

DOI: 10.11766/trxb202406120230

CSTR: 32215.14.trxb202406120230

马振一, 孙艺春, 石兆勇, 高佳凯, 韦文敬. 菌根类型对土壤微生物生物量碳含量及其分布的影响[J]. 土壤学报, 2025,
MA Zhenyi, SUN Yichun, SHI Zhaoyong, GAO Jiakai, WEI Wenjing. The Influence of Mycorrhizal Types on the Soil Microbial Biomass
Carbon and Its Distribution[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025,

菌根类型对土壤微生物生物量碳含量及其分布的影响*

马振一^{1,2,3}, 孙艺春⁴, 石兆勇^{1,2,3†}, 高佳凯^{1,2,3}, 韦文敬^{1,2,3}

(1. 河南科技大学农学院, 河南洛阳 471023; 2. 河南省乡村人居环境工程中心, 河南洛阳 471023; 3. 洛阳市共生微生物与绿色发展重点实验室, 河南洛阳 4710232. 4. 周口国家农高区现代农业产业研究院, 河南周口 466000)

摘要: 土壤微生物生物量碳 (Soil microbial biomass carbon, SMBC) 是表征土壤微生物活性的重要指标, 菌根类型对 SMBC 含量存在潜在影响。为探究菌根类型对土壤微生物生物量碳的影响, 明确不同菌根类型在全球气候变化下对土壤微生物生物量碳的影响, 基于前人建立的 SMBC 数据库, 通过划分不同土层 (0~100 cm、0~40 cm、40~100 cm) 和确定数据库中植物的菌根类型, 研究不同菌根类型植物的 SMBC 含量及其分布。结果表明, 不同土层丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza, AM) 和外生菌根 (Ectomycorrhiza, ECM) 植物 SMBC 存在显著差异, 其中 ECM 植物 SMBC 显著高于 AM 植物。不同菌根类型植物 SMBC 对土壤因子 (土壤深度、土壤全氮) 和气候因子 (年平均温度、年平均降水量) 的响应也存在差异, 0~40 cm 土层, AM 和 ECM 植物土壤因子 (48.9%、47.99%) 对 SMBC 的影响均显著大于气候因子 (8.45%、2.25%)。40~100 cm 土层, ECM 植物 SMBC 受气候因子影响 (53.94%) 大于土壤因子 (25.32%) 影响, 而 AM 植物土壤则相反, 土壤因子 (45.17%) 影响大于气候因子 (25.32%)。不同菌根类型影响下 SMBC 与土壤有机碳和土壤全氮均显著正相关 ($P < 0.01$), 其中 ECM 受土壤有机碳和土壤全氮的影响对 SMBC 作用更明显。方差分解分析结果发现, 随着土壤深度的增加, 在深层土壤 AM 植物 SMBC 主要受土壤因子影响, 而 ECM 植物 SMBC 主要受气候因子影响。综上, ECM 植物土壤 SMBC 含量显著高于 AM 植物土壤, 对土壤有机碳和土壤全氮的响应同样高于 AM 植物。

关键词: 土壤微生物生物量碳; 菌根类型; 土壤深度; 气候因子

中图分类号: S154.3

文献标志码: A

The Influence of Mycorrhizal Types on the Soil Microbial Biomass Carbon and Its Distribution

MA Zhenyi^{1,2,3}, SUN Yichun⁴, SHI Zhaoyong^{1,2,3†}, GAO Jiakai^{1,2,3}, WEI Wenjing^{1,2,3}

(1. College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471023, China; 2. Henan Rural Human Settlements Engineering Center, Luoyang, Henan 471023, China; 3. Luoyang Key Laboratory of Symbiosis Microorganism and Green Development, Luoyang, Henan 471023, China; 4. Zhoukou National Agricultural High Area Modern Agricultural Industry Research Institute,

* 海南省重点研发计划 (ZDYF2024XDNY172)、国家自然科学基金项目 (32171620) 和河南省自然科学基金项目 (242300420598) 资助 Supported by the Key Research and Development Program of Hainan Province (No. ZDYF2024XDNY172), the National Natural Science Foundation of China (No. 32171620), and the Natural Science Foundation of Henan Province (No. 242300420598)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: shizy1116@126.com

作者简介: 马振一 (2001—), 女, 河南鹤壁人, 硕士研究生, 主要从事农业环境生态研究。E-mail: 1974223101@qq.com

收稿日期: 2024-06-12; 收到修改稿日期: 2024-11-07; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2024- -

Zhoukou, Henan 466000, China)

Abstract: 【Objective】Soil microbial biomass carbon (SMBC) is an important indicator of microbial activity, and the type of mycorrhizal has a potential impact on SMBC content. The objective is to explore the impact of different mycorrhizal types on soil microbial biomass carbon and clarify their functions under global climate changes. 【Method】Based on the SMBC database established by predecessors, the SMBC content and its distribution of plants of different mycorrhizal types were explored by dividing different soil layers (0-100 cm, 0-40 cm, 40-100 cm) and determining the mycorrhizal types of plants in the database. 【Result】The results showed significant differences in SMBC between different layers of arbuscular mycorrhiza (AM) and ectomycorrhiza (ECM) plants, among which ECM plant soil SMBC was significantly higher than that of AM plant. There were also differences in the response of SMBC to soil parameters (soil depth, soil total nitrogen) and climate parameters (average annual temperature, average annual rainfall). At soil depth of 0-40 cm, the effects of factors (48.9%, 47.99%) on SMBC were significantly higher than that of climate factors under both AM and ECM plants (8.45%, 2.25%). Also, at soil depth of 40-100 cm, the SMBC of the ECM plant was more affected by climate factors (53.94%) than soil factors (25.32%), while the AM plant was affected differently, with the soil factor (45.17%) showing a more significant effect than climate factors (25.32%). 【Conclusion】Under the influence of different types of mycorrhiza, SMBC was significantly positively correlated with soil organic carbon and total nitrogen ($P<0.01$), among which ECM was more affected by soil organic carbon and total nitrogen. The analysis of variance decomposition found that with the increase in soil depth, AM plant SMBC in deep soil was mainly affected by soil factors, while ECM plant SMBC was mainly affected by climate factors. In summary, the SMBC content of the ECM plant was significantly higher than that of the AM plant, and the response to organic carbon and soil total nitrogen was also higher than that of the AM plant.

