

沙柳沙障腐烂过程真菌多样性及其对环境因子的响应

梁钰镁¹, 高永¹, 蒙仲举¹, 阿拉腾陶格苏²

(1.内蒙古农业大学 沙漠治理学院, 内蒙古 呼和浩特 010018; 2.鄂尔多斯市地质调查监测院, 内蒙古 鄂尔多斯 017000)

摘要: [目的] 分析沙柳沙障腐烂过程对真菌群落组成及多样性的影响,为进一步探究荒漠生态系统真菌群落的生态功能提供理论依据。[方法] 选取1,3,5,7a的沙柳沙障为研究对象,新铺设的沙障作为对照,采用野外原位取样、室内指标测定和 Illumina MiSeq 测序技术,揭示沙柳沙障腐烂过程中真菌多样性与沙障成分、土壤性质及酶活性之间的响应关系。[结果] ①瓶霉属、木霉属、*Knufia* 属、维罗纳霉属和锥毛壳属均呈上升趋势,但亚隔孢壳属和 *Phaeococomyces* 属呈下降趋势,真菌多样性与丰富度整体表现为增加。②7a 的有机碳、碱解氮和可溶性有机碳分别是对照的 2.47, 1.83, 1.71 倍, β -1,4-葡萄糖苷酶和亮氨酸氨基肽酶活性分别增加了 139.36% 和 35.16%。③*Knufia* 属、近地伞属、维罗纳霉属和锥毛壳属分别与有机碳、碱解氮和可溶性有机碳呈显著正相关,但与纤维素和半纤维素呈显著负相关($p < 0.05$)。冗余 RDA 分析结果表明,纤维素和碱解氮是影响优势菌群丰度的主要因子,碱解氮和亮氨酸氨基肽酶是影响多样性指数的主要因子。[结论] 在沙柳沙障腐烂过程中,优势真菌属和多样性均受到多种因子的综合影响,碱解氮为两者的主要影响因子。在未来的研究中需进一步结合 FUNGuild 数据库探讨优势真菌群所具有的生态功能。

关键词: 沙柳沙障; 腐烂分解; 真菌多样性; 沙障化学组分; 土壤性质

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2023)05-0018-09

中图分类号: S775

文献参数: 梁钰镁, 高永, 蒙仲举, 等.沙柳沙障腐烂过程真菌多样性及其对环境因子的响应[J].水土保持通报, 2023, 43 (5): 18-26. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2023.05.003; Liang Yumei, Gao Yong, Meng Zhongju, et al. Fungal diversity and its response to environmental factors during decay process of *Salix psammophila* sand barriers [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2023, 43(5):18-26.

Fungal Diversity and Its Response to Environmental Factors During Decay Process of *Salix Psammophila* Sand Barriers

Liang Yumei¹, Gao Yong¹, Meng Zhongju¹, A Latengtaogesu²

(1. College of Desert Control Science and Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010018, China; 2. Ordos Geological Survey and Monitoring Institute, Ordos, Inner Mongolia 017000, China)

Abstract: [Objective] The effects of *Salix psammophila* sand barrier decay on the composition and diversity of fungal communities were analyzed in order to provide a theoretical basis for further research on the ecological function of fungal communities in desert ecosystems. [Methods] *S. psammophila* sand barriers aged 1, 3, 5, and 7 years were observed, and newly laid sand barriers were used as the control. Field in-situ sampling, laboratory index determination, and Illumina MiSeq sequencing technology were used to determine the response relationships between fungal diversity and sand barrier components, soil properties, and enzyme activities during sand barrier decay. [Results] ① The relative abundance of *Phialophora*, *Trichoderma*, *Knufia*, *Veronaea* and *Coniochaeta* increased over time, while *Didymella* and *Phaeococomyces* decreased over time. Fungal diversity and richness increased over time. ② Soil organic carbon, alkaline nitrogen, and dissolved organic carbon at seven years were 2.47, 1.83, and 1.71 times higher, respectively, than observed for the control. Activities of β -1,4-glucosidase and leucine aminopeptidase significantly increased by 139.36%

and 35.16%, respectively. ③ *Knufia*, *Parasola*, *Veronaea*, and *Coniochaeta* were positively correlated with soil organic carbon, alkaline nitrogen, and dissolved organic carbon, but negatively correlated with cellulose and hemifiber ($p < 0.05$). The results of the redundancy analysis showed that cellulose and alkaline nitrogen were the main environmental factors that significantly affected the abundance of dominant fungal communities, and alkaline nitrogen and leucine aminopeptidase were the main factors that influenced the diversity index. [Conclusion] Both the dominant fungal genera and diversity were affected by a combination of factors during *S. psammophila* sand barrier decay. Alkaline nitrogen was the main influencing factor for both dominant fungal genera and diversity. Future studies should further explore the ecological functions of the dominant fungal groups in combination with the FUNGuild database.

Keywords: *Salix psammophila* sand barriers; decay and decomposition; fungal diversity; sand barrier chemical composition; soil properties

沙柳沙障是西北干旱区广泛采用的一种结合了植物治沙和工程治沙双重功能的机械沙障,其利用植物茎干作为天然生物材料,建造技术简单,可以大规模使用^[1]。实践多年以来,沙柳沙障在防风固沙和植被恢复过程中取得了显著效果,能够增大下垫面粗糙度,增加表层土壤细颗粒物质,降低近地表风速等^[2-3]。然而,由于沙柳枝条与植物体连接的营养导管被切断,停止了基本养分供应,导致植物组织细胞死亡,因而沙柳沙障长期稳定沙埋部会因生物降解、微生物侵蚀等因素而发生腐烂解体现象^[4-5]。因此,研究沙柳沙障腐烂过程真菌物种组成、多样性及其与环境因子的相互关系,可以为进一步探究沙漠生态系统微生物群落生理生态功能奠定基础。

