

DOI: 10.11766/trxb202206210271

屠嘉莹, 金文豪, 盛卫星, 邢佳佳, 彭丽媛, 陈俊辉, 徐秋芳, 秦华. 林分改变驱动的优势菌根真菌类型变化影响土壤有机碳积累[J]. 土壤学报, 2024, 61 (1): 223–234.

TU Jiaying, JIN Wenhao, SHENG Weixing, XING Jiajia, PENG Liyuan, CHEN Junhui, XU Qiufang, QIN Hua. The Change in Dominant Mycorrhizal Fungi Type Induced by Stand Transformation Affects Soil Organic Carbon Accumulation[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61 (1): 223–234.

林分改变驱动的优势菌根真菌类型变化影响土壤有机碳积累*

屠嘉莹¹, 金文豪¹, 盛卫星², 邢佳佳¹, 彭丽媛¹, 陈俊辉¹, 徐秋芳¹,
秦 华¹

(1. 浙江农林大学省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江农林大学环境与资源学院, 杭州 311300; 2. 浙江省建德市林业局, 浙江建德 311600)

摘 要: 马尾松林 (*Pinus massoniana* Lamb.) 是典型的外生菌根 (ectomycorrhiza, ECM) 优势林, 但是近年来受到松材线虫病的影响, 生态服务功能下降, 逐渐被丛枝菌根 (arbuscular mycorrhiza, AM) 占优势的阔叶林所替代, 但亚热带地区马尾松林转变为阔叶林过程中, 优势菌根类型的改变对土壤有机碳积累的影响仍不清楚。以建德市马尾松林和阔叶林为研究对象, 通过高效液相色谱和中性脂肪酸、磷脂脂肪酸等技术, 测定优势菌根真菌生物量、球囊霉素相关土壤蛋白 (GRSP) 含量以及土壤胞外酶活性和微生物群落特征。结果表明: AM 真菌占优势的阔叶林 (AMD) 取代 ECM 真菌占优势的马尾松林 (ECMD), 土壤有机碳显著提高了 36.81%, 微生物碳利用效率 (CUE) 显著提高了 53.85%, AM 真菌生物量提高了 25.57%, ECM 真菌生物量下降 45.04%, 并且 ECM 真菌占优势的马尾松林受到更严重的氮限制。磷脂脂肪酸分析显示, 相比于 AM 真菌占优势的阔叶林, ECM 真菌占优势的马尾松林革兰氏阳性细菌 (G^+) 以及革兰氏阳性与阴性细菌之比 (G^+/G^-) 分别显著下降了 21.47% 和 6.46%。冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 结果表明, AM 真菌占优势和 ECM 真菌占优势的森林之间土壤微生物群落结构存在显著差异 ($P < 0.05$), 其中 AM 真菌生物量和土壤有机碳与微生物群落结构变异显著相关。GRSP 含量下降以及不同类型菌根真菌招募微生物类群不同是导致 ECM 真菌占优势森林土壤有机碳下降的重要原因。因此, 亚热带地区马尾松林被阔叶林替代后增加森林土壤有机碳含量, 提高森林碳汇功能。

关键词: 丛枝菌根真菌; 外生菌根真菌; 有机碳; 磷脂脂肪酸; 麦角固醇; 微生物策略

中图分类号: S714.3 文献标志码: A

The Change in Dominant Mycorrhizal Fungi Type Induced by Stand Transformation Affects Soil Organic Carbon Accumulation

TU Jiaying¹, JIN Wenhao¹, SHENG Weixing², XING Jiajia¹, PENG Liyuan¹, CHEN Junhui¹, XU Qiufang¹, QIN Hua¹

* 国家自然科学基金项目 (31971631, 41977083) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 31971631 and 41977083)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: qinhua@zafu.edu.cn

作者简介: 屠嘉莹 (1997—), 女, 浙江湖州人, 硕士研究生, 从事土壤生物与生态功能调控研究。E-mail: 2020103012021@stu.zafu.edu.cn

收稿日期: 2022-06-21; 收到修改稿日期: 2022-08-01; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2022-09-23

(1. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, College of Environment and Resources, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China; 2. Jiande Forestry Bureau of Zhejiang, Jiande 311600, China)

Abstract: 【Objective】 Masson pine forest (*Pinus massoniana* Lamb.) is a typical ectomycorrhizal (ECM) dominant forest. However, in recent years, the ecological service function of the Masson pine forest decreased due to pine wood nematode disease, and the Masson pine forest was gradually replaced by an *Arbuscular mycorrhizal* (AM) dominant broadleaved forest. However, it remains unclear what influence could be exerted by the changes of dominant mycorrhizal types on soil organic carbon accumulation during the conversion of Masson pine forest to broadleaf forest in the subtropical region. 【Method】 In this study, the biomass of ECM fungi and AM fungi were determined by high-performance liquid chromatography (HPLC) and neutral lipid fatty acids (NLFA), respectively. At the same time, phospholipid fatty acids (PLFAs) technology was used to study the characteristics of the microbial community. The content of glomalin-related soil protein (GRSP) and the activities of soil extracellular enzymes was also determined in Masson pine and broadleaved forests in Jiande County, Zhejiang Province. 【Result】 The results showed that: AM fungi-dominated (AMD) broadleaved forest replaced ECM fungi-dominated (ECMD) Masson pine forest, soil organic carbon in AM fungi dominated broadleaved forest was significantly enhanced by 36.81%, microbial carbon use efficiency (CUE) significantly increased by 53.85%, and AM fungal biomass significantly increased by 25.57%. Moreover, compared with ECM fungi-dominated forests, the biomass of ECM fungi in AM fungi-dominated forests decreased significantly by 45.04%. The Masson pine forest, which was dominated by ECM fungi, was subjected to more severe microbial nitrogen limitation. Phospholipid fatty acids analysis showed that the gram-positive bacteria (G^+) and the ratio of gram-positive bacteria to gram-negative bacteria (G^+/G^-) in Masson pine forest dominated by ECM fungi compared with the broadleaved forest dominated by AM fungi were significantly decreased by 21.47% and 6.46%, respectively. Redundancy analysis (RDA) results showed that there were significant differences in microbial community structure between forests dominated by AM fungi and ECM fungi ($P<0.05$), in which AM fungal biomass ($R^2=0.48$, $P=0.002$) and soil organic carbon content ($R^2=0.47$, $P=0.003$) were significantly correlated with the variation of microbial community structure ($P<0.05$). 【Conclusion】 The decrease of GRSP and the different recruit of microbial groups by different mycorrhizal fungi types were important reasons for the reduction of soil organic carbon content in forests dominated by ECM fungi compared to AM fungi dominated forests. Therefore, the substitution of broadleaved forest for Masson pine forest in the subtropical region increased the content of forest soil organic carbon and improved the function of the forest carbon sink.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi; Ectomycorrhizal fungi; Soil organic carbon; Phospholipid fatty acids; Ergosterol; Microbial strategy

植物与菌根真菌形成的互惠共生体对维持陆地生态系统功能具有重要作用^[1]。在菌根类型中,丛枝菌根 (arbuscular mycorrhiza, AM) 和外生菌根 (ectomycorrhiza, ECM) 具有最高的物种多样性和最广的地理分布,全球约 80%的植物能与 AM 或 ECM 真菌形成共生关系^[2]。菌根真菌帮助宿主植物吸收土壤中的矿质养分,作为回报,宿主植物将 3%~20%的光合产物分配给菌根真菌,因此菌根真菌是土壤碳 (C) 循环的重要环节^[1, 3]。马尾松林 (*Pinus massoniana* Lamb.) 属于松科,是松属乔木,广泛分布于中国南部与东南部,种植面积超过 200 万 hm^2 ^[4],马尾松林通常倾向于与 ECM 真菌共生,