Key words: Soil microbial biomass carbon; Mycorrhizal type; Soil depth; Climatic factor

土壤微生物生物量是指土壤中活的微生物总量，主要是细菌、真菌和放线菌，一般包括微生物生物量碳（Soil microbial biomass carbon, SMBC）、微生物生物量氮、微生物生物量磷和微生物生物量硫，土壤微生物生物量的变化能敏感反映出土壤养分的变化，并有效表征土壤有机质的代谢强度。对土壤有机质的转化和循环产生直接贡献，并影响植物生长^[1]。在有机碳库的形成过程中，作为土壤有机碳（Soil organic carbon, SOC）的重要组成部分，SMBC一般占土壤有机碳总量的1%~5%^[2]，占比较小，但由于直接参与了土壤生物化学过程，是重要的土壤有效养分储备库，其在土壤养分转化、有机物代谢及污染物的降解中发挥着非常重要的作用，被认为是整个生态系统养分和能量循环的关键和动力^[3]。同时，SMBC也受多种因素的影响，如土壤因素，包括土壤深度、土壤养分与理化性质等^[4]。衡涛等^[5]研究还表明，气候因素也会对SMBC产生影响。

植物与土壤真菌之间存在多种相互作用，其中常见及最重要的是真菌-根共生体。在菌根共生体中，植物和菌根真菌二者互惠互利：菌根真菌改善其宿主植物的营养状况、影响生长发育、增强矿物质营养和水分的吸收以及抗病能力，而宿主植物为共生真菌提供生长和繁殖所必需的养分，二者达到一种互利互助、互通有无的高度统一^[6]。根据宿主植物以及菌根真菌种类不同，菌根具有7种不同的类型，不同类型菌根的生态功能存在着显著差异^[7]，其中丛枝菌根（Arbuscular mycorrhiza, AM）和外生菌根（Ectomycorrhiza, ECM）作为最常见的菌根类型，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^[8]。AM和ECM的形态特征和生态功能存在较大差别。在AM中，真菌首先形成附着结构穿过根的细胞层，形成松散的细胞内线圈和分枝菌丝，最后到达内皮层细胞，并在细胞内产生树状的丛枝。在ECM中，菌丝不伸入根部细胞，在表皮细胞之间发育，菌丝体紧密地包围植物幼嫩的根，形成菌套，有的向周围土壤伸出菌丝，代替根毛的作用。

AM和ECM植被在地上生物量中的碳储量分别为241.0和100.0 Gt，而非菌根植被的碳储量仅

有 29.0 Gt^[9], 菌根真菌在陆地生态系统碳循环过程中发挥着重要作用。Awad 等^[10]研究表明, 菌根真菌生物量是土壤碳库重要的来源之一。菌根真菌的菌丝作为土壤中重要的碳源, ECM 真菌的菌丝贡献了总微生物生物量碳的 32%, 并贡献了地下碳库总输入量的 50%~60%^[11], 虽然 AM 真菌根外菌丝数量少, 但其周转速率是 ECM 菌丝的几十倍^[12], 且菌根真菌的生物量大小影响 SOC 的含量, 而 SMBC 作为 SOC 的重要组成部分^[13], 菌根菌丝有可能会影响 SMBC, 但 AM 和 ECM 对 SMBC 的影响区别尚不明确。目前关于不同菌根类型对 SMBC 分布的影响研究较少。因此本研究基于以往的一些研究资料以及数据库, 通过分析数据库中土壤因素和环境因素与 SMBC 的相关系数, 进而探讨菌根类型对 SMBC 的分布影响及可能影响因素。该数据分析结果为研究菌根类型影响 SMBC 或 SOC 如何沿着土壤剖面变化提供了理论依据, 将有助于预测全球变化下菌根真菌影响陆地生态系统 SMBC 和 SOC 的动向。

1 材料与方法

1.1 数据的获取与整理

本研究所用数据集来自 Sun 等^[14]通过收集 Web of Science 和中国知网 (1970—2019) 建立的数据库。该数据集是关于五大洲 SOC、SMBC 和土壤微生物熵 (Soil microbial quotient, SMQ = SMBC/SOC, %) 的垂直分布及其与环境因子的关系, 数据集包含 289 份土壤剖面 and 943 份不同土层的观测资料, 用于文献检索的关键词是“微生物生物量”、“土壤深度”、“土壤剖面”、“深层土壤”和“垂直分布”。所收集的相关环境数据包括气候、生态系统类型和地理因子, 如年平均温度 (Mean annual temperature, MAT)、年平均降水量 (Mean annual precipitation, MAP)、土壤全氮 (Soil total nitrogen, STN)、土壤微生物生物量碳 (SMBC) 和土壤有机碳 (SOC) 等。该数据集的所有数据均满足两个条件: 1) 沿土壤剖面至少存在 3 个矿质土层; 2) SMBC 采用熏蒸提取方法测量。MAT、MAP、土壤深度、有机碳和 SMBC 数据来自 289 个土壤剖面, STN 数据来自 153 个土壤剖面。将所有变量的单位转换为国际标准单位或常用单位, 并进行相应的数值转换。

