黄河三角洲枯梢刺槐防护林根际土壤理化性质及真菌结构

张 军[1], 经 伟[1], 张 茜[2], 张 勇[1], 罗永开[1], 刘 萍[1], 王 静[3]
(1.山东航空学院 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 山东 滨州 256603;
2.潍坊理工学院 现代农业与环境学院, 山东 潍坊 262500; 3.江苏省土地勘测规划院, 江苏 南京 210000)

摘 要: [目的]通过对位于黄河三角洲东营市河口区孤岛、军马五分场、九分场3处典型刺槐防护林进行系统调查与分析,以期为刺槐枯梢与根际土壤理化性质及真菌群落结构之间的关系研究提供理论支持。[方法]采用机械分层法采集0—100 cm根际土壤样品,测定其理化性质,并利用高通量测序技术解析真菌群落的组成与多样性。基于主成分分析(PCA),α/β多样性分析及dbRDA方法,比较健康(HR)组与枯梢(DR)组刺槐防护林根际土壤理化性质与真菌群落结构差异。[结果]①枯梢组根际土壤pH显著升高($p<0.05$),PCA结果显示样本沿"容重-水分"与"养分富集-孔隙结构"两个生态梯度上明显分化。②枯梢组真菌群落β多样性显著分异($p<0.05$),群落结构在健康组中以*Aspergillus*,*Mortierella*等促生与共生类群为主,而枯梢组中以*Fusarium*等潜在病原真菌为主并伴随*Rhodotorula*和*Spizellomyces*等属的耐逆型群落。③dbRDA分析进一步揭示土壤电导率(EC)是驱动真菌群落变化的关键环境因子($p<0.05$)。[结论]刺槐根际土壤环境退化与真菌群落结构失衡存在密切耦合关系。土壤盐分升高可能通过改变土壤理化性质及生态位竞争,进而驱动真菌群落由互惠型向病原型演替。

关键词: 黄河三角洲; 刺槐; 防护林; 枯梢; 真菌群落
文献标识码: A **文章编号:** 1000-288X(2026)03-0107-10 **中图分类号:** S714.2

文献参数: 张军, 经伟, 张茜, 等.黄河三角洲枯梢刺槐防护林根际土壤理化性质及真菌结构[J].水土保持通报,2026,46(3):107-116. Zhang Jun, Jing Wei, Zhang Qian, et al. Soil physicochemical properties and fungal community structure in rhizosphere of dieback *Robinia pseudoacacia* protection forest in Yellow River delta [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation,2026,46(3):107-116.

DOI:10.13961/j.cnki.stbctb.2026.03.008 **CSTR:32312.14.stbctb.2026.03.008**

Soil physicochemical properties and fungal community structure in rhizosphere of dieback *Robinia pseudoacacia* protection forest in Yellow River delta

Zhang Jun[1], Jing Wei[1], Zhang Qian[2], Zhang Yong[1], Luo Yongkai[1], Liu Ping[1], Wang Jing[3]
(1.*Shandong Key Laboratory of Eco-Environmental Science for the Yellow River Delta, Shandong University of Aeronautics, Binzhou, Shandong* 256603, *China*; 2.*School of Modern Agriculture and Environment, Weifang Institute of Technology, Weifang, Shandong* 262500, *China*; 3.*Jiangsu Land Survey and Planning Institute, Nanjing, Jiangsu* 210000, *China*)

Abstract: [Objective] Three typical sites (Gudao, Junma Fifth Farm, and Ninth Farm) in the Yellow River delta of Hekou District, Dongying City, Shandong Province, were systematically investigated and analyzed in order to provide theoretical support for elucidating the relationship between dieback symptoms and rhizosphere soil physicochemical properties as well as fungal community structure. [Methods] Rhizosphere soil samples at 0—100 cm depth were collected using a mechanical stratification method. The soil physicochemical properties were determined, and the structure and diversity of fungal communities were analyzed using high-throughput sequencing. Differences in rhizosphere soil physicochemical properties and fungal community structure between the

收稿日期:2025-11-06 **修回日期:**2025-12-04 **采用日期:**2025-12-12
资助项目:山东航空学院博士学位人员科研启动项目"黄河三角洲枯梢刺槐林土壤质量变化及其细菌多样性研究"(2020Y22); 自然资源部长三角国土生态与土地利用野外科学观测研究站开放基金项目(2023YRDLELU06)
第一作者:张军(1978—),男(汉族),山东省青岛市人,博士,正高级工程师,硕士生导师,主要从事生态环境保护与修复研究。Email:zhangjun7807@163.com。

healthy (HR) group and the dieback (DR) group of *R. pseudoacacia* protection forests were compared using principal component analysis (PCA), α/β-diversity analysis, and distance-based redundancy analysis (dbRDA). [Results] ① The rhizosphere soil pH of the DR group was significantly higher ($p<0.05$) than that of the HR group. The PCA results revealed that the samples were distinctly differentiated along two ecological gradients, namely the 'bulk density-moisture' and 'nutrient enrichment-pore structure'. ② The fungal community α-diversity of the DR group decreased, and the β-diversity showed significant differentiation ($p<0.05$). The community structure in the HR group was dominated by growth-promoting and symbiotic taxa such as *Aspergillus* and *Mortierella*, while the DR group was dominated by potentially pathogenic fungi such as *Fusarium*, accompanied by stress-tolerant taxa including *Rhodotorula* and *Spizellomyces*. ③ The dbRDA analysis further revealed that soil electrical conductivity (EC) was the key environmental factor driving fungal community variation ($p<0.05$). [Conclusion] The degradation of rhizosphere soil conditions and the imbalance of fungal community structure in *R. pseudoacacia* show a strong coupling relationship. The increase in soil salinity may drive a community transition from mutualistic to pathogenic dominance by altering soil physicochemical properties and niche competition.