是典型的 ECM 真菌占优势的森林。但是近年来,马尾松林的松材线虫病日益严重,林分生产力下降,森林生态系统服务功能低下,致使人们不得不砍伐马尾松林,以 AM 真菌占优势的阔叶林替代马尾松林。在森林替代过程中,与树木共生的菌根真菌类型发生了明显改变,AM 真菌和 ECM 真菌在生理特点和代谢功能上不同^[5],因此,菌根真菌类型的改变如何对土壤碳循环产生深远影响仍不清楚。

不同菌根真菌优势森林导致土壤碳循环存在差异的直接因素可能是菌丝生物量和宿主植物的凋落物质量^[6]的不同,而优势菌根真菌间接刺激土壤胞外酶活性也会对土壤碳循环产生影响^[5]。菌根真菌

的菌丝作为土壤中重要的碳源, 其生物量的大小影响土壤有机碳的含量, 而有研究表明 ECM 根外真菌的菌丝生物量是 AM 真菌的 10 倍以上^[7]。ECM 真菌的菌丝贡献了总微生物生物量碳的 32%^[8], 并贡献了地下碳库总输入量的 50%~60%^[9]。虽然 AM 真菌根外菌丝数量少, 但其周转速率(平均 5~6 d)相比于 ECM 菌丝(平均 11 个月)较快^[10], 因此两者生物量对土壤有机质积累的贡献尚不清楚。一般而言, ECM 真菌优势森林凋落物质量较低, 土壤中氮(N)限制严重, 土壤碳氮比相对较高, ECM 真菌与腐生微生物竞争氮素, 因此凋落物分解较慢, 损失较少, 所以 ECM 真菌占优势森林中的有机碳多以半分解凋落物形式积累^[11]。此外, 菌根真菌通过刺激土壤微生物产生酶, 从而分解土壤中的有机质, 并且菌根真菌可改变微生物 C、N、P 获取酶的比值。Cheeke 等^[5]研究发现, 随着 ECM 树种的占比增加, 土壤 C、N 获取酶的比值和 C、P 获取酶的比值均逐渐减小, 表明在 ECM 真菌占主导的森林中 N、P 获取酶活性增加。目前, 关于菌根真菌与土壤碳循环的研究较多, 但是多数研究的森林纬度差异较大, 位于不同的气候带^[12], 关于亚热带同一地区 AM 真菌占优势和 ECM 真菌占优势森林将如何影响土壤有机碳循环及其驱动因素尚不清楚。

本研究以中国亚热带典型次生林为对象, 以空间代替时间, 通过野外菌根调查确定 AM 和 ECM 优势树种, 测定土壤有机碳含量、优势菌根真菌生物量、球囊霉素相关土壤蛋白(GRSP)、土壤微生物群落结构以及生物量, 进而探讨不同菌根真菌类型对土壤碳循环的影响及其可能的作用机制。本文提出假设, 在亚热带地区, ECM 真菌占优势的马尾松林逐渐转变为以 AM 真菌占优势的阔叶林过程中, 可能会由于菌根真菌生物量减少和凋落物质量提高从而导致土壤碳储量下降。研究结果可为评估阔叶林替代马尾松林的生态风险以及在“双碳”背景下科学管理亚热带次生林提供理论指导和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 试验样地概况

试验样地位于浙江省建德市杨村桥镇十里埠

村、白云亭以及玉泉寺后山(29°54' N~29°58' N, 119°43' E~119°48' E), 位于浙江省西部, 该地温暖湿润, 四季分明, 雨热同期, 属于亚热带北缘季风区, 年平均气温为 17.4℃, 年均总降水量为 1 600 mm, 年均日照总时数为 1 760 h, 土壤类型为红壤, 植被类型主要有常绿阔叶林、落叶阔叶林、针叶林以及针阔混交林。本实验选择季风常绿阔叶林演替过程中的初级和终级阶段, 分别为典型的马尾松林和阔叶林。

阔叶林的主要树种有连蕊茶(*Camellia cuspidata* (Kochs)), 白栎(*Quercus fabri* Hance), 枫香(*Liquidambar formosana* Hance), 栲树(*Castanopsis fargesii* Franch)以及芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)等蕨类植物。马尾松林下植被主要是芒萁(*D. dichotoma*)等蕨类植物。

1.2 试验设计

于 2021 年 8 月在建德市杨村桥镇十里埠村、白云亭以及玉泉寺后山分别建立一个样地(200 m × 200 m), 三个样地之间分别间隔 5~8 km, 森林面积共计 10 hm²左右, 每个样地包括相互接壤的马尾松林和阔叶林, 代表不同菌根占优势的森林。根据当地林业局记录的信息, 所选阔叶林的地点原本均生长马尾松, 在 20~25 年前砍伐后以阔叶林替代。在马尾松林和阔叶林分别选择 4 个样方(10 m × 10 m), 3 个样地共计 24 个样方, 每个样方之间距离为 20 m 以上, 利用五点取样法采集该样方内 0~20 cm 表层土壤, 每个取样点面积约为 50 cm × 50 cm, 采集 1 kg 左右的土壤, 混合均匀, 保存于自封袋中置于冰盒内带回实验室进行分析。将土壤过 2 mm 筛后, 分为三份, 大约 50 g 土壤冷冻干燥后保存于-80℃冰箱中, 用于微生物分析; 另外大约 50 g 土壤保存于 4℃冰箱中, 在一周内完成土壤铵态氮、硝态氮以及土壤酶活性测定; 其余土壤在阴凉处风干, 用于土壤理化性质测定。

1.3 土壤基本理化性质分析

土壤理化分析参考鲁如坤的《土壤农业化学分析方法》^[13]。土壤 pH 采用水土比 1:2.5 微电极法测定; 土壤有机质(SOC)采用重铬酸钾-浓硫酸外加热法测定; 土壤全氮采用凯氏定氮法测定; 土壤硝态氮和铵态氮分别采用氯化钾浸提—紫外分光光度法和氯化钾浸提—靛酚蓝比色法测定; 土壤有效

磷采用盐酸氟化铵浸提—钼锑抗比色法测定；土壤速效钾采用乙酸铵浸提—火焰光度计法测定；土壤微生物生物量碳氮采用硫酸钾浸提—氯仿熏蒸提取法，未熏蒸的对照土壤中的碳氮浓度作为土壤可溶性有机碳（DOC）和可溶性总氮（TDN）^[14]。

1.4 土壤酶活性和土壤微生物碳利用效率（CUE）的计算

测定 5 种土壤酶活性：与微生物碳获取相关的 β -葡萄糖苷酶（BG）、 β -纤维二糖苷酶（CEL），与微生物氮获取相关的 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶（NAG）、亮氨酸氨基肽酶（LEU）以及和微生物磷获取相关的酸性磷酸酶（PHOS）。土壤酶活性测定参照 Chen 等^[15]荧光微孔板检测法，称取 2 g 鲜土于离心管中，加入 30 mL pH 为 5.0 的乙酸钠缓冲液，在 25℃、180 r·min⁻¹ 的振荡机上振荡 30 min，用磁力搅拌器搅拌 1 min，吸取 200 μ L 土壤悬液于 96 孔板中，立即加入底物，于 25℃ 黑暗条件培养 3 h，在 365 nm 激发波长和 450 nm 发射波长下进行荧光定量，计算酶活性。5 种酶活性的单位均为 nmol·g⁻¹·h⁻¹。