1.2 数据处理

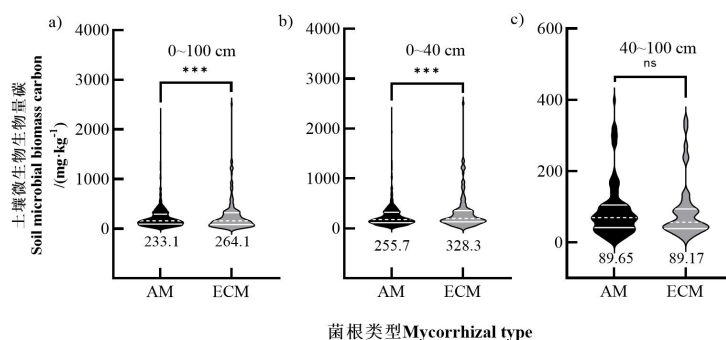
根据已发表文献确定菌根类型的方法, 如 Zhang 等^[15], 确定了数据库中 943 个样本的菌根类型 (其中有 792 个 AM 植物和 149 个 ECM 植物), 并将所有数据分为 0~100 cm、0~40 cm 土层和 40~100 cm 土层进行分析。为确定不同土层 SMBC 在不同菌根类型间的差异, 采用 SPSS 26.0 软件对不同菌根类型和不同土层对 SMBC 的影响进行双因素方差分析 (two-way ANOVA), 基于 SPSS 的分析结果, 利用 Graph prism 9.5 软件作图。为了进一步明确不同菌根类型植物不同土层 SMBC 与土壤因子 (STN) 和气候因子 (MAT、MAP) 的关系, 采用 R 软件包“vegan”进行方差分解分析 (VPA)。VPA 分析将不同因子 (气候、土壤、菌根类型) 的总方差分为各因子的独立影响和各因子的交互效应。最后, 利用 SPSS 26.0 软件进行双变量相关分析, 用 R 4.4.1 进行结构方程模型 (Structural equation model, SEM) 拟合, 并根据 Hooper 等^[16]关于 SEM 拟合的指导方法确定 SEM 拟合情况是否成立, 基于分析结果利用 Microsoft PowerPoint 进行作图, 分别建立土壤因素、气候因素关于两种菌根状态的结构方程模型, 以探明不同菌根类型植物的不同土层 SMBC 含量受土壤和气候因子的影响。

2 结果

2.1 不同菌根类型植物土壤微生物生物量碳含量及其垂直分布

AM 和 ECM 植物 SMBC 含量, 随着土壤垂直深度的增加, 受到菌根类型的影响有所差异 (图 1)。

0~100 cm 土层, AM 植物 SMBC 含量(233.1 mg·kg⁻¹)显著低于 ECM 植物 SMBC 含量(264.1 mg·kg⁻¹)。在 0~40 cm 土层, AM 植物 SMBC 含量(255.7 mg·kg⁻¹)与 ECM 植物 SMBC 含量(328.3 mg·kg⁻¹)存在显著差异,而在 40~100 cm 土层, AM 植物 SMBC 含量与 ECM 植物无显著差异。可见浅土层 SMBC 受菌根类型影响明显,而深土层则影响不明显。进一步分析不同菌根类型 SMBC 随土层深度变化的分布规律,表明虽然 AM 和 ECM 植物 SMBC 含量在 0~100 cm 土层中均呈现显著下降趋势,但两种菌根类型的影响主要体现在 40~100 cm 的土层,表现为 AM 植物 SMBC 含量随土层加深而显著下降,ECM 植物则无显著变化(图 2)。双因素分析的结果却表明,菌根类型和土壤深度变化对 SMBC 含量存在不同程度的影响,两者未呈现出交互作用(表 1)。



注:白色虚线为中位数,两条白线为95%置信区间,黑色空心三角形和黑色虚线表示AM,灰色空心方形和灰色虚线表示ECM。ns表示不同菌根类型间无显著差异,*表示P<0.05水平差异显著,***表示P<0.01水平差异显著。下同。Note: The white dotted line is the median, and the two white lines are the 95% confidence interval. The black hollow triangle and black dotted line represent AM, and the gray hollow square and gray dotted line represent ECM. "ns" represents no significant difference between AM and ECM; * and *** represent significant difference at 0.05 and 0.01 level. The same below.

图 1 不同菌根类型植物土壤微生物生物量碳含量

Fig. 1 Soil microbial biomass carbon content of plants of different mycorrhizal types

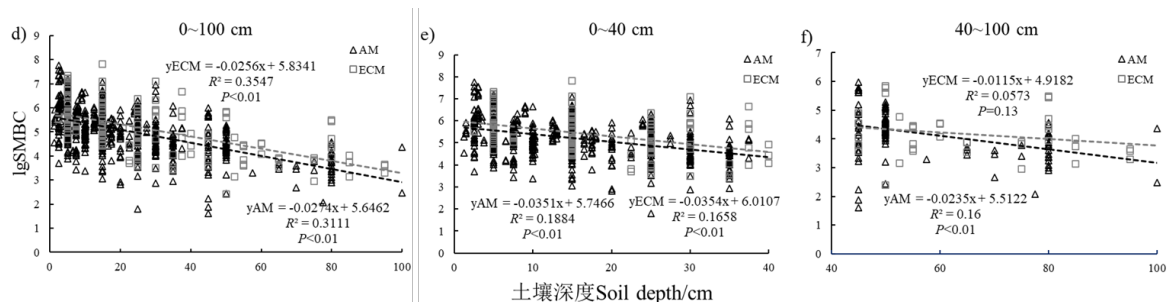


图 2 不同菌根类型植物土壤微生物生物量碳含量的垂直分布

Fig. 2 Vertical distribution of soil microbial biomass carbon content of plants of different mycorrhizal types

表 1 菌根类型和土壤深度对土壤微生物生物量碳的双因素方差分析(F值)

Table 1 Effects of mycorrhizal type and soil depth on soil microbial biomass carbon on a two-way ANOVA analysis (F value)

影响因素 Influence factors	0~100 cm	0~40 cm	40~100 cm
菌根类型 Mycorrhizal type	7.064***	12.987***	0.709ns
土壤深度 Soil depth	25.631***	19.268***	12.630***
菌根类型×土壤深度 Mycorrhizal type×Soil depth	1.275ns	0.943ns	1.277ns