Keywords: Yellow River delta; *Robinia pseudoacacia*; protection forest; dieback; fungal community

黄河三角洲是世界上土地面积自然增长最快的区域[1],土地资源丰富,是中国东部沿海土地后备资源最充足、开发潜力最大的区域。自20世纪70年代以来,当地营建的刺槐(*Robinia pseudoacacia*)防护林在防风固沙、保持水土和改善土壤环境方面发挥了重要生态作用。然而,近年来黄河三角洲刺槐防护林大量出现枯梢乃至整株死亡的现象,严重威胁区域防护林体系的稳定性与生态功能[2]。关于刺槐枯梢的致病机理尚未完全阐明,已有研究从多个角度进行探讨,包括水分胁迫[3-4]、盐分胁迫[2,5]、根际微生物失衡[6]、极端气候[7]以及虫害阻断输导系统和枝叶病害等。根际土壤理化性质及其对微生物群落的调控是影响植物生长与健康的重要因素[8-9]。黄河三角洲刺槐林根际盐分积累[10]、养分失衡和微生态紊乱等环境的退化,是导致林木衰退的重要症结[11]。现有研究认为土壤盐渍化、地下水位波动[12]或根际微生物群落变化是造成刺槐退化的重要驱动因素,但关于土壤理化性质与根际真菌群落结构及其多样性关系的系统研究还较为鲜见。为此,本研究在黄河三角洲东营市河口区刺槐防护林设置样地,分别采集健康组与枯梢组刺槐根际土壤与微生物样本,分层测定理化性质并解析其真菌群落结构,揭示健康与枯梢刺槐根际土壤性质及真菌群落组成是否存在显著分异,主导真菌群落结构变化的关键环境因子及其对群落的影响规律。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国山东省东营市河口区(东经118°07′—119°10′,北纬36°55′—38°10′);属于暖温带大陆性季风气候,四季分明,夏季湿热,冬季干冷;年平均温度为12.5～12.7 ℃,年降水量546.2～600 mm,70% 以上集中在夏季(7—9月),年蒸发量达1 900～2 000 mm;土壤类型以粉砂质滨海盐渍土为主,由黄河冲积物与海相沉积物混合形成。

1.2 样地设置与样品采集

自2021年10月,在具有典型枯梢现象的孤岛、军马五分场、九分场(黄河故道)设置3个林场固定监测样地(表1),2024年10月,在每个林场的固定样地内分别设置3块30 m×30 m刺槐防护林标准样地。从每个标准样地中,分别选取1株健康刺槐与枯梢刺槐,健康状态评估采用ICP Forests树木枯梢/落叶等级划分标准(树冠枯梢率≤10% 为健康,10%～25% 为轻度枯梢,25%～60% 为中度枯梢,60%～100% 为严重枯梢)。

本研究将树冠枯梢率≤10% 视为健康,25%～60% 视为枯梢。以环距刺槐主干1 m等距离设置10个采样位置,按照机械分层法设置0—20,20—40,40—60,60—80,80—100 cm共5个土层采样点。使用"环刀法"分别在各采样点中部进行根际土壤样品采集,将同一标准样地同植株同土层的土壤样品剔除根系和杂物,过2 mm土壤筛后等质量混合均匀得到约500 g土壤样品,经风干后制成待测样品。在采样点位各层分别采集用于测定土壤孔隙度和容重的标准环刀(100 cm^3)原状土样品及测定土壤质量含水率的铝盒土壤样品(约15 g);运用"抖根法"采集用于真菌分析的土壤样品置于无菌离心管中,液氮速冻后低温保存,并运送到实验室进行DNA提取。

表 1　研究样地基本情况

Table 1　Basic information of study plots

典型样地	树高/m	胸径/cm	冠幅/m		健康状态
			东西冠幅	南北冠幅	
孤岛	11.7±0.8	21.6±6.8	4.2±0.2	4.7±0.2	健康
	10.5±0.1	14.7±8.7	4.0±0.9	3.2±0.5	枯梢
军马五分场	11.6±1.0	20.1±1.2	4.5±0.3	4.9±0.3	健康
	9.7±0.6	16.0±6.9	2.7±0.1	2.8±0.1	枯梢
九分场	12.6±0.3	24.1±5.3	6.5±1.5	6.5±4.3	健康
	10.0±0.5	15.8±6.1	3.3±0.2	3.1±0.3	枯梢

注:表中数值为平均值±标准误。

1.3　样品处理与测定

土壤质量含水率(W%)和风干土吸湿系数(K)采用烘干法测定;土壤容重(BD)、饱和持水量(SHC)、毛管持水量(CHC)和田间持水量(FHC)采用环刀法测定;土壤非毛管孔隙度(NCP)、毛管孔隙度(CP)、总孔隙度(Pt)、通气度(Ae)由公式计算获得;土壤pH值采用pH计(FiveEasy FE22-Standard)测定;土壤电导率(EC)采用电导率仪(SevenCompact S230)测定;土壤总碳(TC)和总氮(TN)采用碳氮元素分析仪(Elementar Vario MACRO cube)燃烧法测定;土壤速效钾(AK)采用NH_4Ac-火焰光度计(上海精密仪器-F100)法测定。

根际微生物样品采用试剂盒提取总DNA。利用1%琼脂糖凝胶电泳检测提取DNA的完整性,并测定其纯度和浓度。取适量DNA样品,使用无菌水稀释至约1 ng/μL,作为PCR扩增模板。以稀释后的总DNA为模板,使用真菌通用引物ITS1-1F-F(CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA)和ITS1-1F-R(GCTGCGTTCTTCATCGATGC)在热循环仪上扩增真菌ITS区[13]。PCR产物经2%琼脂糖凝胶电泳(1×TAE缓冲液)检测后,使用Qiagen凝胶回收试剂盒纯化目标条带。纯化产物采用Illumina TruSeq® DNA PCR-Free Sample Preparation Kit构建测序文库。文库经Qubit定量与质量检测合格后,在Illumina NovaSeq 6000平台上进行双端测序(PE250)。

获得的原始序列数据通过QIIME2(V.2022.2)平台进行处理[14]。利用DADA2插件[15]对序列进行质量控制、去噪、双端拼接及嵌合体去除,从而获得高分辨率的扩增子序列变体(Amplicon Sequence Variant,ASV)。将ASV代表序列与UNITE真菌ITS数据库(V.8.2)比对进行分类注释。基于ASV表及分类结果,导入R语言(V.4.4.9)环境进行统计分析。

1.4　数据处理

使用Excel 2019进行基础数据处理,用R进行统计分析与绘图处理。利用主成分分析(PCA)[16]探索根际土壤理化性质间的关联及主导变异趋势。真菌群落数据通过phyloseq包进行整合与可视化分析。α多样性采用Chao1,Shannon和Simpson指标,利用PERMANOVA检验群落结构β多样性差异。采用基于Bray-Curtis距离的冗余分析(dbRDA)[17]识别影响群落分布的关键环境变量并评估主要环境因子的解释作用,使用vegan包进行显著性检验,以评估各环境因子在解释群落变异中的独立贡献。

2　结果与分析

2.1　土壤理化性质分析

本研究共测定健康(HR)组与枯梢(DR)组刺槐根际土壤13项理化性质指标(表2)。物理性质方面,BD随深度的增加而呈增大趋势。DR组SHC,CHC和FHC在0—20 cm层略高于HR组,但差异均不显著,且随深度增加,差异逐渐减弱。CP和Pt在HR组表现为先升高(60—80 cm)后下降(80—100 cm),而DR组随深度变化较为平稳。NCP在DR组40—60 cm层略高。在化学性质方面,DR组pH值显著高于HR组(p<0.05),EC整体随深度波动变化。HR组与DR组的TN和TC总体接近,但HR组在0—20 cm土壤略高。两组的AK在0—20 cm层接近,且随深度下降。

