

DOI: 10.20103/j.stxb.202301120081

杨浩, 史加勉, 郑勇. 菌根真菌影响森林生态系统碳循环研究进展. 生态学报, 2024, 44(7): 2734-2744.

Yang H, Shi J M, Zheng Y. Research progress of mycorrhizal fungal impacts on carbon cycling in forest ecosystems. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(7): 2734-2744.

## 菌根真菌影响森林生态系统碳循环研究进展

杨 浩<sup>1</sup>, 史加勉<sup>1</sup>, 郑 勇<sup>1,2,\*</sup>

1 福建师范大学湿润亚热带生态-地理过程教育部重点实验室, 福州 350117

2 福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站, 三明 365002

**摘要:** 森林生态系统在全球碳(C)储量中占据极为重要的地位。菌根真菌广泛存在于森林生态系统中, 在森林生态系统 C 循环过程中发挥重要的作用。阐述了不同菌根类型真菌在森林生态系统 C 循环过程中的功能, 对比了温带/北方森林与热带/亚热带森林中菌根真菌介导的 C 循环研究方面新近取得的研究结果。发现温带和北方森林的外生菌根(EcM)植物对地上生物量 C 的贡献相对较小, 反而是地下 C 储量的主要贡献者; 以丛枝菌根(AM)共生为主的热带/亚热带森林地表生物量占比较高, 表明 AM 植被对热带/亚热带森林地上生物量 C 的贡献相对较大。我们还就全球变化背景下, 菌根真菌及其介导的森林生态系统 C 汇功能, 以及不同菌根类型树种影响 C 循环的机制等进行了总结。菌根真菌通过影响凋落物分解、土壤有机质形成及地下根系生物量, 进而影响整个森林生态系统的 C 循环功能。菌根介导的森林 C 循环过程很大程度上取决于(优势)树木的菌根类型和森林土壤中菌根真菌的群落结构。最后指出了当前研究存在的主要问题以及未来研究展望。本文旨在明确菌根真菌在森林生态系统 C 循环转化过程中的重要生态功能, 有助于准确地评估森林生态系统 C 汇现状, 为应对全球变化等提供重要的依据。  
**关键词:** 菌根真菌; 森林生态系统; 碳循环; 全球变化; 树种

## Research progress of mycorrhizal fungal impacts on carbon cycling in forest ecosystems

YANG Hao<sup>1</sup>, SHI Jiamian<sup>1</sup>, ZHENG Yong<sup>1,2,\*</sup>

1 Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-geographical Processes of the Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, China

2 Sanming Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Sanming 365002, China

**Abstract:** Forest ecosystems play an extremely vital role in the global carbon (C) storage. Mycorrhizal fungi are ubiquitous in forest ecosystems and have crucial effects on C cycling. Here we reviewed the functions of different types of mycorrhizal fungi driving the C cycle in different forest ecosystems. First, we briefly introduced the important functions of forest ecosystems and mycorrhizal fungi. We also summarized the results of recent studies on C cycling driven by mycorrhizal fungi in temperate and boreal forests, as well as tropical/subtropical forests. It is found that ectomycorrhizal (EcM) plants in temperate and boreal forests contributed less to aboveground biomass C but they were major contributor to belowground C stocks, indicating that the contribution of EcM vegetation to aboveground biomass C is relatively small, while underground C stocks positively correlated with the proportion of EcM plant biomass. However, arbuscular mycorrhizal (AM) fungi dominated in tropical and subtropical forests and had higher aboveground biomass in these ecosystems, indicating that the contribution of AM fungi associated with soil organic C and N pools may even exceed the contribution of soil microbial biomass. Besides, climate change factors such as atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment, N deposition, land use change, warming, and drought were potentially important factors affecting the community structure of mycorrhizal fungi and the stability or

基金项目: 国家自然科学基金项目(32371595); 福建省自然科学基金项目(2022J02025)

收稿日期: 2023-01-12; 网络出版日期: 2024-01-12

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhengy@fjnu.edu.cn

decomposition of C in both temperate/boreal forests and tropical/subtropical forest biomes. Then, the mechanisms of mycorrhizal fungus-mediated C sink function in forests, and the mechanisms of different mycorrhizal tree species influencing the C cycle were emphasized in this review. In conclusion, the mycorrhizal fungi regulated C cycling function of the whole forest ecosystem by affecting the decomposition of litter, the formation of soil organic matter and the turnover of belowground root biomass. Specifically, EcM fungi had an advantage over free-living fungi in nutrient competition for the decomposition of difficult litter, and the Gargil effect occurred only in forests dominated by difficult organic matter, while AM fungi were unable to directly utilize organic nutrients in the soil, but preferred to utilize "inorganic" nutrients. In addition, mycorrhizal roles in forest C cycle largely depended on the mycorrhizal type of the (dominant) trees and mycorrhizal fungal community structure in forest soils, because mycorrhizal type of the trees had the direct or indirect effects on photosynthetic product allocation across host plants, as well as the number and function of extraradical mycelium and metabolic activity of soil microbes. We also proposed some perspectives in terms of establishing controlled field experimental platform, developing cutting-edge methods or techniques, and strengthening the research on the effects of global changes on mycorrhizal fungi and forest soil C sink function in future. This mini-review highlights the important C cycling function of mycorrhizal fungi which may provide key implications for promoting the soil climate mitigation in forest ecosystems.