2.2 不同菌根类型植物土壤有机碳含量及其与土壤微生物生物量碳的关联

AM 和 ECM 植物土壤中的 SOC 含量, 随着土壤垂直深度的增加, 受到菌根类型的影响有所差异(图 3)。0~100 cm 土层, AM 植物土壤中的 SOC 含量 ($12.37 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 与 ECM 植物土壤 ($11.41 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 无明显差异(图 3a)。在 0~40 cm 土层, AM 植物土壤中的 SOC 含量 ($13.29 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 与 ECM 植物土壤中的 SOC 含量 ($14.05 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 无明显差异(图 3b), 而在 40~100 cm 土层, AM 植物土壤中的 SOC 含量 ($6.534 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 显著高于 ECM 植物土壤中的 SOC 含量 ($4.210 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) (图 3c)。进一步分析不同菌根类型 SOC 含量随土层深度变化的分布规律, AM 和 ECM 植物土壤中的 SOC 含量在 0~100 cm 土层中均呈现显著下降的趋势, 但两种菌根类型的影响主要体现在 40~100 cm 土层, 表现为 AM 植物土壤中的 SOC 含量随土层加深而显著下降, ECM 植物则无显著变化(图 4)。从 AM 和 ECM 植物土壤的 SMQ, 即 SMBC/SOC 来看, 在 0~100 cm 的土层中, 两种菌根类型间存在显著的差异, 分别为 3.029% 和 4.122% (图 5a); 而进一步将 0~100 cm 的土层, 分为 0~40 cm 和 40~100 cm 两层, 则表明两种菌根类型间的 SMQ 差异, 主要来自于 0~40 cm 土层的贡献(图 5)。在 0~40 cm 土层中, AM 植物土壤的 SMQ 为 3.216%, 显著低于 ECM 植物土壤的 4.794% (图 5b); 而 40~100 cm 土层中, AM 和 ECM 土壤的 SMQ 则差异不显著(图 5c)。从不同土层中 SMQ 的变化范围, 也表明 AM 和 ECM 土壤 SMQ 的差异, 主要由 0~40 cm 的土层决定的。可见, 随着土层深度增加, 菌根类型对 SMQ 的影响减弱。

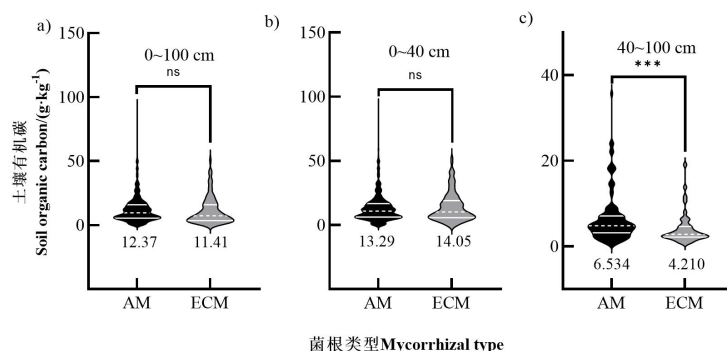


图 3 不同菌根类型植物土壤有机碳含量

Fig. 3 Soil organic carbon content of plants of different mycorrhizal types

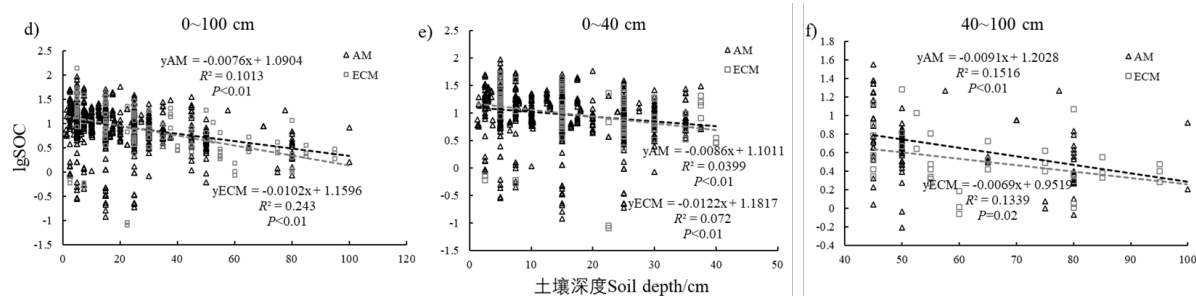


图 4 不同菌根类型植物土壤有机碳的垂直分布

Fig. 4 Vertical distribution of soil organic carbon content of plants of different mycorrhizal types

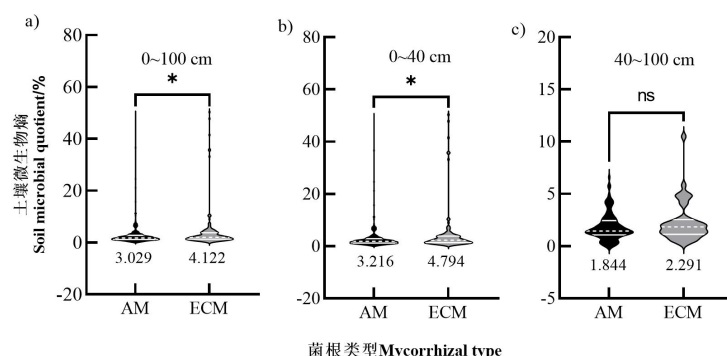


图 5 不同菌根类型植物土壤微生物熵

Fig. 5 Soil microbial quotient of plants of different mycorrhizal types

2.3 不同菌根类型植物土壤微生物生物量碳含量对环境因子的响应

SMBC 含量受环境因子 (STN、MAT 和 MAP) 的影响, 也因菌根类型的不同而存在一定的差异 (图 6)。无论是 AM 还是 ECM 植物土壤, 其 SMBC 含量均随 STN 的增加而增大, 但从 0~100 cm 土层总体来看, ECM 的增幅则高于 AM, 每增加 1 g·kg⁻¹ 的 STN, ECM 和 AM 植物土壤的 SMBC 分别增加 114.57 和 89.74 mg·kg⁻¹ (图 6a); 进一步将土层分为 0~40 cm 和 40~100 cm 进行分析则表明, 0~40 cm 土层中 SMBC 含量受 STN 的影响规律与 0~100 cm 土层一致 (图 6b), 而在 40~100 cm 土层中却呈现出完全相反的变化规律, 即 AM 植物土壤 SMBC 含量随 STN 含量增加的速率远远高于 ECM 植物土壤 (图 6c)。MAT 和 MAP 对 SMBC 含量的影响, 随 AM 和 ECM 类型的不同, 0~100 cm 和 0~40 cm 土层中均体现不明显 (图 6d、图 6e、图 6g、图 6h), 而在 40~100 cm 土层则较为显著, 且 MAT 和 MAP 的影响趋势一致 (图 6f、图 6i)。