主成分分析(PCA)前两主成分共解释了74.4%的总变异(PC_1=42.53%;PC_2=31.84%)(图1)。PC_1主要由容重(BD)、水分保持相关指标(CHC,FHC,SHC)以及土壤孔隙度(CP)主导。PC_2由养分指标(AK,TC,TN)与孔隙结构指标(NCP,Pt)呈现显著负相关。

PC_3主要由EC(loading=+0.852,$\cos^2$=0.77)驱动,反映出盐分含量在根际土壤变异中的独立作用(表3);而pH值在PC_3(loading=−0.585,$\cos^2$=0.353)与PC_4(loading=+0.626,$\cos^2$=0.404)上均有较高载荷,表明酸碱性变化主要集中在第3和第4主成分维度。

2.2　真菌群落结构

2.2.1　土层深度与ASV数量分布

在健康刺槐根际土壤的5个土层中,共有93个ASV(占总ASV数量的3.30%)在所有土层中均有分布(图2a)。每个土层的独特ASV占总数百分比分别为12.65%(HR1),12.97%(HR2),16.13%(HR3),19.96%(HR4)和14.88%(HR5)。在枯梢刺槐根际土壤的5个土层中,共有121个ASV(占总ASV数量

的 5.15%）在所有土层中均有分布（图 2b）。每个深度土层的独特 ASV 占总数百分比分别为 19.03%（DR1），14.95%（DR2），15.08%（DR3），24.83%（DR4）和 14.95%（DR5）。两组真菌群落 ASV 数量的最大值均出现在 60—80 cm 层，且枯梢组比健康组各土层共有 ASV 显著增多。

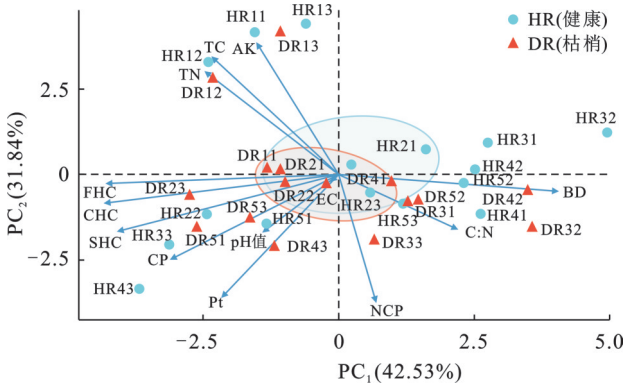
表 2 土壤理化性质指标

Table 2 Indicators of soil physicochemical properties

处理组编号	BD/(g·cm^{-3})	SHC/%	CHC/%	FHC/%	NCP/%	CP/%	Pt/%
HR1	1.37±0.03	34.56±1.09	33.08±0.99	31.94±1.09	2.04±0.12^{b}	45.39±0.72	47.42±0.81
HR2	1.40±0.02	35.35±2.02	33.24±1.80	31.80±1.60	2.94±0.31^{ab}	46.27±2.21	49.20±2.49
HR3	1.47±0.12	33.55±5.05	31.29±4.55	29.57±3.64	3.29±1.01^{ab}	45.73±2.94	49.02±3.50
HR4	1.48±0.11	34.95±4.73	32.21±4.11	30.35±3.45	3.99±0.60^{a}	47.35±2.42	51.34±3.01
HR5	1.42±0.09	34.99±2.68	32.12±2.33	30.08±2.26	4.07±0.46^{a}	45.47±0.32	49.54±0.59
DR1	1.36±0.01	35.47±1.12	33.83±1.12	32.62±1.55	2.22±0.02^{b}	45.88±1.50	48.09±1.50
DR2	1.36±0.00	36.82±0.92	34.32±0.87	33.00±0.92	3.41±0.29^{ab}	46.64±1.11	50.05±1.16
DR3	1.50±0.09	33.69±1.95	30.90±1.65	29.03±1.66	4.16±0.53^{a}	46.17±0.78	50.33±0.27
DR4	1.48±0.05	34.03±2.54	31.48±2.41	29.68±2.41	3.75±0.38^{a}	46.34±1.91	50.09±1.92
DR5	1.39±0.05	36.57±2.12	33.61±2.28	31.68±2.45	4.10±0.39^{a}	46.51±1.65	50.61±1.31

处理组编号	EC/(μS·cm^{-1})	pH值	TN/(mg·g^{-1})	TC/(mg·g^{-1})	C:N	AK/(mg·kg^{-1})
HR1	118.56±7.71	7.38±0.63^{B}	0.61±0.05^{a}	12.16±0.62^{a}	20.18±2.45	8.89±1.21^{a}
HR2	106.90±9.85	7.80±0.12^{B}	0.30±0.08^{b}	9.73±0.46^{c}	33.05±5.85	2.77±1.07^{b}
HR3	116.19±22.39	7.46±0.57^{B}	0.32±0.08^{b}	9.49±0.48^{c}	30.54±5.71	2.26±1.26^{b}
HR4	167.12±67.33	7.62±0.27^{B}	0.32±0.07^{b}	9.56±0.57^{c}	30.69±5.61	1.71±0.23^{b}
HR5	127.65±18.22	7.77±0.24^{B}	0.33±0.03^{b}	9.20±0.43^{c}	28.02±3.05	1.36±0.16^{b}
DR1	117.42±15.50	7.87±0.18^{A}	0.42±0.15^{ab}	12.11±1.11^{ab}	31.38±10.94	9.14±2.94^{a}
DR2	106.82±11.42	7.90±0.12^{A}	0.37±0.03^{b}	10.51±0.54^{bc}	28.21±0.96	3.58±0.31^{b}
DR3	114.03±5.76	7.85±0.16^{A}	0.27±0.06^{b}	9.19±0.16^{c}	35.10±6.98	1.81±0.11^{b}
DR4	117.23±23.61	7.88±0.11^{A}	0.31±0.05^{b}	9.37±0.60^{c}	30.22±3.11	1.89±0.49^{b}
DR5	110.95±14.73	7.95±0.05^{A}	0.39±0.06^{b}	9.27±0.09^{c}	23.89±3.43	1.54±0.10^{b}