真菌是分解木质纤维素的主要贡献者,与细菌相比具有更强的竞争优势,其通过产生降解木质纤维素相关的酶来促使沙障聚合物发生分解^[6-7]。在腐烂的最初阶段,通常是菌丝攻击死亡的植物细胞壁作为获取营养细胞内容物的方式^[8-9],致使木质细胞结构破坏而发生坍塌和解体。之前的研究表明,随着设障时间的增加,纤维素、半纤维素和木质素都在一定程度上发生了降解,严重影响了沙柳沙障阻止风沙运动和固定流沙的能力^[4]。然而,沙柳沙障真菌物种组成及多样性是一个动态过程^[10]。孢子的萌发与菌丝的生长受到营养物质、木材提取物、微生物代谢产物等因素影响^[11]。随沙障基本密度的下降,吸取土壤中水分的能力增强,从而使真菌的定居繁殖能力和获取碳化合物的能力增加^[10,12]。此外,沙柳沙障腐解过程能够将自身的营养元素C,P和K以波动的状态释放到土壤中,从而提高土壤有机物质含量^[13]。有机物质的分解转化过程与生态系统中C,N,P元素循环直接相关^[14]。因此,明确沙柳沙障腐烂过程中真菌物种组成与沙障主要化学组分之间的相互关系,以及阐明土壤性质对真菌物种组成和多样性的影响,对了解荒漠生态系统微生物与环境之间的响应关系十分重要。

鉴于此,本研究选取1,3,5,7 a的沙柳沙障为研究对象,以刚铺设的沙障作为CK对照,采用野外原位取样、室内指标测定及 Illumina MiSeq 高通量测序技术,结合沙障主要化学成分、土壤性质和酶活性,研究沙柳沙障在腐烂过程中真菌物种组成及多样性的变化特征及与环境因子之间的响应关系,为进一步探究荒漠生态系统真菌群落的生态功能提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

样地位于内蒙古自治区鄂尔多斯市独贵塔拉镇境内的库布齐沙漠($40^{\circ}29'16''$ — $40^{\circ}29'35''$ N, $108^{\circ}40'09''$ — $108^{\circ}41'21''$ E)。该地多年平均降水量为258.3 mm,年均气温5.7 °C,极端高温38.1 °C,极端低温−30.5 °C,年均风速3.5 m/s,年大风天数为25~35 d,无霜期持续135 d。沙丘上主要植被为:沙柳(*Salix psammophila*)、沙米(*Agriophyllum squarrosum*)、沙竹(*Psammochloa villosa*)、虫实(*Corispermum hyssopifolium*)、沙蒿(*Artemisia ordosica*)等。

1.2 试验设计与样品采集

样品采集于2021年5月(见图1),在穿沙公路旁的平坦沙地上选择已铺设1,3,5,7 a的沙柳沙障样地,并以刚铺设的样地为CK对照组,各样地均位于同一区域范围,受到外界相近的自然因素影响。每组样地内部以“S”形线上选取间距大于5 m的3个障格作为采样点,采集每个障格4条障边中间位置的且沙埋部深度约为20 cm的沙障样品(直径均为1.8 cm),共计采集60根。使用灭菌剪剪取沙障底部7 cm长度的枝条装入无菌密封袋中并标记,同时采集沙障底部周围2 cm范围内的土壤样品,以同样的

取样方式采集 CK 样地的土壤及沙障样品,4 ℃低温保存带回实验室。在超净工作台上将取自同一障格 4 条障边位置的 4 支样品粉碎后混合均匀为 1 个样品,一部分装入 CORNING CentriStar™ 无菌离心管中,−80 ℃保存,用于沙柳沙障的真菌 DNA 提取;另一部分用于主要化学组分纤维素(Cel)、半纤维素(Hem)和木质素(Lig)含量的测定。此外,取自同一障格的 4 份土壤样品混合均匀为 1 个试样,一部分用于土壤 β -1,4-葡萄糖苷酶(BG)、 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和亮氨酸氨基肽酶(LAP)活性的测定;另一部分用于土壤性质测定。



图 1 沙柳沙障样地

Fig.1 Sample sites of *S. psammophila* sand barriers

1.3 沙柳沙障特性和土壤性质测定

采用滤袋技术测定中性洗涤纤维和酸性洗涤木质素的方法,分别计算纤维素(Cel),半纤维素(Hem)和木质素(Lig)含量;土壤有机碳(SOC)采用重铬酸钾氧化法,碱解氮(AN)采用解碱扩散法,可溶性有机碳(DOC)使用碳自动分析仪测定。使用 p-硝基苯酚法测定 β -1,4-葡萄糖苷酶(BG)、 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和亮氨酸氨基肽酶(LAP),以每克土壤每生成 1 nmol 对硝基苯胺为一个酶活力单位来定义。

1.4 DNA 提取、PCR 扩增及高通量测序

使用 Fast DNA® SPIN Kit for Soil(MP Biomedicals, Solon, USA)试剂盒进行沙柳沙障真菌 DNA 抽提,利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 提取质量。以样品 DNA 为模板,采用通用引物 ITS1 F (5'-CTTGGTCATTAGAGGAAGTAA-3') 和 ITS2 R (5'-GCTGCGTTCTCATCGATGC-3') 对真菌 ITS 区进行 PCR 扩增。使用 2% 琼脂糖凝胶电泳检测 PCR 产物,Axy Prep DNA Gel Extraction Kit(Axygen Biosciences, Union City, CA, USA)凝

胶回收 PCR 产物进行纯化。使用蓝色荧光定量系统 Quanti Fluor™-ST 检测定量。利用 Illumina 公司的 MiSeq PE 300 平台进行高通量测序,委托上海美吉生物医药科技有限公司协助进行测序工作。

1.5 数据分析

利用 Usearch 软件将相似度大于 97 % 的非重复序列进行 OTU(operational taxonomic units)聚类,获得 OTU 的代表序列与真菌 ITS 数据库 Unite (Release 8.0 <http://unite.ut.ee/index.php>)相比对,获得分类学信息,并采用 RDP classifier 贝叶斯算法进行分类学分析,在真菌属水平统计物种组成,使用 mothur 软件计算 Alpha 多样性指数。采用 SPSS 26.0 软件对基本腐烂特性、土壤性质和真菌多样性指数进行单因素方差分析(one-way ANOVA),采用 Duncan 法进行显著性差异检验($p < 0.05$);运用 GraphPad Prism 8.0 进行箱型图绘制;使用 Origin 2021 软件绘制 Pearson 相关性分析图,并采用 Canoco 5.0 软件进行 RDA 分析。