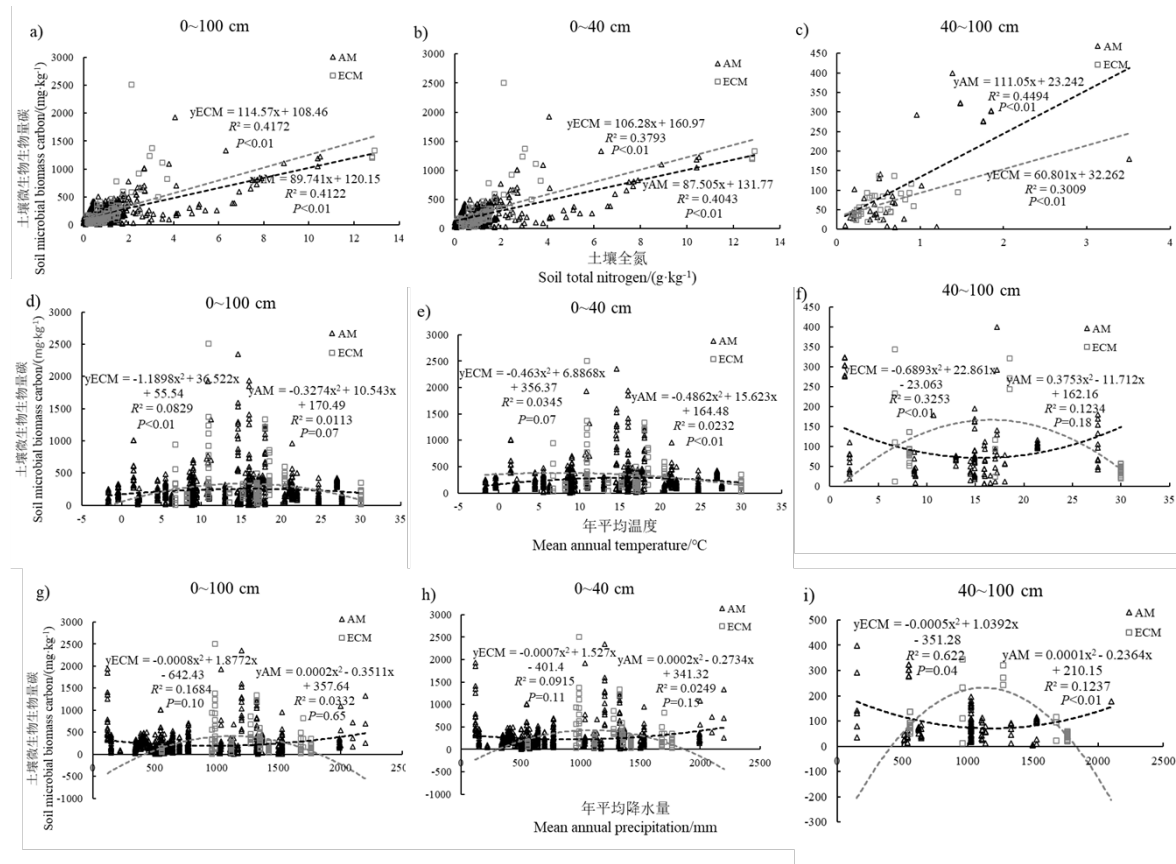
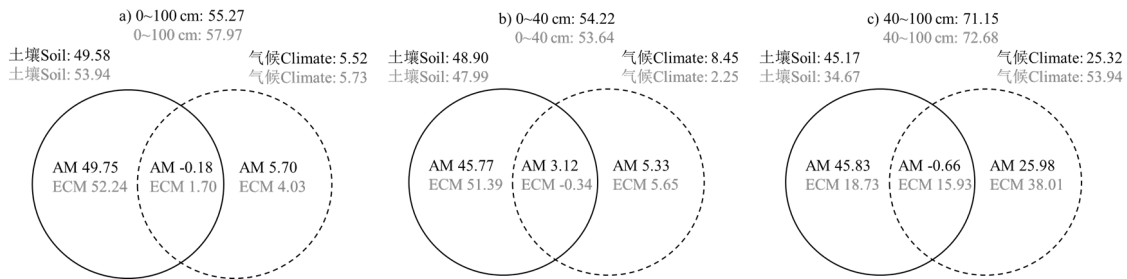


图 6 环境因子对不同菌根类型植物土壤微生物生物量碳的影响

Fig. 6 Effects of environmental factors on soil microbial biomass carbon of plants of different mycorrhizal types

进一步综合分析土壤因子（土壤深度、STN）和气候因子（MAT、MAP）对 AM 和 ECM 植物 SMBC 含量影响的差异（图 7），可知，在 0~100 cm 土层中，ECM 植物的 SMBC 含量受土壤因子的独立影响（52.24%）大于 AM 植物（49.75%），而气候因子对 AM 和 ECM 植物 SMBC 的影响规律则恰恰相反，表现为对 AM 类型影响较高；土壤因子和气候因子的交互作用，则因为菌根类型的不同而呈现出正向和负向截然相反的不同影响（图 7a）。对 0~40 cm 和 40~100 cm 两个土层分析可知，无论在哪个土层，土壤和气候因子对 SMBC 的影响均随菌根类型的不同而存在差异；具体表现为：在两个土层中，气候因子对 ECM 的影响均大于 AM；而土壤因子以及二者（土壤和气候因子）的交互作用对 AM 和 ECM 类型的影响在 2 个土层中的规律则完全相反（图 7a、图 7b）。



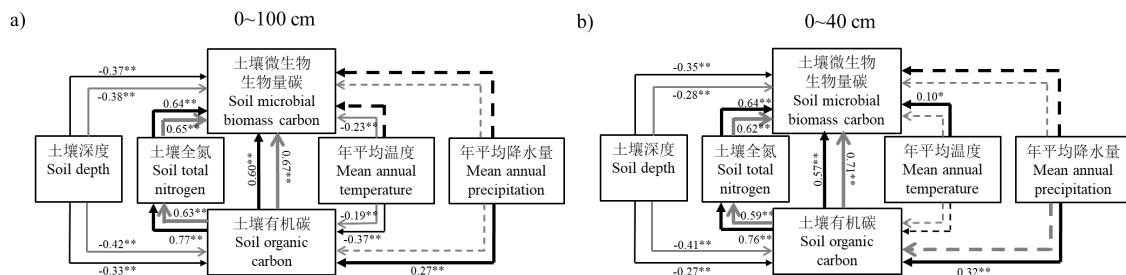
注：黑色字体代表 AM，灰色字体代表 ECM。实线和虚线圆圈分别代表土壤因子（土壤深度、土壤全氮）和气候因子（年平均温度、年平均降水量）的独立影响。图中数值 R^2 表示气候和土壤因子对土壤微生物生物量碳含量影响的贡献率（%）。Note: The black font represents AM, and the gray font represents ECM. The solid line and dotted circles represent the independent influence of soil factors (soil depth, soil total nitrogen) and climate factors (mean annual temperature, mean annual precipitation) respectively. The value of R^2 indicate contribution rate of the influence of climate and soil factors on soil microbial biomass carbon (%).

