil microbial community composition in two types of forest soils of mid-subtropical China [J]. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2018, 13 (1): 9–16.]
- [16] LIU W, LIU L, YANG X, et al. Long-term nitrogen input alters plant and soil bacterial, but not fungal beta diversity in a semiarid grassland [J]. Global Change Biology, 2021, 27 (16): 3939–3950.
- [17] MA S, CHEN X, SU H, et al. Phosphorus addition decreases soil fungal richness and alters fungal guilds in two tropical forests [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 175: 108836.
- [18] VITOUSEK P M, PORDER S, HOULTON B Z, et al. Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions [J]. Ecological Applications, 2010, 20 (1): 5–15.
- [19] ROY S, KARAPURKAR J, BAIDYA P, et al. Community composition, and not species richness of microbes, influences decomposer functional diversity in soil [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 187: 109225.
- [20] CHEN H, JING Q, LIU X, et al. Microbial respiratory thermal adaptation is regulated by r-/K-strategy dominance [J]. Ecology Letters, 2022, 25 (11): 2489–2499.
- [21] 吴佳斌, 陈玉平, 陈碧燕, 等. 杉木林表层和底层土壤微生物生长对策的研究 [J]. 亚热带资源与环境学报, 2012, 7 (4): 78–81. [WU J B, CHEN Y P, CHEN B Y, et al. Microbial growth strategies in the topsoil and subsoil of a Chinese fir plantation [J]. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2012, 7 (4): 78–81.]
- [22] ZHENG Z, MAMUTI M, LIU H, et al. Effects of nutrient additions on litter decomposition regulated by phosphorus-induced changes in litter chemistry in a subtropical forest, China [J]. Forest Ecology and Management, 2017, 400: 123–128.
- [23] PÖLME S, ABARENKOV K, HENRIK NILSSON R, et al. Fungal Traits: A user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles [J]. Fungal Diversity, 2020, 105 (1): 1–16.
- [24] STERKENBURG E, BAHR A, BRANDSTRÖM DURLING M, et al. Changes in fungal communities along a boreal forest soil fertility gradient [J]. New Phytologist, 2015, 207 (4): 1145–1158.
- [25] 王玉鑫, 付晓莉, 王辉民, 等. 氮磷添加对杉木根叶分解残余物微生物群落结构及酶活性的影响 [J]. 生态学报, 2021, 41 (13): 5408–5416. [WANG Y X, FU X L, WANG H M, et al. Effects of nitrogen and phosphorus additions on microbial community structure and enzyme activity in root and leaf debris of *Cunninghamia lanceolata* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41 (13): 5408–5416.]
- [26] 石思雨, 马亚培, 钟羨芳, 等. 氮添加和施用生物炭对杉木幼苗土壤微生物群落组成的影响 [J]. 亚热带资源与环境学报, 2023, 18 (1): 41–47. [SHI S Y, MA Y P, ZHONG X F, et al. Effects of nitrogen addition and biochar application on soil microbial community composition of *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2023, 18 (1): 41–47.]
- [27] 施瑶, 王忠强, 张心昱, 等. 氮磷添加对内蒙古温带典型草原土壤微生物群落结构的影响 [J]. 生态学报, 2014, 34 (17): 4943–4949. [SHI Y, WANG Z Q, ZHANG X Y, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil microbial community composition in temperate typical grassland in Inner Mongolia [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34 (17): 4943–4949.]
- [28] ZHOU Z, WANG C, LUO Y. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality [J]. Nature Communications, 2020, 11 (1): 3072.
- [29] ELSER J J, ACHARYA K, KYLE M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota [J]. Ecology Letters, 2003, 6 (10): 936–943.
- [30] FIERER N, BRADFORD M A, JACKSON R B. Toward an ecological classification of soil bacteria [J]. Ecology, 2007, 88 (6): 1354–1364.
- [31] GÜSEWELL S. N : P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance [J]. New Phytologist, 2004, 164 (2): 243–266.
- [32] FLOUDAS D, BINDER M, RILEY R, et al. The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes [J]. Science, 2012, 336 (6089): 1715–1719.
- [33] RUIZ-DUEÑAS F J, BARRASA J M, SÁNCHEZ-GARCÍA M, et al. Genomic analysis enlightens agaricales lifestyle evolution and increasing peroxidase diversity [J]. Molecular Biology and Evolution, 2020, 38 (4): 1428–1446.
- [34] RAJALA T, PELTONIEMI M, PENNANEN T, et al. Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) logs in boreal forests [J]. Fems Microbiology Ecology, 2012, 81 (2): 494–505.
- [35] LINDAHL B D, TUNLID A. Ectomycorrhizal fungi-potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs [J]. New Phytologist, 2015, 205 (4): 1443–1447.

(责任编辑: 钟羨芳)