注：①BD 为土壤容重；SHC 为饱和持水量；CHC 为毛管持水量；FHC 为田间持水量；NCP 为土壤非毛管孔隙度；CP 为毛管孔隙度；EC 为土壤电导率；Pt 为总孔隙度；TC 为总碳；TN 为总氮；AK 为速效钾；C:N 为碳氮比。②表中大写字母表示不同健康状态下同土层的显著差异，小写字母表示同一健康状态下不同土层的显著差异。③HR，DR 后第 1 个数字 1～5 分别代表 0—20 cm，20—40 cm，40—60 cm，60—80 cm，80—100 cm 土层。下同。



注：HR，DR 后第一个数字 1—5 分别代表 0—20 cm，20—40 cm，40—60 cm，60—80 cm，80—100 cm 土层，第 2 个数字 1—3 分别代表孤岛、军马五分场和九分场 3 个不同样地。下同。

图 1 土壤理化性质主成分分析（PCA）

Fig.1 Principal component analysis (PCA) of soil physicochemical properties

2.2.2 群落组成与优势菌属分布

对 HR 组与 DR 组根际土壤中的前 20 种优势菌属相对丰度及其在各土层分布进行分析，结果如图 3 所示。在 HR 组中，*Aspergillus*（曲霉属）和 *Fusarium*（镰刀菌属）为主要优势菌属（图 3a），其中 *Aspergillus* 在 0—20 cm，40—60 cm 和 80—100 cm 层相对丰度较高（分别为 32.3%，23.0% 和 18.8%），而 *Fusarium* 在 40—60 cm 和 80—100 cm 层相对丰度明显上升（10.2%，21.4%）。*Mortierella*（被孢霉属）在 20—40 cm 层达到峰值（相对丰度约为 16.1%），*Neocosmospora*（新赤壳孢属）（6.1%～8.4%）、*Polypaecilum*（多拟青霉属）（1.2%～2.8%）、*Cladosporium*（芽枝霉属）（0.2%～1.0%）等在各土层中分布较均匀，丰度稳定。*Archaeorhizomyces*（古根

菌属)在 20—40 cm 和 60—80 cm 层相对丰度较高(11.6%,11.5%),*Ceratobasidium*(角担菌属)在 0—20 cm 和 40—60 cm 层较稳定(4.6%,5.2%)。部分属表现出明显层级偏好,*Romagnesiella* 在 20—40 cm 层相对丰度为 12.9%,*Dactylonectria*(指赤壳属)在 40—60 cm 层相对丰度为 4.5%,*Melanophyllum*(暗褶伞属)在 60—80 cm 层相对丰度为 4.9%,*Plectosphaerella*(小不整球壳属)在 80—100 cm 层相对丰度为 2.4%。在 DR 组中,*Aspergillus* 仍为优势属(图 3b),在 40—60 cm 层丰度最高(29.5%)。与 HR 组相比,*Fusarium* 在 20—40 cm 层(19.8%)和 80—100 cm 层(26.8%)显著升高,表明其在枯梢组中更具优势。*Neocosmospora* 与 *Archaeorhizomyces* 的丰度整体降低,*Rhodotorula*(红酵母属)和 *Spizellomyces*(斯氏壶菌属)表现出相对丰度升高,前者在 40—60 cm 层达 3.9%,后者在 0—20 cm 层达 12.5%。DR 组出现多个独特高丰度属,*Titaea* 在 20—40 cm 层相对丰度为 7.3%,*Heterochaete*(刺皮属)在 40—60 cm 层相对丰度为 6.1%,*Penicillium*(青霉菌属)在 60—80 cm 层相对丰度为 3.4%。

表 3　PCA 载荷与载荷平方值

Table 3　PCA loadings and squared loadings

变量	PC_1 (loading)	PC_2 (loading)	PC_3 (loading)	PC_4 (loading)	PC_1 (cos^2)	PC_2 (cos^2)	PC_3 (cos^2)	PC_4 (cos^2)
BD	**+0.897**	−0.102	+0.198	−0.013	0.805	0.010	0.039	0
CHC	**−0.990**	+0.041	+0.085	−0.006	0.981	0.002	0.007	0
FHC	**−0.975**	+0.054	+0.097	−0.015	0.950	0.003	0.009	0
SHC	**−0.952**	+0.067	+0.138	−0.025	0.907	0.005	0.019	0.001
CP	**−0.748**	−0.124	+0.079	+0.105	0.559	0.015	0.006	0.011
AK	+0.127	**+0.917**	−0.032	+0.046	0.016	0.841	0.001	0.002
TC	−0.208	**+0.833**	−0.046	−0.082	0.043	0.694	0.002	0.007
TN	−0.167	**+0.678**	0.001	−0.129	0.028	0.460	0	0.017
NCP	+0.087	**−0.881**	−0.092	−0.018	0.008	0.776	0.008	0
Pt	−0.097	**−0.765**	−0.065	−0.023	0.009	0.585	0.004	0.001
EC	+0.002	−0.089	**+0.852**	+0.458	0	0.008	0.770	0.222
pH值	−0.382	−0.299	**−0.585**	**+0.626**	0.146	0.092	0.353	0.404

注:①黑体数字代表在该维度具有较高载荷的环境因子。②loading 表示载荷,cos^2 表示载荷平方。

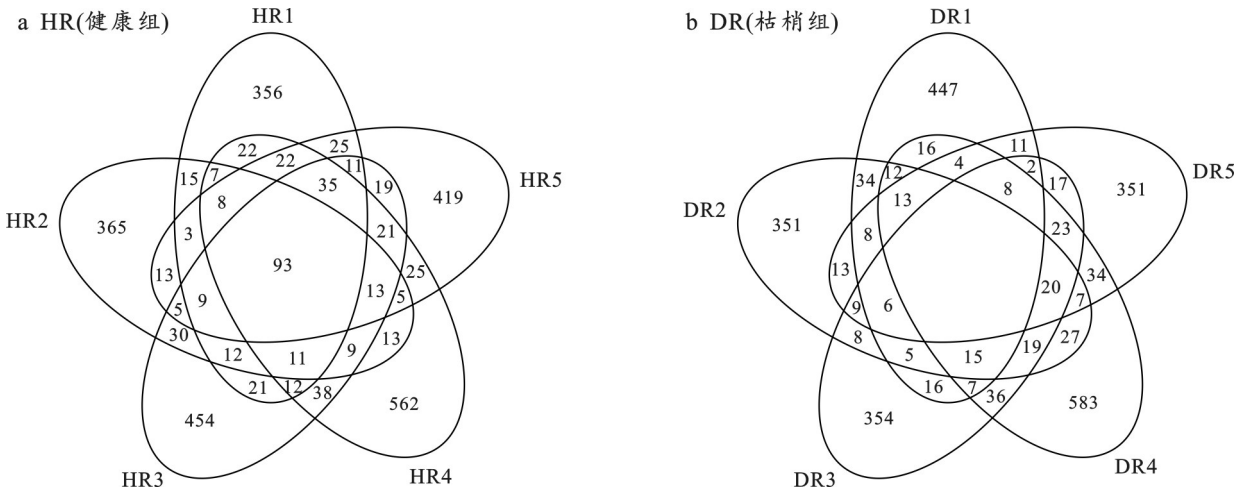


图 2　根际土壤 ASV Venn 图

Fig.2　Venn diagram of ASVs in rhizosphere soil

相对丰度前 20 属在两组中共有的为 12 种,但 *Aspergillus*, *Fusarium*, *Mortierella* 的丰度及其随土层分布趋势上存在差异。*Aspergillus* 在 DR 组 40—60 cm 层更高;*Fusarium* 在 DR 组整体增强并向深层