土壤微生物碳利用效率（CUE）是基于碳氮的生态化学计量比^[16]，计算公式如下：

$$CUE = CUE_{\max} [S_{C:N} / (S_{C:N} + K_N)] \quad (1)$$

$$S_{C:N} = (1/EEA_{C:N}) (B_{C:N} / R_{DOC:TDN}) \quad (2)$$

式中， K_N 为半饱和常数， $K_N=0.5$ ； $CUE_{\max}$ 为微生物生长效率的上限，设置为 0.6； $S_{C:N}$ 为一个标量，代表酶活性的分配抵消可用资源的元素组成和微生物生物量组成之间差异的程度； $EEA_{C:N}$ 为碳氮获取酶活性比，用 $(BG+CEL) / (LEU+NAG)$ 表示； $B_{C:N}$ 为微生物生物量碳（MBC）与微生物生物量氮（MBN）之比； $R_{DOC:TDN}$ 为微生物可溶性有机碳（DOC）与可溶性总氮（TDN）之比。

土壤向量角（VA, vector angle）和向量长度（VL, vector length）计算公式^[16]如下：

$$VA / ^\circ = \text{Degrees} (\text{ATAN2} (x, y)) \quad (3)$$

$$VL = \sqrt{x^2 + y^2} \quad (4)$$

式中，Degrees 为将弧度转换成角度函数，ATAN2

表示将根据给定的 x 轴及 y 轴坐标，返回正切值。 x 为碳磷获取酶的比值， y 为碳氮获取酶的比值， x 用 $(BG+CEL) / (BG+CEL+PHOS)$ 表示， y 用 $(BG+CEL) / (BG+CEL+NAG+LEU)$ 表示。土壤向量角表示微生物受到相对氮或磷限制，向量角越大，受到磷限制越大，向量角越小，受到氮限制更强；向量长度越大表示微生物受到碳限制越大。

1.5 土壤球囊霉素相关土壤蛋白（glomalin-related soil protein, GRSP）和麦角固醇测定

球囊霉素相关土壤蛋白分为易提取球囊霉素相关土壤蛋白（EE-GRSP）和难提取球囊霉素相关土壤蛋白^[17]，两者之和为总球囊霉素相关土壤蛋白（T-GRSP），本试验测定了 EE-GRSP 和 T-GRSP 含量。称取 1 g 土壤，用柠檬酸钠溶液提取 EE-GRSP 和 T-GRSP，EE-GRSP 在高温高压下提取一次，T-GRSP 多次提取，直至浸提液无色透明。以牛血清蛋白为标线，采用考马斯亮蓝法显色，在分光光度计（722S，上海菁华）上测定。

根据 Awad 等^[18]使用的方法，首先测定鲜土中的麦角固醇含量，然后称取 30 g 鲜土于塑料瓶中，将其置于 25℃、恒定湿度的生物培养箱中培养 5 个月，在此期间，外生菌根真菌死亡，5 个月后再测定土壤中的麦角固醇含量，外生菌根真菌生物量即为培养前的麦角固醇含量减去培养后的麦角固醇含量。麦角固醇提取与测定参考曹梦等^[19]的 QuEChERS-HPLC 法。称取鲜土 4.0 g，加入 4 mL 色谱级甲醇，涡旋振荡后离心，吸取上清液于 2 mL 装有 50 mg N-丙基-乙二胺键合硅胶（PSA）和 100 mg 无水 $MgSO_4$ 的离心管中，涡旋后离心，取上清液过 0.22 μ m 有机系滤膜，采用液相色谱法上机测定，同时制作麦角固醇的标准曲线。使用的色谱柱为 Agilent HC-C18（250 mm $\times$ 4.6 mm，5 μ m），以色谱级甲醇为流动相，流速为 1 mL·min⁻¹，进样量为 20 μ L，柱温 25℃，波长为 280 nm。

1.6 磷脂脂肪酸（phospholipid fatty acids, PLFAs）和中性脂肪酸（neutral lipid fatty acid, NLFA）分析

脂肪酸提取采用 23 mL 氯仿：甲醇：柠檬酸盐缓冲液（体积比 1：2：0.8）的单相萃取物从 8 g 冻干土中提取 2 h。利用硅胶柱从中性脂和糖脂中分离出磷脂^[20]，用氯仿和丙酮洗脱中性脂和糖脂，

用甲醇洗脱极性脂。利用 1 mL 0.2 mol·L⁻¹ 的甲醇-KOH 和 1 mL 甲醇: 甲苯 (体积比 1:1) 将磷脂甲基化为游离脂肪酸甲酯 (FAMES), 以 19:0 磷脂酰胆碱作为内标物在气相色谱仪上采用 MIDI 全自动微生物鉴定系统进行分析。进样量为 2 μL, 初始温度 170℃, 以 2℃·min⁻¹ 在 4 mL·min⁻¹ 流速下升温至 260℃。

磷脂脂肪酸一般被用来测定微生物群落结构和组成^[15], 土壤 PLFAs 提取物使用气相色谱仪 (Agilent 6850, Agilent, 美国) 进行鉴定。脂肪酸按照 Zak 等^[21]的方法进行命名和分类。i14: 0、i15: 0、a15: 0、i16: 0、a16: 0、i17: 0、a17: 0 为革兰氏阳性菌; cy17: 0、cy19: 0、16: 1ω7c、17: 1ω8c、18: 1ω7c 为革兰氏阴性菌; 18: 1ω9c 和 18: 2ω6c 为真菌; 10Me16: 0、10Me17: 0 以及 10Me18: 0 为放线菌。研究表明, PLFA 16: 1ω5 并非 AM 真菌特有, 在细菌中也会存在, 从而导致高估 AM 真菌生物量, 而 NLFA 16: 1ω5 相对于 PLFA 16: 1ω5 而言在 AM 真菌中具有更高的特异性^[22], 因此本研究采用 NLFA 16: 1ω5 表征 AM 真菌生物量。

1.7 数据分析

采用独立样本 T 检验分析上述各个指标在 ECM 真菌占优势森林和 AM 真菌占优势森林之间的差异性, 采用皮尔森 (Pearson) 相关性分析了土壤 T-GRSP 与 SOC 的相关关系、AM 真菌生物量与 T-GRSP 和 EE-GRSP 的相关关系以及 MBC、G⁺/G⁻、CUE 与 ECM/AM 的相关关系, 运用 SPSS 21.0 软件进行分析。决策曲线分析 (DCA) 是一种模型评

价方法, 根据 DCA 分析得出结果中的第一轴小于 3, 因此采用 R 语言 vegan 包对不同优势菌根类型森林土壤微生物群落结构进行冗余分析 (redundancy analysis, RDA), 并使用置换多元方差分析 (permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA) 来解析两种真菌群落组成和结构的差异性。

2 结 果

2.1 不同优势菌根类型森林土壤养分含量

ECM 真菌占优势的森林土壤与 AM 真菌占优势的森林土壤理化性质存在差异 (表 1)。AM 真菌占优势森林土壤有机碳 (SOC)、速效钾 (AK)、全氮 (TN) 显著高于 ECM 占优势森林, 而铵态氮 (NH₄⁺-N) 含量显著低于 ECM 真菌占优势森林 ($P < 0.05$)。