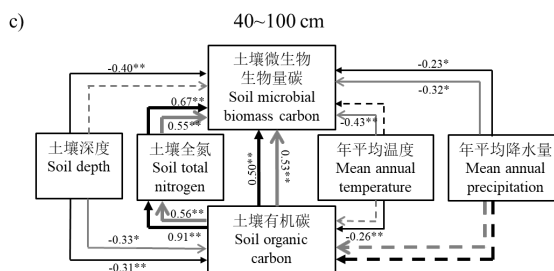
图 7 环境因子对不同菌根类型植物土壤微生物生物量碳影响的方差分解分析

Fig. 7 Results of variation partitioning analysis for the effects of environmental factors on soil microbial biomass carbon of plants of different mycorrhizal types

2.4 不同菌根类型植物土壤微生物生物量碳的差异机制

在 0~100 cm 土层，无论 AM 还是 ECM，土壤深度、STN、SOC 和 MAT 均显著影响 SMBC 含量，且因菌根状态不同，其影响路径也不同（图 8a）。在 0~40 cm 土层，MAT 显著影响 AM 类型的 SMBC 含量，与 ECM 类型没有显著相关关系（图 8b）；而在 40~100 cm 土层中却呈现出完全相反的变化规律，即 MAT 显著影响 ECM 类型的 SMBC 含量（图 8c）。由 SEM 拟合指数^[16]可知，模型与数据之间没有差异， $P > 0.05$ ，CFI 接近或者大于 0.95，RMSEA ≤ 0.08 ，SRMR ≤ 0.08 ，即表示模型拟合良好，模型成立（表 2）。





注：黑线带实心箭头代表 AM，灰线带空心箭头代表 ECM；实线代表影响显著，虚线代表影响不显著；粗线代表正向影响，细线代表负向影响。Note: The black line with a solid arrow represents AM, and the gray line with a hollow arrow represents ECM. The solid line represents the significant impact, and the dotted line represents the impact. The thick line represents the positive impact, and the thin line represents the negative impact.

图 8 环境因子对不同菌根类型植物土壤微生物生物量碳的影响机制

Fig. 8 Mechanisms of the influence of environmental factors on soil microbial biomass carbon of plants of different mycorrhizal types

表 2 结构方程模型拟合指数

Table 2 Structural equation model fitting indices

土壤深度 Soil depth/cm	菌根类型 Mycorrhizal type	Chi-sq(χ^2)	P value	CFI	RMSEA	SRMR
0~100	AM	11.341	0.010	0.991	0.086	0.027
	ECM	2.437	0.487	1.000	0.000	0.016
0~40	AM	13.793	0.003	0.987	0.103	0.031
	ECM	3.232	0.357	0.998	0.030	0.025
40~100	AM	3.766	0.288	0.994	0.084	0.045
	ECM	32.074	0.000	0.745	0.542	0.266

注：Chi-sq(χ^2)，卡方检验；P value, P 值；CFI, 比较拟合指数；RMSEA, 均方根误差近似；SRMR, 标准化均方根残差。Note: Chi-sq(χ^2), Chi-Squared test; P value, p-value; CFI, Comparative fit index; RMSEA, Root mean square error of approximation; SRMI, Standardized root mean square root residual.

3 讨论

3.1 不同菌根类型对土壤微生物生物量碳和土壤有机碳的影响

0~40 cm 土层，ECM 植物土壤中的 SMBC 含量显著高于 AM 植物土壤（图 1），存在差异的因素可能是不同菌根类型的菌丝生物量及其分泌物和对土壤团聚体的影响的差异所导致的^[17]。菌根真菌的根外菌丝本身就是土壤中重要的碳源，团聚体的物理保护作用所导致的生物与有机碳的空间隔离，是 SOC 重要稳定机制之一^[18]。菌根真菌对于土壤团聚体有促进作用，菌丝通过缠绕和胶结土壤颗粒形成土壤团聚体以减少有机碳分解^[19]。而 SMBC 含量与 SOC 含量具有显著的相关性，在一定条件下，土壤有机质含量越高，土壤中 SMBC 含量就越高^[20]。有研究认为，相比于 ECM，AM 根外菌丝数量较少，ECM 真菌根外菌丝对于土壤碳汇的贡献大于 AM 真菌^[18]。因此推测促进土壤团聚体的形成有可能会影响 SMBC 含量。本研究发现 ECM 和 AM 植物土壤中的 SMBC 含量会随着 SOC 含量增加而增加，与 Xue 等^[20]的研究一致。

本研究结果表明，0~40 cm 土层，AM 植物土壤中 SOC 含量低于 ECM 植物土壤（图 3b），与 Barceló 等^[21]和 Li 等^[22]的研究结果相同。基于中国大陆森林的数据整合分析发现，尽管凋落物碳输