扩展；*Mortierella* 在 HR 组 20—40 cm 层更集中。HR 不同土层独特属差异明显，以 *Romagnesiella*，*Chaetomium*，*Entoloma*，*Neonectria* 等为主；DR 组以 *Spizellomyces*，*Titaea*，*Heterochaete*，*Penicillium*，*Exophiala*，*Peyronellaea*，*Pervetustus* 等为主。DR 组深层由 *Fusarium* 主导，群落趋于单一化。

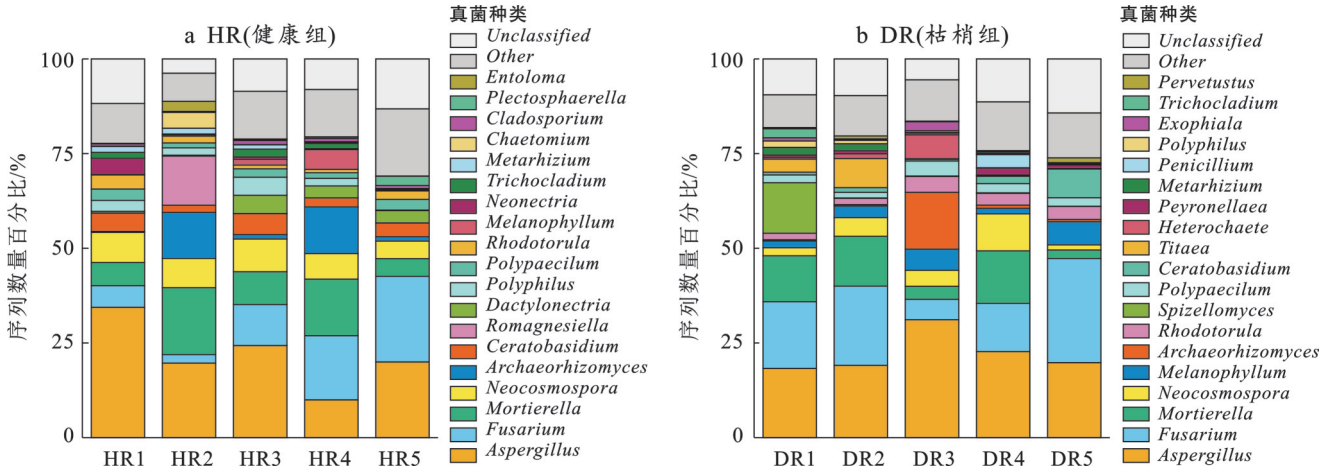


图 3 真菌群落在属水平相对丰度前 20 优势属

Fig.3 Top 20 dominant fungal genera based on relative abundance at genus level

2.2.3 真菌群落 α 多样性与 β 多样性分析

由表 4 可知，在 HR 组中，0—20 cm 和 40—80 cm 层 Shannon 指数较高，真菌群落多样性较丰富；而 20—40 cm 层和 80—100 cm 层 Shannon 指数和 Simpson 指数较低，真菌群落多样性较弱。DR 组在 0—80 cm 层 Shannon 指数较高，在 80—100 cm 层下降，呈现随深度降低的多样性趋势。尽管 HR 组与 DR 组在不同土层中呈现出一定的 α 多样性差异，但未达到统计学意义上的显著差异水平，说明刺槐枯梢现象可能更多体现在群落组成与结构的改变，而不单纯表现为 α 多样性水平的变化。

表 4 根际土壤真菌群落 α 多样性指数

Table 4 α-diversity indices of fungal communities in rhizosphere soil

HR/DR	Chao1	Shannon	Simpson
HR1	297	3.30	0.89
HR2	261	2.79	0.85
HR3	340	3.46	0.91
HR4	364	3.71	0.93
HR5	296	3.21	0.89
DR1	296	3.14	0.87
DR2	272	3.33	0.90
DR3	298	3.29	0.90
DR4	387	3.43	0.90
DR5	276	3.05	0.88

注：Chao1 指数用于表征群落物种丰富度，Shannon 指数和 Simpson 指数用于表征群落多样性与均匀度。各指数均基于真菌 ASV 相对丰度数据计算。

基于 Bray-Curtis 距离的 β 多样性分析结果显示（图 4），HR 组与 DR 组刺槐根际土壤真菌群落在结构上存在显著差异（PERMANOVA：F=1.787，p=0.037，R^2=6.10%）。PCoA 分析结果表明，$PCoA_1$ 和 $PCoA_2$ 分别解释了 25.9% 和 11.8% 的群落变异。HR 组样本分布较为分散，而 60—80 cm 层的样本聚集度较高。DR 组在 20—60 cm 层表现出较高的相似性，群落结构差异较小。两组样本在 PCoA 坐标空间中表现出一定分离趋势，尤其在 0—20 cm 层与 80—100 cm 层差异更为明显。