2.2 GRSP 含量和菌根真菌生物量

两种不同菌根真菌占优势的森林土壤的 GRSP 含量和菌根真菌生物量均存在显著差异 (图 1)。AM 真菌占优势森林的 EE-GRSP 和 T-GRSP 相较于 ECM 真菌占优势森林均显著增加 ($P < 0.05$), 分别提高了 31.09% 和 23.94%。

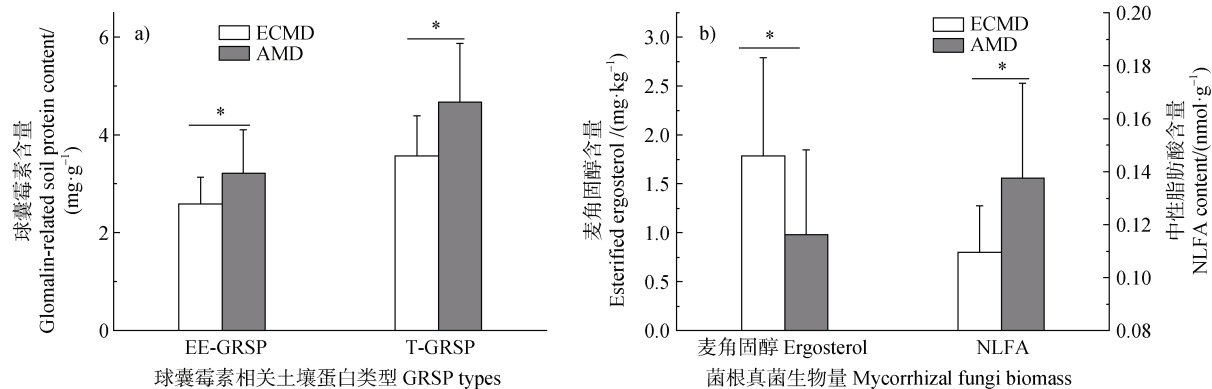
麦角固醇含量以及中性脂肪酸 (NLFA) 16: 1ω5c 含量, 分别用来表征 ECM 真菌的生物量和 AM 真菌的生物量。外生菌根真菌生物量在 ECM 真菌占优势森林显著高于 AM 真菌占优势森林 ($P < 0.05$), 而 NLFA 则呈现相反的趋势, 为 ECM 真菌占优势森林显著低于 AM 真菌占优势森林 ($P < 0.05$) (图 1b)。

表 1 不同优势菌根类型森林土壤理化性质

Table 1 Soil physicochemical properties of two forests dominated by different mycorrhizal fungi

森林类型 Forest type	pH (H ₂ O)	SOC /(g·kg ⁻¹)	AP/(mg·kg ⁻¹)	AK/ (mg·kg ⁻¹)	NO ₃ ⁻ -N /(mg·kg ⁻¹)	NH ₄ ⁺ -N /(mg·kg ⁻¹)	TN /(g·kg ⁻¹)
ECMD	4.17±0.31	20.32±7.88*	1.08±0.48	69.83±12.38*	3.35±2.34	15.07±2.50	1.32±0.44*
AMD	4.32±0.35	27.80±5.98	1.11±0.37	82.42±16.11	3.26±1.74	12.14±3.10*	1.71±0.50

注: SOC, 土壤有机碳; AP, 有效磷; AK, 速效钾; NO₃⁻-N, 土壤硝态氮; NH₄⁺-N, 土壤铵态氮; TN: 全氮; ECMD 表示外生菌根真菌占优势的森林, AMD 表示丛枝菌根真菌占优势的森林; *表示同一指标两种森林类型间在 0.05 水平上具有显著性差异 ($P < 0.05$)。下同。Note: SOC, soil organic carbon; AP, available phosphorus; AK, available potassium; NO₃⁻-N, soil nitrate nitrogen; NH₄⁺-N, soil ammonium nitrogen; TN, total nitrogen; ECMD is the forest in which ectomycorrhizal fungi dominated, and AMD is the forest in which arbuscular mycorrhizal fungi dominated; * represent significant differences between the two forest types at the 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below.



注: EE-GRSP, 易提取球囊霉素相关土壤蛋白; T-GRSP, 总球囊霉素相关土壤蛋白; NLFA, 中性脂肪酸, 表示 AM 真菌生物量; *表示同一指标两种森林类型间在 0.05 水平上具有显著性差异 ($P<0.05$)。下同。Note: EE-GRSP, easily extractable glomalin-related soil protein; T-GRSP, total glomalin-related soil protein; NLFA, neutral lipid fatty acids, represents AM fungal biomass; * represent significant differences between the two forest types at the 0.05 level ($P<0.05$). The same as below.

图 1 不同菌根真菌类型森林土壤球囊霉素相关土壤蛋白 (a) 和菌根真菌生物量 (b)

Fig. 1 The glomalin-related soil protein (a) and mycorrhizal fungi biomass (b) in forest soil of different mycorrhizal fungi types

2.3 土壤胞外酶活性和土壤微生物生物量碳

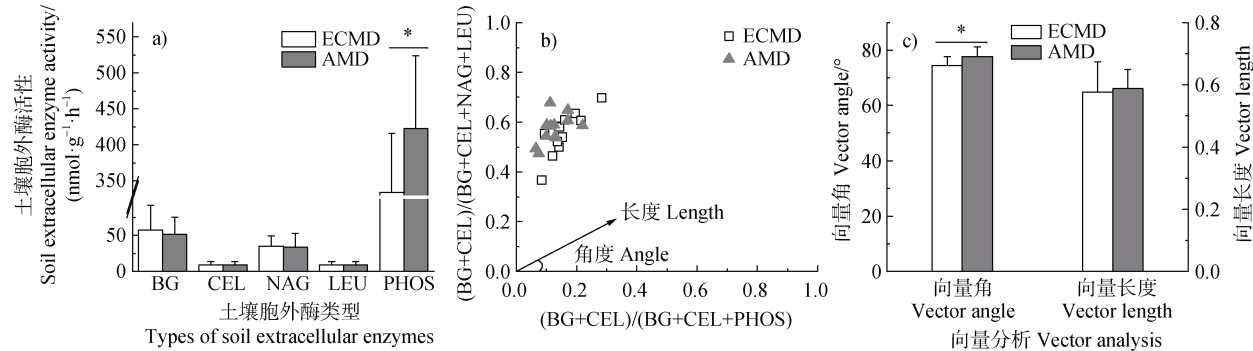
土壤碳氮循环相关酶活性在不同类型菌根真菌占优势的森林中无显著差异 ($P>0.05$), 而酸性磷酸酶活性在 AM 真菌占优势森林土壤中显著高于 ECM 真菌占优势森林 ($P<0.05$)。向量分析发现, 两种不同类型菌根优势林的向量角均大于 45° , 但是 ECM 真菌占优势森林的向量角显著低于 AM 真菌占优势森林 ($P<0.05$), 向量长度在两种不同优势菌根森林中无显著差异 (图 2c)。

AM 真菌占优势森林的土壤微生物生物量碳 (MBC)、微生物生物量碳氮的比 (MBC: MBN) 以

及微生物碳利用效率 (CUE) 显著高于 ECM 真菌占优势森林 (表 2), 并且分别提高了 64.40%、104% 以及 53.85%。土壤碳氮比在两种不同类型菌根真菌森林中无显著差异 ($P>0.05$)。

2.4 不同菌根真菌优势森林的微生物群落结构和组成

通过 PLFAs 测定土壤中微生物群落结构及其生物量 (图 3)。土壤中真菌总生物量 (fungi)、细菌总生物量 (bacteria) 以及总微生物生物量 (total mass) 在两种不同类型优势菌根森林中无显著差异, 但是在 AM 真菌优势林中呈现出更高的趋势 (图 3a)。AM 真



注: BG, β -葡萄糖苷酶; CEL, β -纤维二糖苷酶; NAG, β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶; LEU, 亮氨酸氨基肽酶; PHOS 酸性磷酸酶。下同。Note: BG, β -glucosidase; NAG, N-Acetyl-glucosaminidase; LEU, L-leucine aminopeptidase; PHOS, acid phosphatase. The same as below.