入在 AM 植物更高,但是 AM 比 ECM 植物 SOC 的含量更低,可能是由于 AM 植物更高的土壤呼吸和凋落物分解速率导致^[23]。微生物是土壤有机质最重要的分解者之一,不同菌根植物可能通过调控局部土壤营养状况和植物碳输入而直接影响微生物对 SOC 的分解。由于 AM 和 ECM 真菌养分获取策略不同,ECM 植物土壤微生物的活性相比于 AM 植物受限,ECM 植物比 AM 植物的 SOC 分解速率更慢^[7]。40~100 cm 土层,AM 植物土壤中 SOC 含量显著高于 ECM 植物(图 3c),可能是由于 AM 植物的凋落物质量较高^[22-23],有利于微生物合成代谢,因此可提高 SMBC 利用效率^[24]。有研究认为,相比于 AM 植物,ECM 植物的地下碳输入更大^[25],这导致 ECM 植物周围的微生物对根际 SOC 的分解表现出更强的激发效应,因此 ECM 植物 SOC 分解应当更快^[26]。又因为本研究结果显示,SMBC 含量与 SOC 含量具有显著的相关性(图 5,图 8),因此菌根类型可能通过对 SOC 的影响间接影响 SMBC。

3.2 土壤气候因素在不同菌根类型作用下对土壤微生物生物量碳的影响

土壤微生物生物量变化受土壤环境(水分和温度)和养分等共同影响,且这些土壤因子随气候变化而变化。本研究中,不同菌根类型的 SOC 和 STN 均是影响 SMBC 含量的主导因子(图 8),这与以往相关的研究结果一致^[27]。胡嵩等^[28]对温带森林的研究结果:SMBC 与 SOC ($R=0.934$)和土壤氮 ($R=0.963$)之间呈极显著正相关,也与本研究结论类似。作为微生物代谢能量和营养的基本来源,SOC 与 SMBC 显著正相关。Chen 等^[29]在热带季雨林中的研究,也显示 SMBC 含量随着 SOC 和 STN 含量的增加而提高;付志高等^[30]对南亚热带 SMBC 影响因子的研究表明,SMBC 含量与 SOC 和速效氮显著正相关,是影响微生物生物量碳氮变化的主导因子。本研究结果显示,ECM 植物土壤中的 SMBC 含量受 STN 影响较 AM 植物受 STN 影响明显(图 6),可能原因是全球尺度上,AM 植物凋落物层氮储量小于 ECM,其差异不显著,且由于 AM 土壤微生物的氮限制程度比 ECM 小,氮添加促进 AM 土壤硝酸盐淋溶的程度大于 ECM^[31],导致更多的氮损失。不同菌根类型树种通过影响凋落物分解和土壤微生物对土壤有机质产生影响而影响土壤氮、磷有效性,ECM 树种细根、菌丝对矿物风化作用的促进作用更强,加速养分循环。ECM 树种凋落物分解慢致使有机酸积累,因此土壤 pH 低于 AM 树种,ECM 树种土壤较低的 pH 通过直接作用(降低氮、磷有效性)和间接作用(促进矿物风化)影响土壤氮、磷有效性^[32]。

菌根不仅能参与生态系统的碳循环,还能影响森林生态系统对气候变化的响应。Vargas 等^[33]研究表明,生态系统中 CO₂ 通量对温度和降水变化的响应与菌根类型和植物类型密切相关。气候因素、土壤物理性质和养分供应等都会改变植物或菌根群落以及植物-菌根的共生关系,影响植物光合碳向土壤中的流动,间接或直接影响 SOC 的形成,进而影响 SMBC 含量。进一步分析表明,0~40 cm 土壤深度,AM 和 ECM 土壤因素对 SMBC 的影响均大于气候因素(图 7b),这一结果与 Hu 等^[34]的研究结果一致。而 40~100 cm 土层,ECM 植物土壤中,土壤因素对 SMBC 含量的影响小于气候因素(图 7c),气候和植物因素可能通过影响土壤因素间接地作用于 SMBC 含量^[30],因此造成土壤因素表现出最强的直接影响。本研究结果显示,0~40 cm 土层,AM 植物土壤中的 MAT 和 MAP 通过显著影响 SOC 含量来影响 SMBC 含量,而与 SMBC 无直接作用关系(图 8b),40~100 cm 土层,AM 和 ECM 植物土壤中,土壤和气候因子直接影响 SMBC 含量。降水量直接影响土壤水分含量,土壤水分又直接影响土壤气体交换、微生物养分供应和温度,因此 MAP 可能通过影响土壤水分间接影响 SMBC 含量;温度变化对 SMBC 含量影响不大^[5],这与本文结果一致(图 8b)。有研究指出,陆地温度、大气 CO₂ 浓度的变化引起土壤温度的改变,可以直接影响微生物的代谢速率,同时,温度的改变可造成植物生长变化、地上部分碳输入功能转变、土壤水分和养分变动,间接调控 SMBC 含量^[35]。

4 结论

外生菌根植物土壤 SMBC 含量高于丛枝菌根植物土壤，且菌根类型的影响主要作用于 0~40 cm 的浅层土壤。在 0~40 cm 浅层土壤，虽然菌根类型影响了气候和土壤因子的作用，但无论是丛枝菌根还是外生菌根类型，SMBC 含量均主要受土壤因子的影响；而在 40~100 cm 的深层土壤中，土壤因子相对于气候因子对丛枝菌根植物 SMBC 含量的影响起到更大作用，气候因子的作用则对两种菌根类型发挥相反的作用，即气候因子在深层土壤能更多的影响外生菌根植物的 SMBC 含量。

参考文献 (References)