2 结果与分析

2.1 不同年限沙柳沙障真菌物种组成及多样性

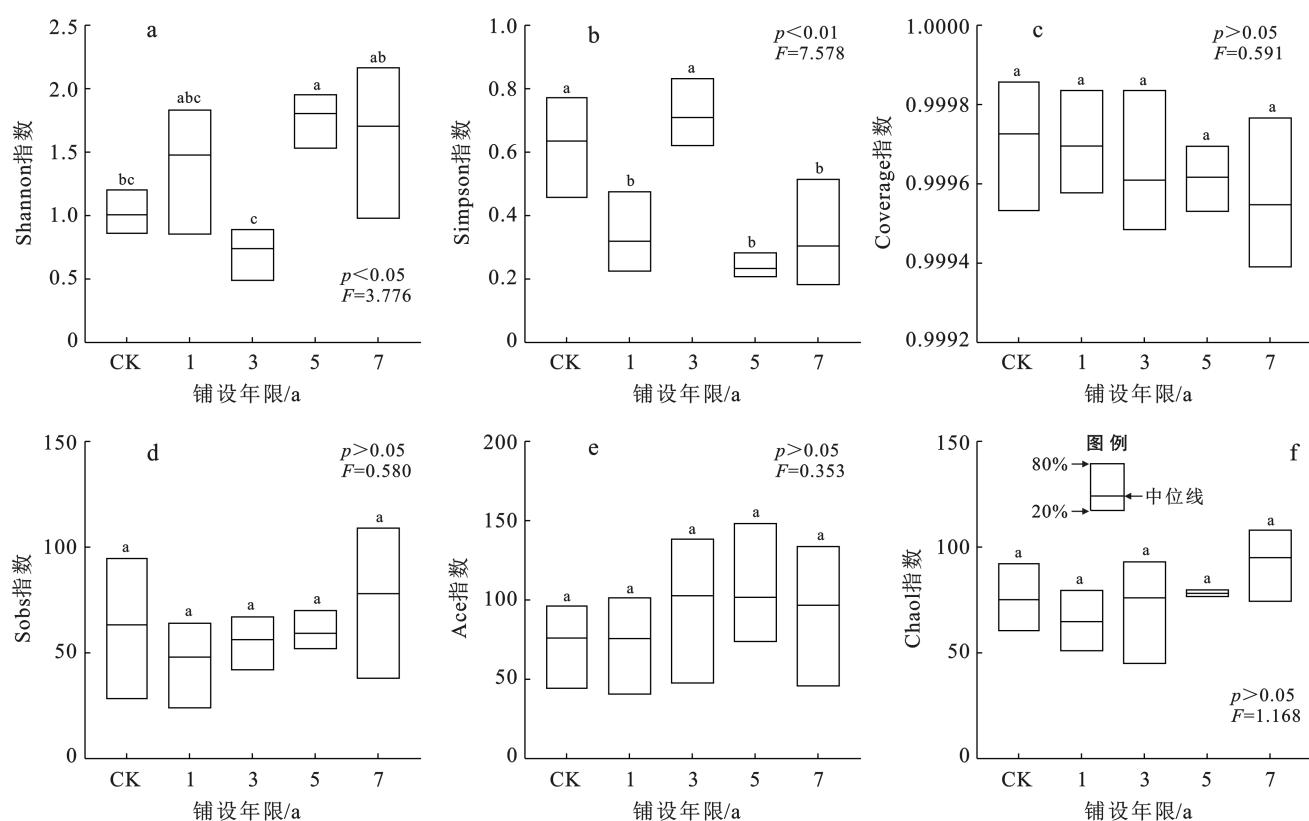
2.1.1 属水平真菌物种组成 不同年限沙柳沙障真菌 Top 20 属物种相对丰度之和为 90.81%(表 1)。柄孢壳属 (*Podospora*) 的相对丰度均值最大(31.78%),随年限的增加呈先上升后下降趋势,3 a 时达到峰值(83.93%)。而瓶霉属 (*Phialophora*)、木霉属 (*Trichoderma*)、*Knufia* 属、维罗纳霉属 (*Veronaea*) 和锥毛壳属 (*Coniochaeta*) 丰度整体呈上升趋势,亚隔孢壳属和 *Phaeococcomyces* 属呈下降趋势。近地伞属 (*Parasola*) 和被孢霉属 (*Mortierella*) 仅存在于 7 a 的沙柳沙障中,相对丰度分别为 5.94% 和 2.25%。

2.1.2 OTU 水平真菌多样性 采用多样性指数和丰富度指数共同反映真菌群落 Alpha 多样性。由图 2a 和 2b 可知,Shannon 指数整体呈现上升趋势,Simpson 指数呈现下降趋势,两者均可以反映出,随着沙柳沙障的腐烂,在 OTU 水平真菌多样性增加。Coverage 指数结果显示(图 2c),真菌群落覆盖度均大于 99.94%,证实本试验结果能够反映不同铺设年限沙柳沙障真菌群落的基本组成情况。反映群落丰富度的 Sobs, Ace 和 Chao1 指数呈现增加趋势(图 2d—2f),但各组间均无显著性差异($p > 0.05$)。与 CK 相比,7 a 的 Shannon 和 Sobs 指数分别增加了 69.31% 和 23.16%。因此,随年限的增加,沙柳沙障真菌群落多样性及丰富度呈现增加趋势。

表1 不同年限沙柳沙障真菌Top 20属物种相对丰度

Table 1 Relative abundances of Top 20 fungal genera in *S. psammophila* sand barriers at different years