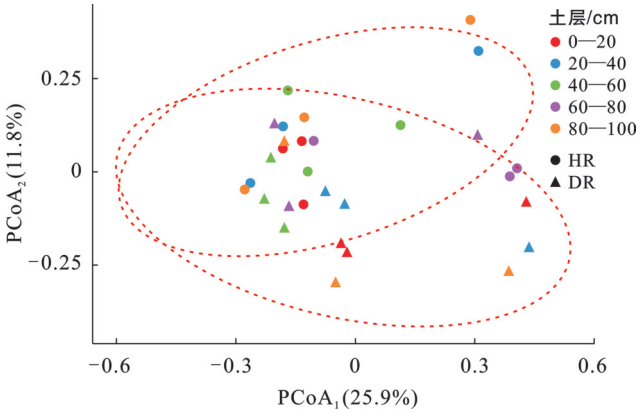


图 4 真菌群落结构主坐标（PCoA）分析

Fig.4 Principal co-ordinates analysis (PCoA) of fungal community structure

2.2.4 关键环境因子分析

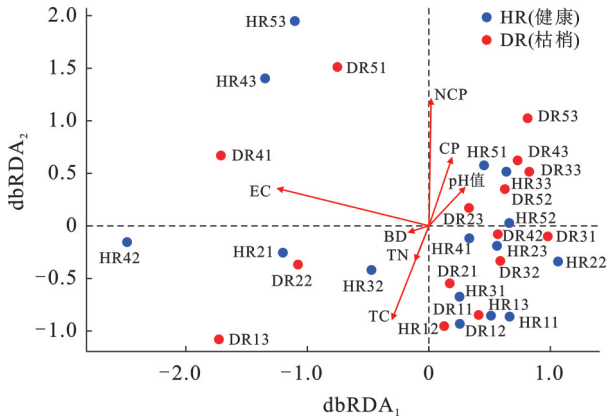
对环境因子进行标准化后计算方差膨胀因子（VIF）。结果显示 AK，SHC，CHC，FHC，C∶N 与其他保留变量存在严重共线性（VIF＞6，R^2＞0.85）

予以剔除。其余环境因子 VIF 值 EC(1.45)、pH 值(1.63),BD(2.58),NCP(2.68),CP(1.61),TN(3.35)和 TC(5.29)保留用于后续 dbRDA 分析。基于根际土壤理化性质环境因子的 dbRDA 分析结果显示,多个环境因子与真菌群落的分布存在一定的关系(表 5)。EC 沿 dbRDA1 负向方向具有显著贡献(F=2.658, p=0.004),为主要驱动因子,解释了群落在 dbRDA1 方向上的分异(图 5)。

表 5　dbRDA 分析结果

Table 5　Results of dbRDA

项目	dbRDA1	dbRDA2	SS	F 值	p 值
BD	−0.126	−0.048	0.292	1.317	0.165
NCP	0.016	0.869	0.274	1.237	0.201
CP	0.142	0.479	0.230	1.042	0.343
EC	−0.897	0.256	0.588	2.658	0.004
pH 值	0.226	0.281	0.157	0.708	0.797
TN	−0.090	−0.263	0.183	0.827	0.630
TC	−0.218	−0.636	0.265	1.197	0.221



注:箭头长度表示因子对真菌群落结构的解释力,箭头方向为因子在样本排序空间中的投影向量。箭头间夹角的余弦值反映因子在群落排序空间中的相关性。

图 5　环境因子 dbRDA 分析

Fig.5　dbRDA of environmental factors

构建包含 EC,pH 值、深度和健康状态的多因素约束模型,进一步验证 EC 对真菌群落结构的独立驱动效应。约束变异解释了群落结构总变异的 22.9%,其中非约束变异解释了 77.1%(表 6)。前两条约束轴(CAP1 与 CAP2)累积贡献 68.6% 的约束变异,说明模型具有较好的拟合能力。环境因子显著性检验结果显示,EC 在群落变异中具有显著解释效应(F=2.876, p=0.003),表明盐分仍是影响群落结构的主要驱动因子。此外,土层深度(F=1.795, p=0.049)与刺槐防护林健康状态(F=1.845, p=0.036)也达到显著水平,表明土壤分层及植株健康状态在塑造群落差异中亦具有一定影响;而 pH 值(F=0.846, p=0.561)未达显著水平。

表 6　验证性 dbRDA 模型的解释度、主轴贡献及环境因子显著性检验结果

Table 6　Explanatory rate, axis contributions, and significance test results of environmental factors for confirmatory dbRDA model

分类	项目	数值	比例或说明
模型解释度(model inertia)	总变异	6.586	100%
	约束变异	1.510	22.90%
	非约束变异	5.075	77.10%
主轴特征值〔CAP axes (eigenvalues)〕	CAP1	0.640	42.40%
	CAP2	0.396	26.20%
	CAP3	0.379	25.10%
	CAP4	0.095	6.30%
环境因子显著性(permutational ANOVA by term)	EC	F=2.876 p=0.003	显 著
	pH 值	F=0.846 p=0.561	不显著
	深度	F=1.795 p=0.049	显 著
	健康状态	F=1.845 p=0.036	显 著
	Residual	—	—

3　讨　论

3.1　根际土壤理化性质的变化及其对刺槐健康的影响

土壤 pH 值是不同健康状态下刺槐根际变化最显著的化学性质,DR 组在各土层均呈现更高的 pH 值,表明其根际土壤碱性增强,可能影响根际微生物群落的组成与代谢活性[18],从而改变植物根部的营养环境。DR 组 20—60 cm 层 EC 略低,说明该层离子供应可能受限,进而影响养分传递[19]。C:N 不同深度变化未呈现一致规律,可能反映有机质分解与氮素供给在垂直方向上存在空间异质性[20]。此外,HR 组 40—60 cm 层 BD 较低,说明健康刺槐中层根际土壤结构较枯梢刺槐相对疏松,有利于水分保持与气体交换[21]。

PCA 结果显示刺槐根际土壤的主要变异由“容重-水分”和“养分富集-孔隙结构”两个梯度构成,体现养分供给与土壤通气性的制约关系。PC_1 代表高容重与低持水量之间的对立,反映出土壤结构差异在塑造根际环境中的关键作用[22]。低 PC_1 样本具有

较高的持水能力，说明此类土壤结构较为疏松、资源条件好；相反，高PC_1样本表现为孔隙度低，资源可利用性受限。PC_2反映了养分含量与孔隙结构的平衡。高PC_2样点富含速效钾、碳和氮，但孔隙度较低，说明养分富集可能伴随一定程度的土壤结构紧实化；而低值样点虽结构性较好、通气性强，但养分储量有限[23]。这种关系表明，土壤结构与养分供应之间存在显著的耦合特征。此外PC_3与PC_4分别代表EC与pH值的独立变异维度，说明这两个因素在根际环境中相对独立，可能与局部的地下水位与离子迁移有关。

3.2 刺槐根际真菌群落结构的垂直分化与环境响应

刺槐根际真菌群落在不同健康状态下呈现出显著的垂直分化特征与环境响应模式。HR组中，20—100 cm各层独有ASV与共有ASV数量的比值较DR组更高，显示真菌群落在不同深度间具有更强的分化能力。表明根际微生物对养分梯度和环境变化的敏感响应，有助于生态系统在不同土层间保持功能互补与稳定性。相比之下，DR组各土层共享ASV数量较高，群落组成趋于同质化，这通常是生态系统受胁迫后环境过滤效应增强的表现。群落分化程度降低，反映生态位压缩与物种替代能力受限，从而降低系统的调节与恢复能力[24]。