- [1] He X J, Hou E Q, Veen G F, et al. Soil microbial biomass increases along elevational gradients in the tropics and subtropics but not elsewhere[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(2): 345-354.
- [2] Sun T T, Wang Y G, Hui D F, et al. Soil properties rather than climate and ecosystem type control the vertical variations of soil organic carbon, microbial carbon, and microbial quotient[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2020, 148: 107905.
- [3] Li Y M, Hu C J, Wang S L, et al. Function and application of soil microorganisms in forest ecosystem[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(10): 1943-1946. [李延茂, 胡江春, 汪思龙, 等. 森林生态系统中土壤微生物的作用与应用[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1943-1946.]
- [4] Wardle D A. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil[J]. *Biological Reviews*, 1992, 67(3): 321-358.
- [5] Heng T, Wu J G, Xie S Y, et al. The responses of soil C and N, microbial biomass C or N under alpine meadow of Qinghai-Tibet Plateau to the change of temperature and precipitation[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(3): 425-430. [衡涛, 吴建国, 谢世友, 等. 高寒草甸土壤碳和氮及微生物生物量碳和氮对温度与降水量变化的响应[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(3): 425-430.]
- [6] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal symbiosis*[M]. 3rd ed. London: Academic Press, 2008.
- [7] 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.
- [8] 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: 1327-1336.
- [9] Soudzilovskaia N A, van Bodegom P M, Terrer C, et al. Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks[J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 5077.
- [10] 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 & Biochemistry*, 2019, 131: 9-18.
- [11] Soudzilovskaia N A, van der Heijden M G A, Cornelissen J H C, et al. Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling[J]. *New Phytologist*, 2015, 208(1): 280-293.
- [12] Staddon P L, Ramsey C B, Ostle N, et al. Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ¹⁴C[J]. *Science*, 2003, 300(5622): 1138-1140.
- [13] Tu J Y, Jin W H, Sheng W X, et al. 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. [屠嘉莹, 金文豪, 盛卫星, 等. 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.]
- [14] Sun T T, Wang Y G, Hui D F, et al. Vertical distributions of soil microbial biomass carbon: A global dataset[J]. *Data in Brief*, 2020, 32: 106147.
- [15] Zhang M H, Shi Z Y, Zhang S, et al. A database on mycorrhizal traits of Chinese medicinal plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 840343.
- [16] Hooper D, Coughlan J, Mullen M R. Structural equation modelling: Guidelines for determining model fit[J]. *Electronic Journal of*

Business Research Methods, 2008, 6(1): 53-60.

[17] Ma X C, Jin W H, Tu J Y, et al. Impact of shifts among mycorrhizal types on soil aggregate composition and characteristics[J]. Journal of Zhejiang A & F University, 2023, 40(6): 1149-1157. [马行聪, 金文豪, 屠嘉莹, 等. 不同优势菌根类型转变对土壤团聚体组成及性状的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2023, 40(6): 1149-1157.]

[18] 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.]

[19] Zheng W S, Morris E K, Rillig M C. Ectomycorrhizal fungi in association with *Pinus sylvestris* seedlings promote soil aggregation and soil water repellency[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2014, 78: 326-331.

[20] Xue Y L, Li C Y, Wang Y, et al. Effects of agricultural utilization on soil carbon, nitrogen content, and microbial biomass in Mu Us Sandy Land[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2020, 39(10): 2325-2335. [薛英龙, 李春越, 王益, 等. 农业利用对毛乌素沙地土壤碳氮含量及微生物量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(10): 2325-2335.]

[21] Barceló M, van 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.

[22] 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.

[23] Wang X Q, Wang C K, Zhang, T D. New perspectives on forest soil carbon and nitrogen cycling processes: Roles of arbuscular mycorrhizal versus ectomycorrhizal tree species[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(10): 1113-1125. [王薪琪, 王传宽, 张泰东. 森林土壤碳氮循环过程的新视角: 丛枝与外生菌根树种的作用[J]. 植物生态学报, 2017, 41(10): 1113-1125.]

[24] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage[J]. Nature Microbiology, 2017, 2: 17105.

[25] Gill A L, Finzi A C. Belowground carbon flux links biogeochemical cycles and resource-use efficiency at the global scale[J]. Ecology Letters, 2016, 19(12): 1419-1428.

[26] Sulman B N, Brostek E R, Medici C, et al. Feedbacks between plant N demand and rhizosphere priming depend on type of mycorrhizal association[J]. Ecology Letters, 2017, 20(8): 1043-1053.

[27] Zhou Z H, Wang C K. Reviews and syntheses: Soil resources and climate jointly drive variations in microbial biomass carbon and nitrogen in China's forest ecosystems[J]. Biogeosciences, 2015, 12(22): 6751-6760.

[28] Hu S, Zhang Y, Shi R J, et al. Temporal variations of soil microbial biomass and enzyme activities during the secondary succession of primary broadleaved-*Pinus koraiensis* forests in Changbai Mountains of Northeast China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(2): 366-372. [胡嵩, 张颖, 史荣久, 等. 长白山原始红松林次生演替过程中土壤微生物生物量和酶活性变化[J]. 应用生态学报, 2013, 24(2): 366-372.]

[29] Chen J, Seven J, Zilla T, et al. Microbial C : N : P stoichiometry and turnover depend on nutrients availability in soil: A ¹⁴C, ¹⁵N and ³³P triple labelling study[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2019, 131: 206-216.

[30] Fu Z G, Xiao Y H, Xu H, et al. Inter-annual dynamics of soil microbial biomass carbon and nitrogen in subtropical evergreen broad-leaved forest and its environmental impact factors[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1092-1103. [付志高, 肖以华, 许涵, 等. 南亚热带常绿阔叶林土壤微生物生物量碳氮年际动态特征及其影响因素[J]. 生态学报, 2024, 44(3): 1092-1103.]

[31] Phillips L A, Ward V, Jones M D. Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in sub-boreal forests[J]. The ISME Journal, 2014, 8(3): 699-713.

[32] Su Y J, Yang K, Zhang Q, et al. Research progress on soil nitrogen and phosphorus availability and influencing factors of different mycorrhizal tree species[J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(7): 2208-2221. [苏颖佳, 杨凯, 张乾, 等. 不同菌根类型树种土壤氮、磷有效性特征及影响因素研究进展[J]. 生态学杂志, 2024, 43(7): 2208-2221.]

[33] Vargas R, Baldocchi D D, Querejeta J I, et al. Ecosystem CO₂ fluxes of arbuscular and ectomycorrhizal dominated vegetation types are differentially influenced by precipitation and temperature[J]. New Phytologist, 2010, 185(1): 226-236.

[34] Hu Y J, Xiang D, Veresoglou S D, et al. Soil organic carbon and soil structure are driving microbial abundance and community composition across the arid and semi-arid grasslands in northern China[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 77: 51-57.

[35] Xu M P, Ren C J, Zhang W, et al. Responses mechanism of C : N : P stoichiometry of soil microbial biomass and soil enzymes to climate change[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(7): 2445-2454. [许淼平, 任成杰, 张伟, 等. 土壤微生物生物量碳氮磷与土壤酶化学计量对气候变化的响应机制[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2445-2454.]

(责任编辑：卢萍)