序号	类群	相对丰度 P / %					平均 P / %
		CK	1 a	3 a	5 a	7 a	
1	柄孢壳属	0.32	32.50	83.93	19.64	22.53	31.78
2	<i>Cytospora</i> 属	68.72	0	0	0	0	13.74
3	粪壳菌目未分类属	0.15	26.03	6.99	8.37	2.64	8.84
4	木耳目未分类属	0	0	0	29.50	0	5.90
5	瓶霉属	0.01	2.91	2.05	6.69	12.52	4.84
6	柱霉属	0.01	0.01	0	21.92	1.97	4.78
7	隔孢伏革菌科未分类属	0.01	17.96	0	0	0	3.59
8	木霉属	0.01	0.41	0.40	0.02	11.90	2.55
9	柔膜菌目未分类属	0	0	0.01	0.01	11.00	2.20
10	<i>Knufia</i> 属	0	0.20	0.95	0	8.82	1.99
11	<i>Phaeoacremonium</i> 属	0.05	8.57	0.44	0.08	0.04	1.84
12	短梗霉属	8.01	0	0	0	0	1.60
13	亚隔孢壳属	7.31	0.04	0.06	0.11	0	1.50
14	篮状菌属	0.02	3.69	0.31	2.64	0.09	1.35
15	近地金属	0	0	0	0	5.94	1.18
16	维罗纳霉属	0.02	0.04	0.20	1.82	2.72	0.96
17	<i>Zopfiella</i> 属	0	0	0	3.28	0.64	0.78
18	锥毛壳属	0.01	0	0	0.19	2.19	0.47
19	<i>Phaeococomyces</i> 属	2.34	0	0.03	0	0.01	0.47
20	被孢霉属	0	0	0	0	2.25	0.45
合计		86.99	92.36	95.37	94.08	85.26	90.81



注:不同字母表示存在显著差异($p < 0.05$)。下同。

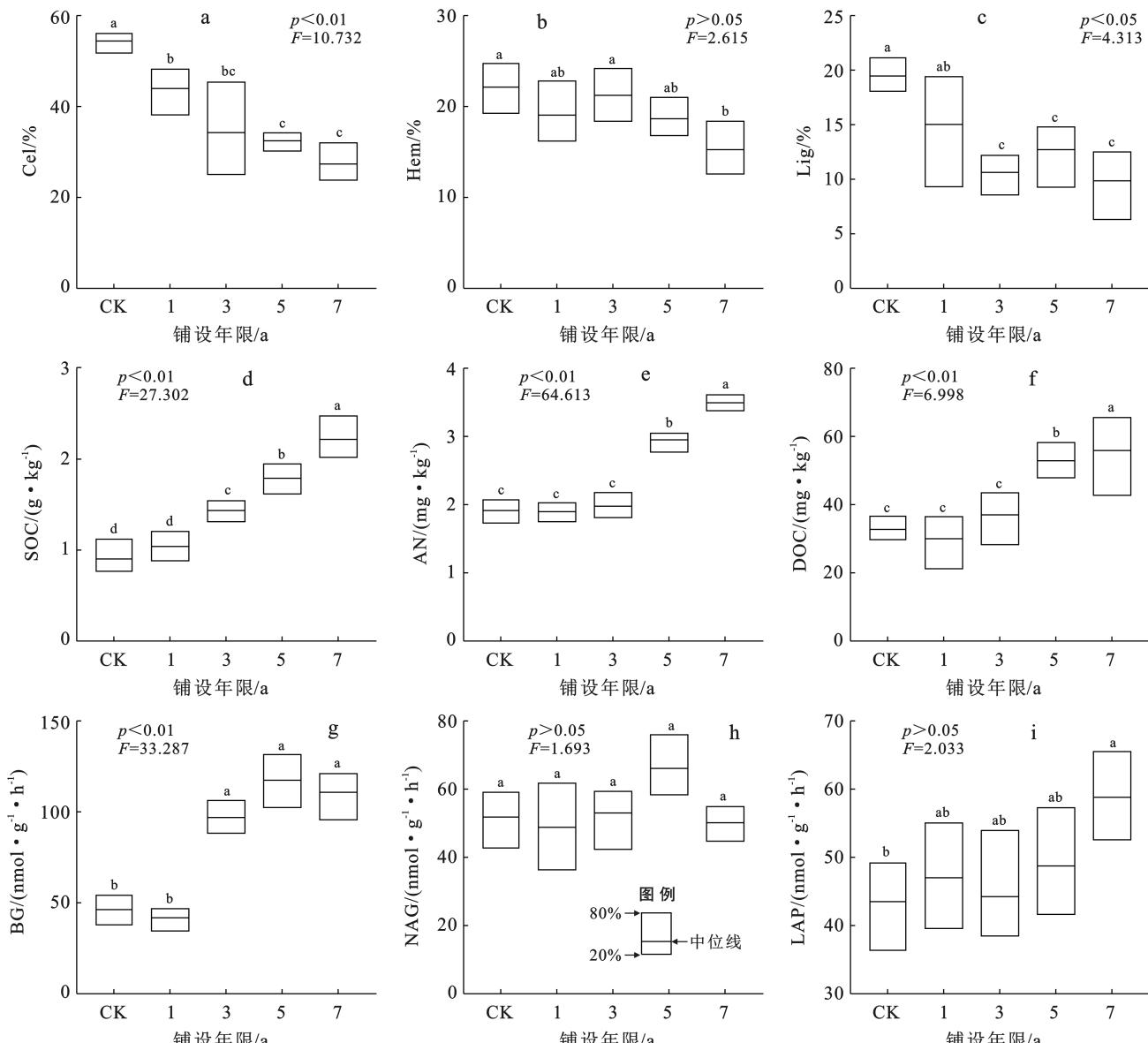
图2 沙柳沙障 OTU 水平真菌 Alpha 多样性指数

Fig.2 Alpha diversity index of fungi at OTU level in *S. psammophila* sand land

2.2 沙柳沙障主要化学成分与土壤性质

随着年限增加,沙柳沙障主要化学成分和土壤性质均呈规律性变化,Cel,Hem 和 Lig 含量在 7 a 后遭受不同程度的损失(图 3a—3c),其中,7 a 时 Cel 与 CK 相比,下降程度最大,为 49.67%。5 a 与 7 a 相比,Cel,Hem 和 Lig 含量均无显著性差异($p > 0.05$)。随着时间的增加,土壤性质整体呈现增加趋势。