在群落组成上，两组样地表现出明显的功能性分化。健康组以*Aspergillus*，*Mortierella*和*Neocosmospora*等属为主要优势类群，这些真菌多与植物形成共生或促生关系。*Aspergillus*具有溶磷和促进植物生长的能力，可提升根际养分可利用性[25]；*Mortierella*在有机质分解与营养循环中发挥关键作用，维持土壤碳氮循环的活性。与此不同，DR组中*Fusarium*丰度显著升高，特别是在20—40 cm和80—100 cm土层最为突出，表明该属可能在刺槐枯梢过程中发挥关键作用。*Fusarium*是典型的植物根腐病原真菌，其大量出现往往与根腐、萎蔫以及植物生理失调有关[26-28]。与此同时，DR组中*Rhodotorula*与*Spizellomyces*丰度增加，前者具有较强的耐盐与抗氧化能力[29]，后者多为腐生型真菌，能在有机质分解中维持最低限度的碳、氮循环功能[30]。这些变化共同表明，枯梢刺槐根际真菌群落在环境胁迫下由互惠共生型向病原耐逆型演替。促生与共生真菌丰度下降可能源于根系活性减弱与碳源供给不足。健康植株通常通过根系分泌物为共生真菌提供可利用碳源[31]，而当植株受到盐碱胁迫或水分胁迫时，根系分泌物减少导致共生真菌营养受限，从而削弱其竞争力[21]。同时，土壤pH值升高与EC增加改变了水分渗透势和离子环境，对多数中性或微酸性偏好的真菌类群形成不利影响[32]。与此同时，病原与耐逆真菌在此类胁迫环境中表现出更强的生态适应性与竞争力，逐渐取代促生类群并主导群落结构。这一生态位重构过程反映了根际微生态系统功能由稳定状态向退化状态的转变。

环境因子分析进一步验证了这种演替的驱动机制。dbRDA分析表明，EC是影响刺槐根际真菌群落结构分化的主要环境因子，其解释效应在多因素模型中仍保持显著。盐分梯度通过改变土壤水分势与养分有效性[33]，不仅直接影响真菌的定殖与生长，也间接调控其在根际的相互作用。土层深度因子的显著性表明真菌群落在垂直方向上存在分层响应，这可能与盐分积聚带的形成、离子扩散及根系活动范围变化密切相关[23]。NCP与CP等孔隙结构指标也对群落分布产生影响，说明土壤通气性与水分保持能力在调节真菌生态位分化中具有重要作用。

总体来看，健康刺槐根际真菌群落具有更强的垂直分化能力与空间复杂性，体现了生态系统较高的功能冗余与环境适应性；而枯梢刺槐根际真菌群落结构趋同、病原类群扩张，反映出生态系统功能多样性与稳定性的衰退。真菌群落的结构演替揭示了植物健康状态与微生物群落构建之间的动态反馈机制。即环境胁迫通过改变土壤理化性质与群落功能组成，使根际环境稳态被破坏，生态过程由共生协调向病原主导过渡，最终导致根际生态系统稳定性下降与植株健康恶化。

4 结 论

本研究揭示了黄河三角洲健康与枯梢刺槐防护林根际土壤理化性质和真菌群落结构的显著差异。枯梢刺槐根际土壤pH值升高，EC略低，反映出其根际环境存在退化趋势。健康刺槐根际真菌群落以*Aspergillus*，*Mortierella*等促生与共生类群为主，反映出较强的养分循环与生态稳定性；而枯梢组则富集*Fusarium*等潜在病原真菌，并伴随*Rhodotorula*和*Spizellomyces*等耐逆类群的增加，表明群落功能由互惠共生型向病原耐逆型转变。土壤电导率是影响群落分布的关键环境因子，其变化可能通过调节盐分胁迫与养分可利用性驱动群落结构转变。

参考文献(References)

[1] 赵恩辉，吴磊，赵生华.黄河三角洲不同植被类型土壤水源涵养功能综合评价[J].水土保持研究，2023，30(6)：255-263.

Zhao Enhui, Wu Lei, Zhao Shenghua. Comprehensive evaluation of soil water conservation function of different vegetation types in the Yellow River delta [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2023,30(6):255-263.

[2] 祁琳.黄河三角洲刺槐林衰退特征及个体分化机制[D].山东 泰安:山东农业大学,2020.
Qi Lin. Declined characteristics and individual differentiation mechanism of *Robinia pseudoacacia* Plantation in the Yellow River delta [D]. Taian, Shandong: Shandong Agricultural University, 2020.

[3] Dang Hongzhong, Lu Ping, Yang Wenbin, et al. Drought-induced reductions and limited recovery in the radial growth, transpiration, and canopy stomatal conductance of Mongolian Scots pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv): A five-year observation [J]. Forests, 2019, 10(12):1143.

[4] 文瑛,廖飞勇.不同水分胁迫对刺槐生理的影响[J].基因组学与应用生物学,2011,30(6):714-721.
Wen Ying, Liao Feiyong. The effect of water stress on the physiology of *Robinia pseudoacacia* [J]. Genomics and Applied Biology, 2011,30(6):714-721.

[5] 白世红,丁新景,马风云,等.黄河三角洲盐碱地人工刺槐混交林细根分布研究[J].中国生态农业学报,2018,26(1):116-124.
Bai Shihong, Ding Xinjing, Ma Fengyun, et al. Fine root distribution in mixed *Robinia pseudoacacia* plantations in saline soils of the Yellow River delta [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018,26(1):116-124.

[6] Lee S M, Kong H G, Song G C, et al. Disruption of Firmicutes and Actinobacteria abundance in tomato rhizosphere causes the incidence of bacterial wilt disease [J]. The ISME Journal, 2021,15(1):330-347.

[7] 曹帮华,张玉娟,毛培利,等.黄河三角洲刺槐人工林风害成因[J].应用生态学报,2012,23(8):2049-2054.
Cao Banghua, Zhang Yujuan, Mao Peili, et al. Formation causes of wind damage to *Robinia pseudoacacia* plantation in Yellow River delta [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012,23(8):2049-2054.

[8] Philippot L, Raaijmakers J M, Lemanceau P, et al. Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere [J]. Nature Reviews Microbiology, 2013, 11(11):789-799.

[9] Zhang Jun, Jing Wei, Ji Ke, et al. Soil characteristics and bacterial community characteristics of shelterbelts of different tree species in black soil region of China [J]. Scientific Reports, 2025,15:8723.