**Key Words:** mycorrhizal fungi; forest ecosystems; carbon cycling; global change; tree species

## 1 森林生态系统与碳(C)循环

森林是地球上最大、最重要的生态系统之一,覆盖面积超过 4000 万平方公里,约占地球陆地总面积的 30%<sup>[1]</sup>,是全球生物多样性的重要栖息地。森林生态系统提供多种关键的生态功能,如增加碳(C)固持、保护土壤以及提供木材资源等<sup>[2-3]</sup>。由于森林土壤中含有大量的有机质,因此森林发挥着极其重要的 C 汇功能。例如,温带和北方森林每公顷土壤平均每年分别接收 12.625 Tg C 和 5.652 Tg C 的凋落物<sup>[4]</sup>;而热带和亚热带森林约占世界森林 C 汇总量的 70%<sup>[3]</sup>。除了调节气候、保持水土、维持生物多样性等常规的生态功能,森林通过消纳大气中的二氧化碳(CO<sub>2</sub>),进而减缓温室效应,这在人口密度较高的热带和亚热带地区尤为重要<sup>[5]</sup>。在森林生态系统中,涉及元素周转和有机物分解等生态过程,均与植物及其相关的微生物组(microbiome)有着密不可分的联系。

地下菌根是植物根系与土壤真菌形成的互惠共生体,真菌帮助植物获取养分和水分,而植物为真菌提供碳水化合物<sup>[6]</sup>。根据形态学差异,菌根可分为七种主要的类型,其中丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)和外生菌根(ectomycorrhiza, EcM)是分布最广泛的两种菌根类型<sup>[7]</sup>。在森林生态系统中,几乎所有树木其根系都能与土壤真菌形成 AM 或 EcM,进而调节森林土壤 C、氮(N)、磷(P)等元素循环过程。研究表明,土壤 C 储量与菌根真菌类型密切相关。例如,Averill 等<sup>[8]</sup>指出,相较于 AM 树种为主的森林, EcM 和欧石楠菌根(ErM)树种为主的森林每单位 N 土壤中容纳的 C 要高 70%,主要由于后者可以产生 N 降解酶系,使得有机 N 源可以更多地被真菌和宿主吸收利用,相对而言,土壤中起分解作用的腐生性真菌可利用的 N 源减少,因此土壤有机质分解受限,土壤 C 更多地被土壤所固持。Jo 等<sup>[9]</sup>的研究发现, AM 树种多度增加时,总体上加速了土壤养分的周转,进而影响森林生产力、生态系统 C 和养分保持,即 AM 植物主导的森林其养分循环加速。也有研究通过田间和盆栽实验,发现植物在接种 AM 真菌后产生的球囊霉素相关土壤蛋白(GRSP)可以提高土壤团聚体稳定性参数<sup>[10-11]</sup>。Terrer 等<sup>[12]</sup>发现,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高(eCO<sub>2</sub>)时,植物和土壤在 C 贮存方面存在权衡关系:当植物地上生物量在 eCO<sub>2</sub> 条件下增加时,土壤有机 C 储量却会下降。值得注意的是,与 AM 森林相比, EcM 森林在 eCO<sub>2</sub> 的影响之下,植物对 N 吸收更多,土壤有机质(SOM)分解作用更强,导致土壤释放更多的 C,反倒不利于土壤 C 固持。因此综合来看, AM 森林和 EcM 森林究竟谁可以更多地固持 C,目前尚无定论。

为了深入理解和梳理森林中菌根真菌及其在 C 循环功能方面的研究进展,本文概述了温带(或北方)森

林以及热带和亚热带森林中菌根真菌在土壤 C 的稳定、分解、积累方面的影响、作用机制及其对全球变化的响应,并对该研究领域可能存在的主要问题与今后的研究重点进行展望。

## 2 温带/北方森林中的菌根真菌与 C 循环

温带森林和北方(寒带)森林生态系统主要分布在亚洲北部、欧洲大部及北美洲北部。在全球范围内,北方森林覆盖了约 11% 的陆地表面积<sup>[13]</sup>,其中土壤的 C 储量达到整个森林 C 储量的 16%<sup>[14]</sup>。地上植物凋落物的质量和分解速率被认为是 SOM 长期积累的决定因素。大量光合固定的 C 直接作用于地下根系及其相关微生物<sup>[15]</sup>,可能对土壤 C 的吸存产生重要影响<sup>[16-17]</sup>。因此从菌根真菌角度去探究地下 C 的去向及其固存速率的影响因素,对于预测温带森林和北方森林生态系统中土壤 C 储量在应对森林管理策略改变及全球气候变化时如何响应至关重要。