(图 3d—3i),但在设障前 3 a 中,SOC,AN,DOC,BG 和 LAP 均无显著性变化($p > 0.05$),之后表现出显著增加($p < 0.05$);7 a 的 SOC,AN 和 DOC 分别是 CK 的 2.47,1.83,1.71 倍。与 CK 相比,7 a 时土壤胞外酶 BG 和 LAP 活性分别显著增加了 139.36% 和 35.16%,但 NAG 在设障的 7 a 中均无显著变化($p > 0.05$)。



注:Cel 为纤维素;Hem 为半纤维素;Lig 为木质素;SOC 为有机碳;AN 为碱解氮;DOC 为可溶性有机碳;BG 为 β -1,4-葡萄糖苷酶;NAG 为 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶;LAP 为亮氨酸氨基肽酶。下同。

图 3 不同年限沙柳沙障化学组分及土壤性质

Fig.3 Chemical composition of *S. psammophila* sand barriers and soil properties at different ages

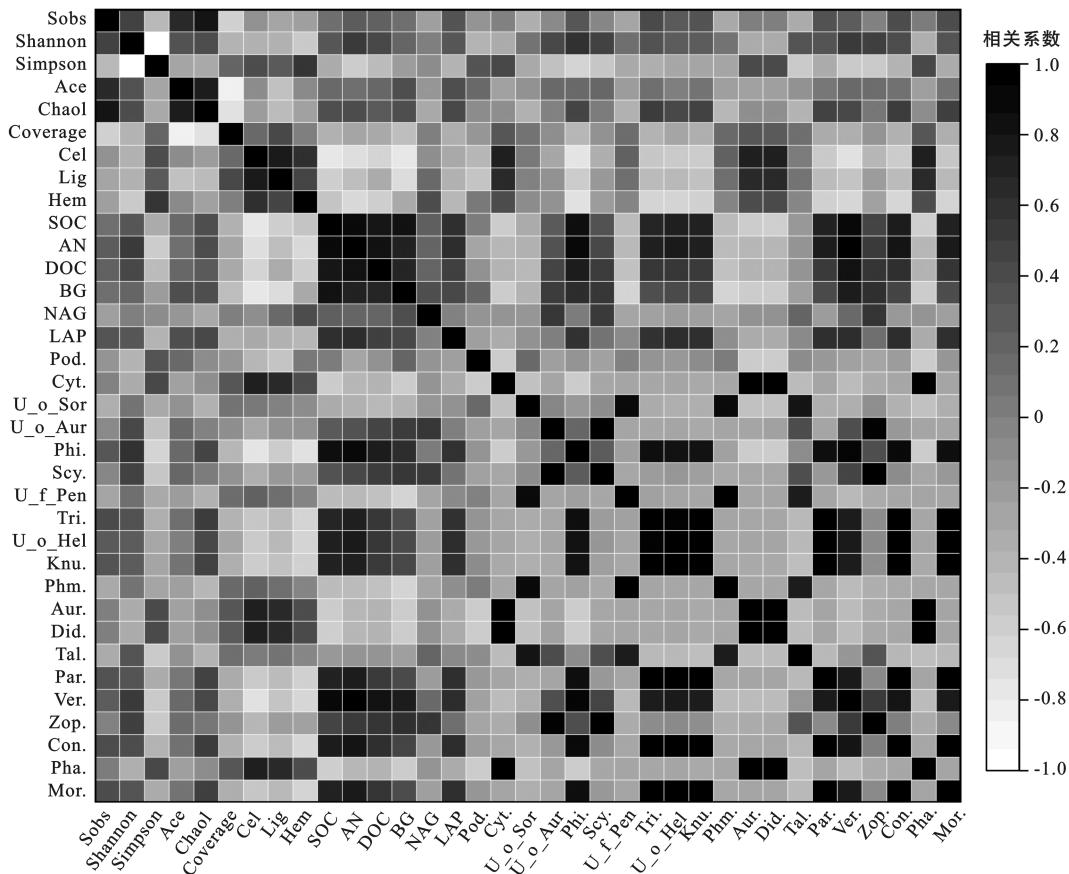
2.3 真菌优势物种及 Alpha 多样性与沙障化学组分和土壤因子的相关性

由图 4 可知,沙柳沙障中真菌瓶霉属、木霉属、*Knufia* 属、近地伞属、维罗纳霉属和锥毛壳属被

孢霉属分别与 SOC,AN 和 DOC 呈显著正相关关系($p < 0.05$),其中,*Knufia* 属、近地伞属、维罗纳霉属和锥毛壳属分别与 Cel 和 Hem 呈显著负相关关系($p < 0.05$)。Shannon 多样性指数受到 AN 的显著

正相关影响,但受到Hem的显著负相关作用,且其与瓶霉属和维罗纳霉属呈显著正相关关系,而Chao1指数与木霉属、锥毛壳属和被孢霉属呈显著正相关

($p<0.05$)。此外,SOC与AN,DOC和BG呈极显著正相关($p<0.01$),但与Cel和Lig呈显著负相关($p<0.05$)。



注:①Pod.为柄孢壳属;Cyt.为 *Cytospora* 属;U_o_Sor 为粪壳菌目未分类属;U_o_Aur 为木耳目未分类属;Phi.为瓶霉属;Scy.为柱霉属;U_f_Pen 为隔孢伏革菌科未分类属;Tri.为木霉属;U_o_Hel 为柔膜菌目未分类属;Knu.为 *Knufia*;Phm.为 *Phaeoacremonium* 属;Aur.为短梗霉属;Did.为亚隔孢壳属;Tal.为篮状菌属;Par.为近地伞属;Ver.为维罗纳霉属;Zop.为 *Zopfiella* 属;Con.为锥毛壳属;Pha.为 *Phaeococomyces* 属;Mor.为被孢霉属,下同。② * $p<0.05$, ** $p<0.01$ 。

图4 真菌优势属及多样性与环境因子的 Pearson 相关分析

Fig.4 Pearson correlation analysis between dominant genera and diversity of fungi and environmental factors