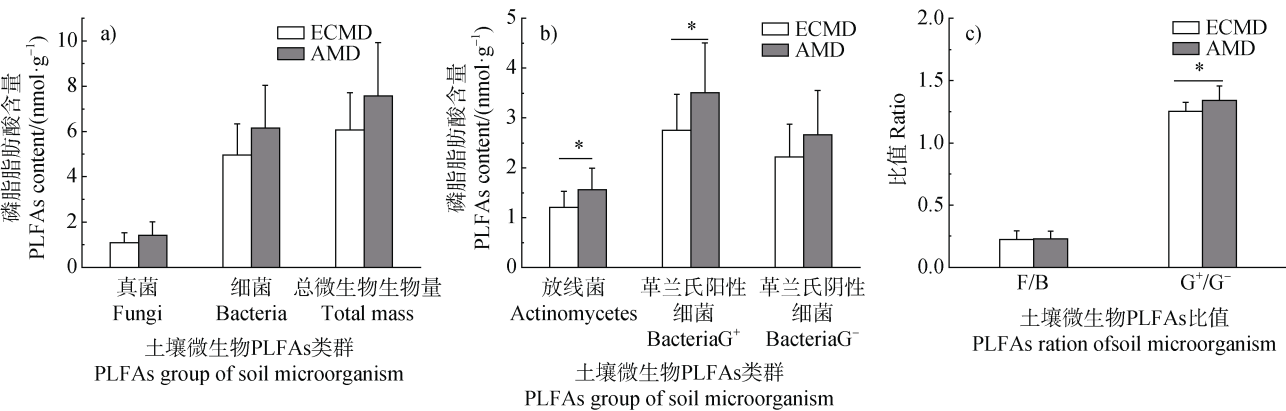
图 2 不同菌根真菌类型森林土壤酶活性 (a)、C/N 获取与 C/P 获取相对比例的胞外酶化学计量学 (b)、向量角和向量长度 (c)

Fig. 2 Enzyme activity (a), the extracellular enzyme stoichiometry of the relative proportions of C to N acquisition versus C to P acquisition (b), vector angle and vector length (c) of forest soil in different mycorrhizal fungi types

表 2 不同类型菌根真菌森林土壤生态化学计量比

Table 2 Ecological stoichiometry of forest soil of different types of mycorrhizal fungi in forest soil						
森林类型 Forest types	MBC / (mg·kg ⁻¹)	MBC: MBN	R _{DOC: TDN}	EEA _{C: N}	CUE	S _{C: N}
ECMD	231.3±144.8*	5.17±3.55*	31.68±10.55	1.32±0.45	0.13±0.07*	15.89±5.88
AMD	380.3±120.2	10.56±6.79	30.61±8.21	1.38±0.34	0.20±0.09	16.72±2.46

注：MBC，微生物生物量碳；MBC：MBN，微生物生物量碳与微生物生物量氮之比；R_{DOC: TDN}，可溶性有机碳与可溶性总氮之比；EEA_{C: N}，土壤碳获取酶与氮获取酶之比；CUE，微生物碳利用效率；S_{C: N}，土壤碳氮比。下同。Note: MBC, microbial biomass carbon; MBC: MBN, the ratio of microbial biomass carbon to microbial biomass nitrogen; R_{DOC: TDN}, the ratio of dissolved organic carbon to total dissolved nitrogen; EEA_{C: N}, the ratio of soil carbon acquiring enzyme to nitrogen acquiring enzyme; CUE, microbial carbon use efficiency; S_{C: N}, the ratio of soil carbon to nitrogen. The same as below.



注：F/B，真菌与细菌比值；G⁺/G⁻，革兰氏阳性菌与革兰氏阴性菌比值；PLFAs，磷脂脂肪酸。下同。Note: F/B, fungal to bacterial biomass ratio; G⁺/G⁻, Gram-positive bacteria/gram-negative bacteria; PLFAs, phospholipid fatty acids. The same as below.

图 3 不同类型菌根真菌森林土壤真菌、细菌、微生物总量 (a) 和各类群生物量 (b) 及比值 (c)
Fig. 3 Biomass of total of fungi, bacteria, and microorganisms (a) and various groups (b) and the ratio of soil microbial communities (c) in different types of mycorrhizal fungi forest

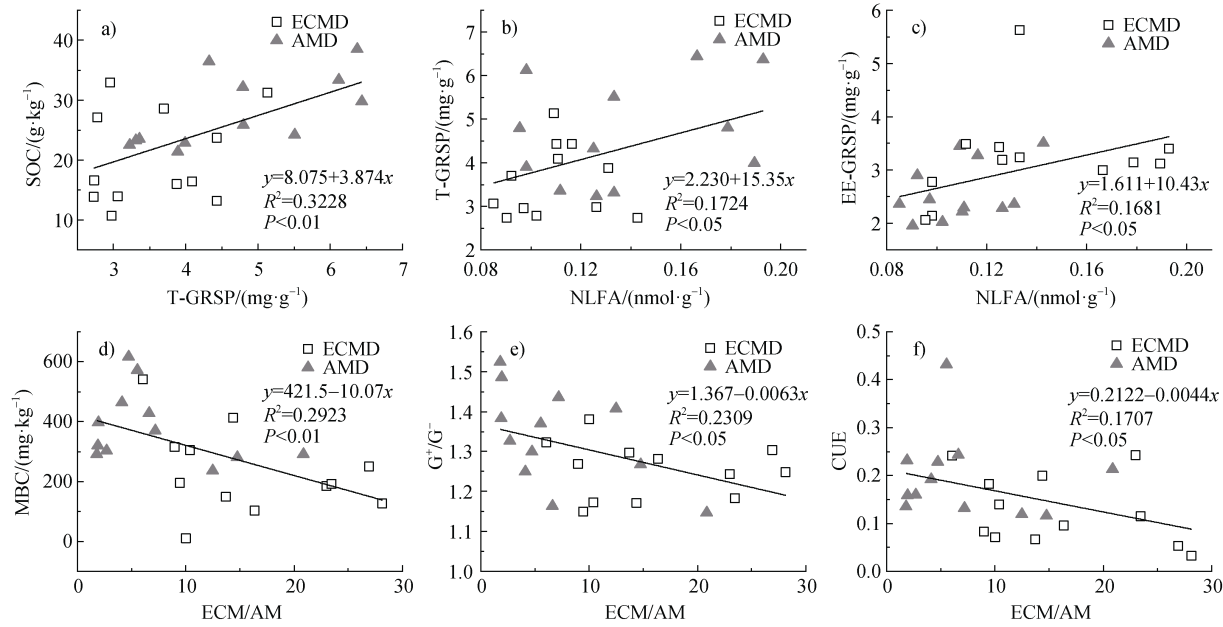
菌占优势森林放线菌 (actinomycetes) 和革兰氏阳性细菌 (G⁺) 显著高于 ECM 真菌占优势森林 (图 3b)。AM 真菌占优势森林土壤中革兰氏阳性菌与革兰氏阴性菌的比 (G⁺/G⁻) 显著高于 ECM 占优势森林 (P<0.05, 图 3c)。