[10] 赵娇,谢慧君,张建.黄河三角洲盐碱土根际微环境的微生物多样性及理化性质分析[J].环境科学,2020,41(3):1449-1455.
Zhao Jiao, Xie Huijun, Zhang Jian. Microbial diversity and physicochemical properties of rhizosphere microenvironment in saline-alkali soils of the Yellow River delta [J]. Environmental Science, 2020,41(3):1449-1455.

[11] Fan Miaochun, Li Jiajia, Luan Xiaobo, et al. Biogeographical patterns of rhizosphere microbial communities in *Robinia pseudoacacia* forests along a north-south transect in the Loess Plateau [J]. Geoderma, 2023, 435:116516.

[12] Mao Peili, Guo Longmei, Cao Banghua, et al. Effects of groundwater mineralization and groundwater depth on eco-physiological characteristics of *Robinia pseudoacacia* L. in the Yellow River delta, China [J]. Forests, 2022,13(6):915.

[13] White T J, Bruns T, Lee S, et al. Amplification and Direct Sequencing of Fungal Ribosomal RNA Genes for Phylogenetics [M] //Innis M A, Gelfand D H, Sninsky J J, et al. Pcr Protocols. San Diego: Academic Press, 1990:315-322.

[14] Bolyen E, Rideout J R, Dillon M R, et al. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2 [J]. Nature Biotechnology, 2019,37(8):852-857.

[15] Callahan B J, McMurdie P J, Rosen M J, et al. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data [J]. Nature Methods, 2016,13(7):581-583.

[16] Greenacre M, Groenen P J F, Hastie T, et al. Principal component analysis [J]. Nature Reviews Methods Primers, 2022,2:100.

[17] Jupke J F, Schäfer R B. Should ecologists prefer model-over distance-based multivariate methods? [J]. Ecology and Evolution, 2020,10(5):2417-2435.

[18] Muneer M A, Hou Wei, Li Jian, et al. Soil pH: a key edaphic factor regulating distribution and functions of bacterial community along vertical soil profiles in red soil of pomelo orchard [J]. BMC Microbiology, 2022, 22(1):38.

[19] Philippot L, Chenu C, Kappler A, et al. The interplay between microbial communities and soil properties [J]. Nature Reviews Microbiology, 2024,22(4):226-239.

[20] Qiu Liping, Zhang Xingchang, Cheng Jimin, et al. Effects of black locust (*Robinia pseudoacacia*) on soil properties in the loessial gully region of the Loess Plateau, China [J]. Plant and Soil, 2010,332(1):207-217.

[21] 陈静潇,马梓文,肖蓉,等.生态补水对黄河三角洲盐沼地土壤微生物群落分布特征的影响[J].北京师范大学学报(自然科学版),2018,54(1):32-41.
Chen Jingxiao, Ma Ziwen, Xiao Rong, et al. Distribu-

tion of soil microbial community in natural salt marshes and restored salt marshes in the Yellow River delta [J]. Journal of Beijing Normal University (Natural Science), 2018,54(1):32-41.

[22] 刘艳丽,李成亮,高明秀,等.不同土地利用方式对黄河三角洲土壤物理特性的影响[J].生态学报,2015,35(15):5183-5190.
Liu Yanli, Li Chengliang, Gao Mingxiu, et al. Effect of different land-use patterns on physical characteristics of the soil in the Yellow River delta region [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015,35(15):5183-5190.

[23] 解璐萌,张英虎,张明祥,等.黄河三角洲刺槐群落土壤优先流及养分分布特征[J].生态学报,2021,41(19):7713-7724.
Xie Lumeng, Zhang Yinghu, Zhang Mingxiang, et al. Soil preferential flow and nutrient distribution of *Robinia pseudoacacia* Linn. community in Yellow River delta [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021,41(19):7713-7724.

[24] 王笛,马风云,姚秀粉,等.黄河三角洲退化湿地土壤养分、微生物与土壤酶特性及其关系分析[J].中国水土保持科学,2012,10(5):94-98.
Wang Di, Ma Fengyun, Yao Xiufen, et al.Properties of soil microbes, nutrients and soil enzyme activities and their relationship in a degraded wetland of Yellow River delta [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2012,10(5):94-98.

[25] Escobar Diaz P A, Gil O J A, Barbosa C H, et al. *Aspergillus* spp.and *Bacillus* spp.as growth promoters in cotton plants under greenhouse conditions [J]. Frontiers in Sustainable Food Systems, 2021,5:709267.

[26] Li Yonghua, Li Xinghong, Zhang Wei, et al. Belowground microbiota analysis indicates that *Fusarium* spp. exacerbate grapevine trunk disease [J]. Environmental Microbiome, 2023,18(1):29.

[27] Ekwomadu T I, Mwanza M. *Fusarium* fungi pathogens, identification, adverse effects, disease management, and global food security: A review of the latest research [J]. Agriculture, 2023,13(9):1810.

[28] Kudjordjie E N, Hooshmand K, Sapkota R, et al. *Fusarium oxysporum* disrupts microbiome-metabolome networks in *Arabidopsis thaliana* roots [J]. Microbiology Spectrum, 2022,10(4):1226.

[29] 向立刚,郭华,周浩,等.健康与感染青枯病烟株根际土壤与茎秆真菌群落结构与多样性[J].植物保护,2020,46(1):189-196.
Xiang Ligang, Guo Hua, Zhou Hao, et al. Fungal community structure and diversity of the rhizosphere soil and stems of healthy and diseased tobacco plants infected with bacterial wilt [J]. Plant Protection, 2020,46(1):189-196.

[30] 李永涛,王振猛,杨庆山,等.黄河三角洲柽柳人工林土壤微生物群落结构及多样性分析[J].中南林业科技大学学报,2024,44(9):80-93.
Li Yongtao, Wang Zhenmeng, Yang Qingshan, et al. Soil microbial community structure and diversity in *Tamarix chinensis* plantations in the Yellow River delta [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2024,44(9):80-93.

[31] 孙佳,夏江宝,苏丽,等.黄河三角洲盐碱地不同植被模式的土壤改良效应[J].应用生态学报,2020,31(4):1323-1332.
Sun Jia, Xia Jiangbao, Su Li, et al. Soil amelioration of different vegetation types in saline-alkali land of the Yellow River delta, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020,31(4):1323-1332.

[32] Xiong Ruonan, He Xinhua, Gao Nan, et al. Soil pH amendment alters the abundance, diversity, and composition of microbial communities in two contrasting agricultural soils [J]. Microbiology Spectrum, 2024,12(8):4165.

[33] Zhang Guangliang, Bai Junhong, Tebbe C C, et al. Salinity controls soil microbial community structure and function in coastal estuarine wetlands [J]. Environmental Microbiology, 2021,23(2):1020-1037.