2.4 真菌优势物种及多样性指数与沙障化学组分和土壤因子的 RDA 分析

采用冗余分析(redundancy analysis)分别探究不同年限沙柳沙障真菌 Top 20 优势属和多样性与腐烂特性和土壤性质的响应关系。图 5a 显示,前 2 个排序轴可累计解释真菌优势属与腐烂特性和土壤性质变化关系的 68.45%,*Cytospora* 属、亚隔孢壳属 *Didymella*、短梗霉属 *Aureobasidium* 和 *Phaeococomyces* 属主要受到 Cel 和 Lig 的正相关影响,而受到 AN, DOC, SOC 和 BG 的负相关作用;在所有因子中,Cel 和 AN 是显著影响整个优势菌群丰度的主要环境因子($p<0.01$)。图 5b 显示,前 2 个排序轴可累计解释真菌多样性与腐烂特性和土壤性质变化关系的 67.30%,LAP 和 BG 与 RDA1 轴呈正相关关系,

相关系数分别为 0.418 7, 0.372 2, 而 Lig 和 NAG 与 RDA1 轴呈负相关关系,相关系数分别为 -0.455 0 和 -0.193 2,所有因子中,AN 和 LAP 是影响多样性指数的主要因子。因此,在沙柳沙障腐烂过程中,优势真菌属和多样性均受到多种因子的综合影响,AN 为两者的主要影响因子。

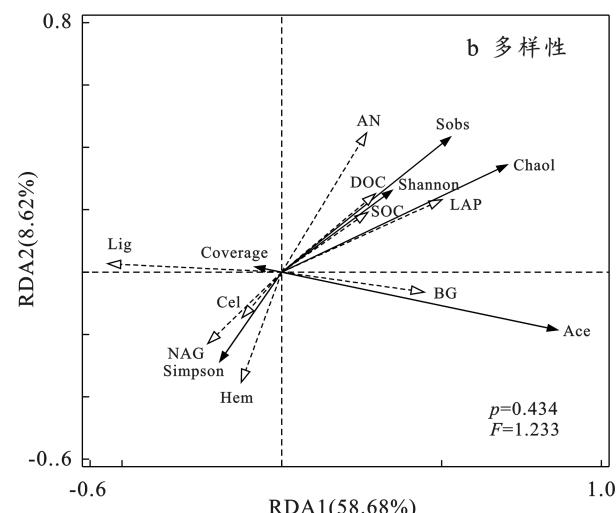
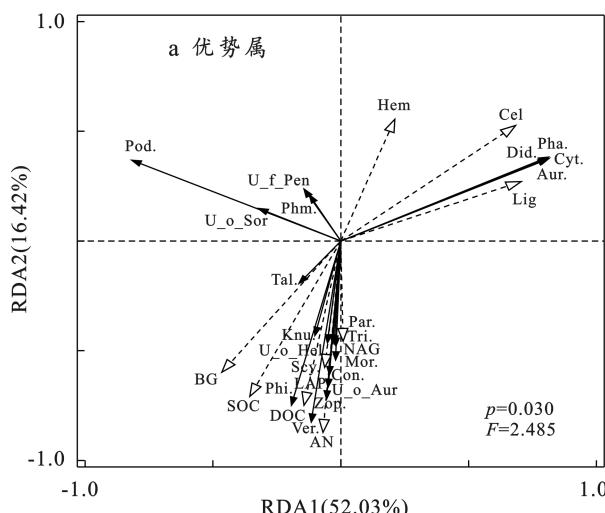
3 讨论

3.1 沙柳沙障腐烂过程对真菌物种组成与多样性的影响

随着设障时间的增加,沙柳沙障腐烂程度加剧,真菌物种丰度呈现上升趋势^[15]。在 Top 20 优势属的物种中,*Podospora* 丰度最大,占 31.78%,且随年限的增加呈先上升后下降趋势。这主要是因为

Podospora 含有较多的与木质纤维素降解相关的蛋白,包括氧化还原酶^[16],在沙柳沙障腐解的前 3 a,该物种丰度增加,释放出更多的水解酶促进木质纤维素的降解,使纤维素、半纤维和木质素呈现下降的趋势。随着时间的推移,真菌群落之间的拮抗性相互作用增加或少数能够产生大量这些酶的类群具有较高的竞争力^[17],使真菌物种呈下降趋势。*Phialophora*、*Trichoderma* 和 *Knufia* 物种丰度整体呈上升趋势,*Phialophora* 是木材腐烂过程中常见的真菌,存在大量的纤维素酶和半纤维素酶^[18],能够分别将 1,4-D-葡萄糖连接的重复单元所形成的纤维素的线性链和由木聚糖、木糖醇和甘露聚糖形成的半纤维素的主链

水解^[19],降解的主要产物为葡萄糖和纤维二糖,为微生物提供基本的能源物质。*Trichoderma* 是土壤中常见的真菌,能够产生与木质细胞壁降解相关的漆酶和纤维素酶,致使沙柳沙障的细胞壁解体,木质纤维素成分损失。*Knufia* 是植物死亡枝条中常见的腐生真菌,之前在伊朗地区死亡的波斯胡桃枝中分离得到该属物种^[20],研究表明该物种丰度随腐烂程度的增加而增大,这与本研究的结果一致。此外,*Didymella* 和 *Phaeococomyces* 呈下降趋势,主要因为随着腐烂程度的增加,可供微生物生长的营养物质减少,真菌群落内部竞争力增大,致使物种丰度呈现下降的趋势。



注:实线带实心箭头图 a 中表示真菌类群,图 b 中表示真菌多样性指标;虚线带空心箭头在图 a 和 b 中均表示障体化学成分和土壤性质。

图 5 真菌优势属及多样性与环境因子关系的 RDA 分析

Fig.5 RDA analysis of relationship between dominant genera and diversity of fungi and environmental factors