皮尔森相关分析表明，SOC 与 T-GRSP 含量呈显著正相关 (图 4a)，T-GRSP 和 EE-GRSP 均与 AM 真菌生物量呈显著正相关 (图 4b，图 4c)。但是微生物生物量碳 (MBC) (图 4d)、革兰氏阳性菌与阴性菌之比 (G⁺/G⁻) (图 4e) 以及微生物碳利用效率 (CUE) (图 4f) 均与 ECM 和 AM 真菌生物量的比 (ECM/AM) 呈显著负相关 (P<0.05)。

2.5 不同优势菌根真菌森林中微生物群落变异与环境因子的关系

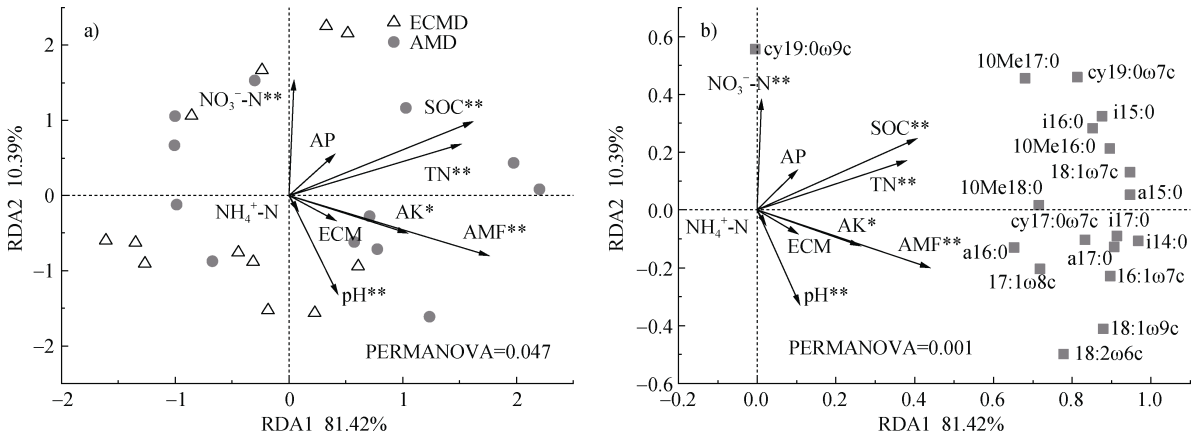
两种优势菌根真菌森林的土壤微生物群落组成

和土壤环境因子的冗余分析结果如图 5 所示。轴 1 (RDA1) 解释了样本中 81.42% 的变异，轴 2 (RDA2) 解释了 10.39% 的变异，两者共解释了 91.81% 的微生物群落结构的变异。根据 PERMANOVA 检验，ECM 真菌占优势森林和 AM 真菌占优势森林的微生物群落组成具有显著性差异 (P<0.05)。由图 5b 可知，cy19: 0ω9c、cy19: 0ω7c、18: 2ω6c、18: 1ω9c 以及 10Me17:0 对群落组成差异贡献较大。在 RDA1 轴上，随着 ECM 真菌占优势转变为 AM 真菌占优势，环境变量与其呈正相关，并且其中 AM 真菌生物量 (R²=0.48、P=0.002)、土壤有机碳 (R²=0.47、P=0.003)、全氮 (R²=0.41、P=0.003 5)、硝态氮 (R²=0.38、P=0.003)、速效钾 (R²=0.29、P=0.03) 以及 pH (R²=0.34、P=0.002) 对微生物群落结构变异具有显著影响。



注: ECM/AM, ECM 真菌生物量与 AM 真菌生物量的比值。下同。Note: ECM/AM, the ratio of ECM fungal biomass to AM fungal biomass. The same as below.

图 4 SOC 与 T-GRSP (a)、GRSP 与 NLFA (b、c) 以及 MBC (d)、G⁺/G⁻ (e) 和 CUE (f) 与 ECM/AM 的相关关系
Fig. 4 Correlation relationships between SOC and T-GRSP (a), GRSP and NLFA (b, c), MBC (d), G⁺/G⁻ (e), CUE (f) and ECM/AM



注: 图中箭头代表环境因子变量; ECM, 外生菌根真菌生物量; AMF, 丛枝菌根真菌生物量; PERMANOVA, 置换多元方差分析。Note: Arrows represented environmental variables; ECM, ECM fungi biomass; AMF, AM fungi biomass; PERMANOVA, permutational multivariate analysis of variance.

图 5 土壤微生物群落与环境因子 (a) 以及 PLFAs 标志物与环境因子 (b) 的冗余分析 (RDA)

Fig. 5 Redundancy analysis (RDA) of soil microbial community and environmental factors (a) and PLFAs markers and environmental factors (b)

3 讨论

3.1 菌根真菌生物量和 GRSP 含量对土壤有机碳的影响

本研究 AM 真菌占优势的森林土壤中的有机碳含量显著高于 ECM 真菌占优势的森林土壤 (表 1),

不符合先验假设, 并且与 Barceló 等^[23]和 Li 等^[24]以及 Lin 等^[25]的研究结果相反, 他们认为 ECM 真菌占优势的森林表层土壤有机碳含量显著高于 AM 真菌占优势的森林。

Awad 等^[18]研究表明, 菌根真菌生物量是土壤碳库重要的来源之一。本试验中 ECM 真菌生物量

(以麦角固醇含量为表征)在马尾松林中的含量更高,而 AM 真菌生物量(以 NLFA16:105 为表征)在阔叶林中较高,因此,本文中马尾松林是以 ECM 真菌占优势的森林,阔叶林是以 AM 真菌占优势的森林。Högberg 和 Högberg^[8]研究表明,在北方森林中,外生菌根真菌菌丝对土壤微生物生物量的贡献可能达到 1/3,并且可能与根系一起产生了土壤中 1/2 的可溶性有机碳。但是本试验中未发现 ECM 真菌生物量与有机碳的相关性,甚至 ECM 真菌生物量的趋势与有机碳相反(表 1,图 1b)。但是 Lindahl 等^[26]的研究结果支持本试验结果,他们对于瑞典北方森林土壤有机表层的碳储量进行测定,发现特定的 ECM 真菌物种—*Cortinarius acutus* s.l.的存在使碳储量降低了 33%。根据现有的理论以及全球分析^[27],ECM 真菌大多是通过与腐生分解者竞争来抑制有机碳分解,而该物种则积极参与有机碳的分解,减少了局部碳储量。Lindahl 等^[26]研究结果还表明,*Cortinarius* 属的其他类群也倾向与有机碳含量呈负相关,因此,ECM 真菌对有机质积累的作用与其群落组成有很大关系。然而本文尚未测定 ECM 真菌群落特征,今后的研究将继续深入探究 ECM 真菌群落对于有机碳的影响。此外,以往 ECM 真菌多数在温带地区,温度限制了凋落物中顽固组分的分解,导致有机质积累^[28],而本研究 ECM 真菌优势林位于亚热带地区,温度不再限制腐生微生物的活性,增强了土壤有机质的分解^[23]。Barceló 等^[23]研究表明温带森林中随着 ECM 真菌丰度增加,土壤 C:N 上升,但在热带地区土壤 C:N 无显著变化。本文研究发现土壤 C:N 在两种不同类型的菌根真菌森林中无显著差异(表 2),与 Barceló 等^[23]的结果类似,这可能是因为 AM 真菌占优势森林与 ECM 真菌优势森林相比,土壤 SOC 和 TN 含量均显著提高,但对土壤 C:N 无明显影响。