沙柳沙障腐烂过程真菌群落多样性及丰富度整体呈现增加,但各组之间丰富度指数均无显著性差异($p>0.05$),这主要是因为随沙障基本密度降低,吸水能力增强,基质中水分含量增加,真菌物种种类增加,但有限的营养物质仅能提供一定数量的微生物生存,因此在各组之间丰富度指数无显著性差异。之前的研究表明,真菌多样性在腐烂程度最大的木材基质中达到峰值^[21],与本研究结果略不同,7 a 的沙障真菌多样性较 5 a 略有降低,这可能是因为沙柳枝条直径与森林中大型原木差距较大,可供真菌群落生长的营养物质过少,在沙障腐烂 5 a 后,有限的营养基质增大了群落间竞争力,使得多样性略有下降。随腐烂程度加剧,真菌丰富度增加但各组间变化不显著,这与前人研究结果相似^[7],真菌群落的演替和竞争决定了分解速率和木质素修饰酶的活性,而与丰富度的关系不明显。

3.2 沙柳沙障腐烂过程真菌多样性与沙障主要成分及土壤因子的响应

随着腐烂程度增加,导管、木纤维和薄壁组织细胞破裂,细胞结构塌陷等^[1,4],主要化学成分 Cel, Hem 和 Lig 呈现不同程度的降低,而土壤成分表现出显著增加,7 a 的 SOC, AN 和 DOC 分别是 CK 的 2.47, 1.83, 1.71 倍,这主要与障体分解自身的有机物质后向土壤中释放养分有关,营养元素以波动的状态被释放到土壤中^[13],在沙障腐烂的前期,由于淋溶作用和微生物的活动,沙障表皮碎屑损失易溶化合物到土壤中,包括淀粉、氨基酸和糖类,而在之后的木质纤维素分解阶段,主要由特定的微生物类群所降解^[22],使得沙障中的 C, N 等营养元素向土壤中转移,从而增加了土壤养分含量。土壤胞外酶源于微生物等活体动物的分泌物及其残体的分解物等^[23],BG 是一种降解纤维素的 C 获取酶,而 LAP 是水解蛋白质和多

肽的 N 获取酶^[24]。本研究中,7 a 的 BG 和 LAP 活性较 CK 分别显著增加了 139.36% 和 35.16%。因此,在沙柳沙障腐烂过程中对土壤 C 获取酶活性的影响较 N 获取酶更大,这可能导致了更多的 C 释放到土壤中。

沙柳沙障腐烂过程中,真菌物种组成与多样性受到沙障主要化学成分和土壤性质的共同影响。本研究中,瓶霉属、木霉属、*Knufia* 属、近地伞属、维罗纳霉属、锥毛壳属和被孢霉属分别与 SOC, AN 和 DOC 呈显著正相关关系($p<0.05$)。沙柳沙障稳定沙埋部长期与土壤接触,因此,定殖于沙障的真菌受到周围土壤性质的影响,在腐烂后期有限的营养物质难以供给真菌群落的正常生长,然而,真菌通过菌丝自溶和循环营养元素来保存养分。此外,生态系统的养分循环过程离不开真菌的参与,反过来土壤养分对真菌群落结构能够起到塑造作用^[25]。*Knufia* 属、近地伞属、维罗纳霉属和锥毛壳属分别与 Cel 和 Hem 呈显著负相关关系($p<0.05$),这可能是因为这 4 种真菌能够分泌更多降解纤维素和半纤维素相关的水解酶,而二者的化学结构较木质素更简单^[26],纤维素是由 1,4-链接 D-葡萄糖形成的线性链之间通过氢键连接,半纤维素主要由木聚糖和甘露聚糖组成^[19],因此,经过水解酶的催化更易发生降解。真菌物种丰度越大,所分泌的水解酶越多,沙障残留的纤维素和半纤维素含量越少。RDA 分析结果可知,优势真菌属和多样性均受到多种因子的综合影响,AN 为两者的主要影响因子,这可能是因为土壤中 N 的增加会引起微生物更高的呼吸作用,促使生长速率增加。微生物获取 N 所需的能量较 C 更少,产生的微生物量比例更高,因此直接影响优势菌的物种丰度和多样性。此外,当沙障中 N 含量较低时,腐朽真菌可形成抵制低氮状态的生长策略,通过菌丝将 N 从土壤中转移至沙障基质中供其正常生长和繁殖^[27]。

4 结论

随沙柳沙障腐烂程度增加,瓶霉属、木霉属、*Knufia* 属、维罗纳霉属和锥毛壳属均呈上升趋势,真菌多样性与丰富度整体表现为增加;*Knufia* 属、近地伞属、维罗纳霉属和锥毛壳属分别与 SOC, AN 和 DOC 呈显著正相关,但与 Cel 和 Hem 呈显著负相关($p<0.05$)。RDA 分析结果表明,Cel 和 AN 是显著影响优势菌群丰度的主要环境因子($p<0.01$),AN 和 LAP 是影响多样性指数的主要因子。因此,在沙柳沙障腐烂过程中,优势真菌属和多样性均受到多种因子的综合影响,AN 为两者的主要影响因子。未来

研究中,还需进一步结合真菌 FUNGuild 功能数据库揭示各优势菌群所具有的生态功能。

[参考文献]