AM 真菌菌丝凋亡后输入土壤中的 GRSP 含量是导致 AM 占优势森林土壤有机碳含量高于 ECM 真菌占优势森林的重要影响因素。T-GRSP 和 EE-GRSP 在 AM 真菌优势林显著高于 ECM 真菌优势林。GRSP 是 AM 真菌细胞壁的重要组成成分^[17],因此在大多数情况下,GRSP 含量与 AM 真菌定殖有显著相关性^[20],本研究结果也证实了这一点(图 4c)。研究表明 GRSP 贡献了地下土壤有机碳的 3%~12%^[11],在土壤碳库中有着重要的地位,本研

究结果也表明,GRSP 与土壤有机碳呈显著正相关(图 4a),因此 GRSP 的差异可能是导致两种森林有机碳含量差异的一个重要因素。

3.2 不同类型菌根真菌森林对土壤微生物群落结构的影响

PLFAs 测定显示不同类型菌根真菌占优势森林土壤微生物群落组成和结构具有显著差异(图 5),SOC 含量和 AM 真菌生物量是微生物群落变异的主要影响因素,因此不同类型的菌根真菌可能招募了不同的微生物类群,影响土壤有机质积累和分解过程。本试验结果表明,AM 真菌占优势的森林土壤放线菌生物量相对于 ECM 真菌占优势森林显著增加(图 3b)。放线菌属于 r-策略微生物,与负激发效应相关,更专注于利用植物残体,有利于土壤中 SOC 积累^[29]。相对于 ECM 真菌占优势的森林,AM 真菌占优势森林生态系统具有更高的初级生产力^[11],产生更多凋落物,因此会招募更多的放线菌,从而导致 AM 真菌优势森林 SOC 显著高于 ECM 真菌优势森林。此外,本研究发现相比于 ECM 真菌占优势森林,AM 真菌占优势的森林 G^+ 细菌丰度更高(图 3b),随着 ECM/AM 升高, G^+/G^- 随之下降,两者呈现显著负相关(图 4e),并且土壤有机碳是驱动两种不同类型菌根真菌森林土壤微生物的重要因素(图 5a)。Fanin 等^[30]发现革兰氏阴性菌更多地利用易分解的碳源,而革兰氏阳性菌优先利用更难分解的碳作为微生物碳源,因此 G^+/G^- 可指示土壤碳源可利用性。其次,Mitchell 等^[31]研究表明土壤活性碳库耗尽后,革兰氏阳性菌会显著增加,因此,AM 真菌优势森林中 G^+ 细菌更多,可能是因为它有更多的稳定碳库存在,例如 AM 真菌占优势森林中有大量的 GRSP 积累,这是一种稳定的有机碳,研究表明其分解需要 6~42 年^[11]。 G^+ 细菌包括更多寡营养微生物,相比于许多呼吸速率较快的富营养微生物,寡营养微生物生长缓慢,因此 G^+ 细菌和 G^- 细菌对于碳源利用效率不同^[32]。

本研究表明,ECM 真菌占优势森林的土壤微生物碳利用效率(CUE)显著低于 AM 真菌占优势森林(表 2)。ECM 真菌菌丝直接分泌特异性胞外酶利用有机氮源,微生物受到严重氮限制,分解大量有机质以获得足够氮。ECM 真菌占优势森林中更低 MBC 和向量分析结果均显示 ECM 真菌优势森林中微生物生物量固持的碳更少,以及更强的氮限制

(图 2c)。CUE 是指分配给生长的有机碳与微生物吸收的有机碳的比值, CUE 更高代表微生物生长更有效, 通过呼吸作用排放的 CO_2 较少, 有机碳积累潜力更高, 土壤中积累的有机碳更多^[33]。本研究中, 随着 ECM 真菌生物量与 AM 真菌生物量比值升高, CUE 显著下降(图 4f), 这可能是因为在养分限制情况下, 土壤微生物会被迫分配较多的能量以获取养分, 从而增加其呼吸作用, 降低微生物 CUE^[33], 因此 ECM 真菌占优势森林的 CUE 更低。Hagenbo 等^[34]也有类似的猜测, 他们认为可能是由于 ECM 真菌占优势森林土壤氮有效性降低, 而菌丝为了维持植物的生长, 降低了菌丝的碳利用效率, 因此 ECM 真菌优势森林土壤有机碳含量显著低于 AM 真菌优势森林。此外, 研究表明, 在养分限制的情况下, 宿主植物对于菌根共生体的投入更大, 以活化难分解有机质, 而 ECM 真菌则成为或代替腐生真菌成为分解者, 增强表土有机碳的周转^[22]。本研究表明 ECM 真菌占优势森林中养分有效性较低, ECM 真菌受到氮限制(图 2c), 因此猜测其需要分解更多的有机质获得氮素。Thoms 等^[35]发现土壤碳源多样性与微生物多样性和总量呈正比, 由于 AM 真菌优势林凋落物及根系多样性显著高于 ECM 真菌优势林, 因此推测, AM 真菌优势林的微生物多样性显著高于 ECM 真菌优势林。本研究结果表明, ECM 真菌占优势森林和 AM 真菌占优势森林土壤微生物群落结构具有显著性差异 ($P < 0.05$), 并且 AM 真菌生物量和有机碳含量与其变异显著相关(图 5a)。ECM 真菌占优势的森林土壤放线菌和革兰氏阳性细菌 PLFAs 显著低于 AM 真菌优势林, 其余各类群微生物 PLFAs 也在 ECM 真菌优势林呈现出更低的趋势(图 3b)。有研究^[36]表明, AM 真菌在招募土壤微生物过程中起着重要作用, 对微生物群落的影响甚至超过根系。与本研究之前的推测一致, 不同类型菌根真菌招募的微生物群落差异可能是驱动有机碳含量差异的重要原因。

4 结 论

ECM 真菌占优势森林土壤有机碳含量以及速效钾、全氮含量均显著低于 AM 真菌占优势的森林, 并且两种类型菌根真菌森林的微生物群落存在显著

差异, ECM 真菌占优势森林的微生物各类群生物量相对 AM 真菌优势森林有下降的趋势。本研究证实将 ECM 真菌优势的马尾松林转变为 AM 真菌优势的阔叶林, 可通过 AM 真菌菌丝产生的 GRSP 和招募高 CUE 的微生物群落来提高土壤中有机碳含量。今后的研究可深入探究森林生物量、光合作用强度等对不同林分有机碳的影响, 可更加科学地评估 ECM 真菌优势的马尾松林转变为 AM 真菌优势的阔叶林是否为提高生态系统碳汇功能的有效手段。

参考文献 (References)

- [1] Guo L D, Tian C J. Progress of the function of mycorrhizal fungi in the cycle of carbon and nitrogen[J]. Microbiology China, 2013, 40 (1): 158—171. [郭良栋, 田春杰. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展[J]. 微生物学通报, 2013, 40 (1): 158—171.]
- [2] Anthony M A, Crowther T W, van der Linde S, et al. Forest tree growth is linked to mycorrhizal fungal composition and function across Europe[J]. The ISME Journal, 2022, 16 (5): 1327—1336.
- [3] Ge J F, Yang W Z, Gao X F, et al. Impacts of mycorrhizal symbionts on ammonia-oxidizing microorganisms as affected by management intensity of *Phyllostachys pubescens* forests[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58 (2): 505—513. [葛江飞, 杨为中, 高雄飞, 等. 不同经营强度下毛竹丛枝菌根共生体对氨氧化微生物的影响[J]. 土壤学报, 2021, 58 (2): 505—513.]
- [4] Yang Y R, Ding J H, Zhang T L, et al. Phenolic acids detection in soil of *Pinus massoniana* forest and its effect on shrub and grass germination[J]. Soils, 2013, 45 (2): 291—294. [杨奕如, 丁健桦, 张桃林, 等. 马尾松林土壤酚酸类物质检测及其对灌草萌发的影响[J]. 土壤, 2013, 45 (2): 291—294.]
- [5] Cheeke T E, Phillips R P, Brzostek E R, et al. Dominant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function[J]. New Phytologist, 2017, 214 (1): 432—442.
- [6] Mei K C, Chen Y M, Fan Y X, et al. Effects of litters and phosphorus addition on soil carbon priming effect in *Pinus massoniana* forest[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59 (4): 1089—1099. [梅孔灿, 陈岳民, 范跃新, 等. 凋落叶和磷添加对马尾松林土壤碳激发效应的影响[J]. 土壤学报, 2022, 59 (4): 1089—1099.]
- [7] Neumann J, Matzner E. Biomass of extramatrical ectomycorrhizal mycelium and fine roots in a young Norway spruce stand—a study using ingrowth bags with different substrates[J]. Plant and Soil, 2013, 371 (1/2): 435—446.

- [8] Högborg M N, Högborg P. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil[J]. *New Phytologist*, 2002, 154 (3): 791—795.
- [9] Soudzilovskaia N A, van der Heijden M G, Cornelissen J H, et al. Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling[J]. *New Phytologist*, 2015, 208 (1): 280—293.
- [10] Staddon P L, Ramsey C B, Ostle N, et al. Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ^{14}C [J]. *Science*, 2003, 300 (5622): 1138—1140.
- [11] Jin W H, Shao S, Chen J H, et al. Research progress in the impact of different mycorrhizal types on soil carbon cycling[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2021, 38 (5): 953—962. [金文豪, 邵帅, 陈俊辉, 等. 不同类型菌根对土壤碳循环的影响差异研究进展[J]. *浙江农林大学学报*, 2021, 38 (5): 953—962.]
- [12] Carrara J E, Walter C A, Freedman Z B, et al. Differences in microbial community response to nitrogen fertilization result in unique enzyme shifts between arbuscular and ectomycorrhizal-dominated soils[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27 (10): 2049—2060.
- [13] Lu R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000. [鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.]
- [14] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19 (6): 703—707.
- [15] Chen J H, Chen D, Xu Q F, et al. Organic carbon quality, composition of main microbial groups, enzyme activities, and temperature sensitivity of soil respiration of an acid paddy soil treated with biochar[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55 (2): 185—197.
- [16] Zhao Y Z, Liang C F, Shao S, et al. Linkages of litter and soil C: N: P stoichiometry with soil microbial resource limitation and community structure in a subtropical broadleaf forest invaded by Moso bamboo[J]. *Plant and Soil*, 2021, 465 (1/2): 473—490.
- [17] Que H, Ge Y Y, Kang F X, et al. Content and distribution of glomalin-related soil protein in soils of Nanjing under different land use types[J]. *Soils*, 2015, 47(4): 719—724. [阙弘, 葛阳洋, 康福星, 等. 南京典型利用方式土壤中球囊霉素含量及剖面分布特征[J]. *土壤*, 2015, 47 (4): 719—724.]
- [18] Awad A, Majcherczyk A, Schall P, et al. Ectomycorrhizal and saprotrophic soil fungal biomass are driven by different factors and vary among broadleaf and coniferous temperate forests[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 9—18.
- [19] Cao M, Li Y, Sun Z X, et al. A new QuEChERS-HPLC method for determining ergosterol in soil[J]. *Chinese Journal of Analysis Laboratory*, 2019, 38(2): 162—166. [曹梦, 李勇, 孙忠祥, 等. QuEChERS-HPLC 法测定土壤中麦角甾醇含量[J]. *分析实验室*, 2019, 38 (2): 162—166.]
- [20] Qin H, Niu L M, Wu Q F, et al. Bamboo forest expansion increases soil organic carbon through its effect on soil arbuscular mycorrhizal fungal community and abundance[J]. *Plant and Soil*, 2017, 420 (1/2): 407—421.
- [21] Zak D R, Pregitzer K S, Curtis P S, et al. Atmospheric CO_2 and the composition and function of soil microbial communities[J]. *Ecological Applications*, 2000, 10 (1): 47—59.
- [22] Olsson P A, Bååth E, Jakobsen I, et al. The use of phospholipid and neutral lipid fatty acids to estimate biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in soil[J]. *Mycological Research*, 1995, 99 (5): 623—629.
- [23] Barceló M, Bodegom P M, Tedersoo L, et al. Mycorrhizal tree impacts on topsoil biogeochemical properties in tropical forests[J]. *Journal of Ecology*, 2022, 110 (6): 1271—1282.
- [24] Li J W, Shangguan Z P, Deng L. Variations of belowground C and N cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests across China[J]. *Soil Research*, 2020, 58 (5): 441—451.
- [25] Lin G, McCormack M L, Ma C, et al. Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests[J]. *New Phytologist*, 2017, 213 (3): 1440—1451.
- [26] Lindahl B D, Kyaschenko J, Varenus K, et al. A group of ectomycorrhizal fungi restricts organic matter accumulation in boreal forest[J]. *Ecology Letters*, 2021, 24 (7): 1341—1351.
- [27] Averill C, Turner B L, Finzi A C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage[J]. *Nature*, 2014, 505(7484): 543—545.
- [28] Koven C D, Hugelius G, Lawrence D M, et al. Higher climatological temperature sensitivity of soil carbon in cold than warm climates[J]. *Nature Climate Change*, 2017, 7 (11): 817—822.
- [29] Fu X, Song Q, Li S, et al. Dynamic changes in bacterial community structure are associated with distinct priming effect patterns[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 169: 108671.
- [30] Fanin N, Kardol P, Farrell M, et al. The ratio of Gram-positive to Gram-negative bacterial PLFA markers as an indicator of carbon availability in organic soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 111—114.
- [31] Mitchell P J, Simpson A J, Soong R, et al. Shifts in microbial community and water-extractable organic matter

- composition with biochar amendment in a temperate forest soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 244—254.
- [32] Chen L F, He Z B, Wu X R, et al. Linkages between soil respiration and microbial communities following afforestation of alpine grasslands in the northeastern Tibetan Plateau[J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 161: 103882.
- [33] Bi Q F. Different fertilization modes and cultivation years affect soil phosphorus availability and carbon-nitrogen-phosphorus coupling transformations and their microbial mechanism[M]. Hangzhou: Zhejiang University, 2020. [毕庆芳. 施肥模式和耕作年限影响土壤磷有效性和碳氮磷耦合转化的微生物学机制[D]. 杭州: 浙江大学, 2020.]
- [34] Hagenbo A, Hadden D, Clemmensen K E, et al. Carbon use efficiency of mycorrhizal fungal mycelium increases during the growing season but decreases with forest age across a *Pinus sylvestris* chronosequence[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107 (6): 2808—2822.
- [35] Thoms C, Gatteringer A, Jacob M, et al. Direct and indirect effects of tree diversity drive soil microbial diversity in temperate deciduous forest[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42 (9): 1558—1565.
- [36] Zhou J C, Zhang L, Feng G, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi have a greater role than root hairs of maize for priming the rhizosphere microbial community and enhancing rhizosphere organic P mineralization[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 171: 108713.

(责任编辑: 陈荣府)