- [1] 高永,虞毅,龚萍.沙柳沙障[M].北京:科学出版社,2013.
- [2] 曹波,孙保平,高永,等.高立式沙柳沙障防风效益研究[J].中国水土保持科学,2007,5(2):40-45.
- [3] 蒙仲举,任晓萌,高永.半隐蔽式沙柳沙障的防风阻沙效益[J].水土保持通报,2014,34(3):178-180.
- [4] Wang Ruidong, Gao Yong, Dang Xiaohong, et al. Microstructure and biodegradation of long-established *Salix psammophila* sand barriers on sand dunes [J]. Environmental Technology & Innovation, 2021,21:101366.
- [5] 龚萍.沙柳沙障腐蚀过程及防腐抗蚀效果研究[D].内蒙古呼和浩特:内蒙古农业大学,2012.
- [6] Boddy L. Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris[J]. Ecological Bulletins, 2001,49:43-56.
- [7] Hoppe B, Purahong W, Wubet T, et al. Linking molecular deadwood-inhabiting fungal diversity and community dynamics to ecosystem functions and processes in Central European forests [J]. Fungal Diversity, 2016, 77(1): 367-379.
- [8] Buchan A, Newell S Y, Butler M, et al. Dynamics of bacterial and fungal communities on decaying salt marsh grass [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003,69(11):6676-6687.
- [9] Torzilli A P, Sikaroodi M, Chalkley D, et al. A comparison of fungal communities from four salt marsh plants using automated ribosomal intergenic spacer analysis (ARISA) [J]. Mycologia, 2006,98(5):690-698.
- [10] Nicholas D D, Crawford D. Concepts in the development of new accelerated test methods for wood decay [M]// Goodell B, Nicholas D D, Schultz T P (eds). ACS Symposium Series. Washington, DC: American Chemical Society, 2003:288-312.
- [11] Rayner A D M, Boddy L. Fungal decomposition of wood: its biology and ecology [M]. Chichester: Wiley, 1988.
- [12] van der Wal A, de Boer W, Smant W, et al. Initial decay of woody fragments in soil is influenced by size, vertical position, nitrogen availability and soil origin [J]. Plant and Soil, 2007,301(1):189-201.
- [13] Wang Ruidong, Yang Xia, Gao Yong, et al. Decomposition characteristics of long-established *Salix psammophila* sand barriers in an arid area, Northwestern China [J]. BioResources, 2021,16(3):5947-5963.
- [14] 万红云,陈林,庞丹波,等.贺兰山不同海拔土壤酶活性及其化学计量特征[J].应用生态学报,2021,32(9):

- 3045-3052.
- [15] 梁钰镁,高永,党晓宏,等.不同年限沙柳沙障沙埋部腐化特性及真菌群落特征[J].应用与环境生物学报,2022,28(2):339-345.
- [16] 孙悦.NADH 脱氢酶调控丝状真菌 *Podospora anserina* 降解木质纤维素及子实体发育研究[D].广东深圳:深圳大学,2020.
- [17] Purahong W, Wubet T, Lentendu G, et al. Life in leaf litter: novel insights into community dynamics of bacteria and fungi during litter decomposition [J]. Molecular Ecology, 2016, 25(16):4059-4074.
- [18] 赵军旗.瓶霉属 *Phialophora* spp. 来源的纤维素酶和半纤维素酶的基因克隆与表达[D].北京:中国农业科学院,2012.
- [19] Rytioja J, Hildén K, Yuzon J, et al. Plant-polysaccharide-degrading enzymes from basidiomycetes [J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2014, 78(4):614-649.
- [20] Mehrabi M, Asgari B, Hemmati R. *Knufia perfecta*, a new black yeast from Iran, and a key to *Knufia* species [J]. Nova Hedwigia, 2018, 106(3/4):519-534.
- [21] 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.
- [22] Bani A, Pioli S, Ventura M, et al. The role of microbial community in the decomposition of leaf litter and deadwood [J]. Applied Soil Ecology, 2018, 126:75-84.
- [23] Gianfreda L, Ruggiero P. Enzyme activities in soil [M] // Nannipieri P, Smalla K (eds). Soil Biology. Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2006:257-311.
- [24] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment [J]. Nature, 2009, 462(7274):795-798.
- [25] Sawada K, Inagaki Y, Sugihara S, et al. Impacts of conversion from natural forest to cedar plantation on the structure and diversity of root-associated and soil microbial communities [J]. Applied Soil Ecology, 2021, 167:104027.
- [26] Fioretto A, Di Nardo C, Papa S, et al. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(6):1083-1091.
- [27] Frey S D, Elliott E T, Paustian K, et al. Fungal translocation as a mechanism for soil nitrogen inputs to surface residue decomposition in a no-tillage agroecosystem [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(5):689-698.

(上接第 6 页)

- [10] 李鎏爽,谢作明,裴福文,等.土壤藻结皮对高镉农田表层土壤的改良作用研究[J].安全与环境工程,2022,29(3):155-160.
- [11] Tisdall J M, Nelson S E, Wilkinson K G, et al. Stabilisation of soil against wind erosion by six saprotrophic fungi [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 50:134-141.
- [12] 李新荣,谭会娟,回蝶,等.中国荒漠与沙地生物土壤结皮研究[J].科学通报,2018,63(23):2320-2334.
- [13] 饶本强,刘永定,胡春香,等.人工藻结皮技术及其在沙漠治理中的应用[J].水生生物学报,2009,33(4):756-761.
- [14] Xie Zuoming, Liu Yongding, Hu Chunxiang, et al. Relationships between the biomass of algal crusts in fields and their compressive strength [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(2):567-572.
- [15] Rossi F, Li Hua, Liu Yongding, et al. Cyanobacterial inoculation (cyanobacterisation): perspectives for the development of a standardized multifunctional technology for soil fertilization and desertification reversal [J]. Earth-Science Reviews, 2017, 171:28-43.
- [16] 李雯,马昕昕,马宁,等.放牧强度对黄土丘陵区生物结皮土壤化学计量学特征的影响[J].草地学报,2021,29(11):2547-2555.
- [17] 黄文福,刘左军,单夕文,等.土壤基质、湿度及接种量对荒漠藻结皮形成的影响[J].中国沙漠,2014,34(6):1503-1508.
- [18] 张丙昌,张元明,赵建成,等.吉尔班通古特沙漠生物结皮不同发育阶段中藻类的变化[J].生态学报,2009,29(1):9-17.
- [19] Eldridge D J, Leys J F. Exploring some relationships between biological soil crusts, soil aggregation and wind erosion [J]. Journal of Arid Environments, 2003, 53(4):457-466.
- [20] Hu Chunxiang, Liu Yongding, Paulsen B S, et al. Extracellular carbohydrate polymers from five desert soil algae with different cohesion in the stabilization of fine sand grain [J]. Carbohydrate Polymers, 2003, 54(1):33-42.
- [21] 王闪闪,赵允格,石亚芳,等.短期放牧干扰对黄土丘陵区生物结皮土壤氮素累积的影响[J].应用生态学报,2017,28(12):3848-3854.