### 2.1 温带/北方森林生态系统菌根真菌对 C 贮存的影响

温带/北方森林是以 EcM 树种为主要植被的森林生态系统(图 1),但其地上生物量 C 总量仅占森林生态系统总生物量的 21%,表明 EcM 植被对地上生物量 C 的贡献相对较小。相反,地下 C 储量与 EcM 植物生物量的比例呈正相关。Phillips 等<sup>[18]</sup>认为这些地区之所以拥有大量地下 C 储量主要是由于树木根系向菌根真菌提供了大量的 C,进一步强调了菌根分解过程相对缓慢,森林地下 C 储量占主导。也就是,菌根共生体占温带(北方)森林地下 C 的很大一部分。森林中的优势植物物种将相当大比例的地下 C 分配给菌根共生体,这些共生体代表了 SOM 总库中大量的 C 输入<sup>[19-21]</sup>。事实上,北方森林腐殖质层中积累的 C 至少有一半来自根系输入,而不是地上植物凋落物输入<sup>[22]</sup>。土壤真菌可以促进宿主植物通过光合作用固定更多的大气 CO<sub>2</sub>。随后在植物的根际,一部分 C 转移至菌根真菌,用于菌根真菌的生长和菌丝等组织发育,一旦这些菌丝死亡,其组织中的 C 可迅速被其它土壤微生物所分解,或者保存在土壤中多年,甚至数十年<sup>[23]</sup>。菌根相关的 C 保留在土壤中的时间越长,对土壤 C 封存的可能贡献就越大。长期的森林演替和随之而来的腐殖质积累与菌根真菌群落的系统发育及形态变化是一致的。与根相关的子囊菌门真菌通常能促进来自菌丝体的有机 C 和 N 的生化稳定,某些形成线状菌根的真菌在演替早期的多度较高,这意味着菌根真菌能从新近产生的真菌菌丝和旧的腐殖质中都能有效地回收 N 和 C<sup>[24]</sup>。基于上述研究结果,我们可以发现,菌根真菌在北方或温带森林生态系统 C 汇方面的确起着至关重要的作用,而全球气候变化对真菌群落有着复杂的影响,从而将影响全球 C 元素的生物地球化学循环<sup>[25]</sup>。

### 2.2 全球变化对温带/北方森林生态系统菌根真菌和 C 库的影响

揭示全球变化因子对森林生态系统 C 存贮或分解的影响及相关机制至关重要。近年来,已经陆续有研究表明大气 CO<sub>2</sub> 富集<sup>[26-27]</sup>、N 沉降<sup>[28-29]</sup>、土地利用变化<sup>[30-31]</sup>和温室效应<sup>[32-33]</sup>以及干旱<sup>[34-35]</sup>等气候变化因子,是潜在影响森林生态系统 C 稳定或分解的重要因素。例如,随着大气 CO<sub>2</sub>浓度的升高,菌根真菌可能会从土壤中活体或已死亡的菌丝生物量中吸收更多的 C,从而对化石燃料燃烧和森林砍伐造成的大气 CO<sub>2</sub>浓度上升起到了缓解作用。另一方面,大气 N 沉降可能增加真菌组织的周转速率,并消除 CO<sub>2</sub>对菌丝生物量的影响从而导致菌丝中的 C 储量下降。

AM 真菌和 EcM 真菌的群落组成随着 CO<sub>2</sub>或 N 的增加而变化,菌根的生长速度和菌丝质量不同,且不同的植物物种组合可能会对菌根生物量、存续时间或分解速率产生综合的影响(图 1)<sup>[36]</sup>。Hanson 等<sup>[37]</sup>认为,在全球变化背景下,较高的真菌多样性可能是维持森林生态系统稳定的必要条件。氮富集显著影响森林土壤中真菌的多样性及其 C 汇功能,例如向北方森林生态系统施加过量 N 时,地下 C 通量显著减少<sup>[38]</sup>。Phillips 等<sup>[18]</sup>研究发现,随着大气 CO<sub>2</sub>浓度升高,来自根系的 C 其分解速率加快,相当程度上抵消了地下 C 输入的增加。Clemmensen 等<sup>[22]</sup>研究发现北方森林生态系统长期演替时,菌根的 N 循环受到负面影响,从而导致植被养分受限和组成发生变化<sup>[39-40]</sup>。在全球变化背景下,增温导致的森林土壤变暖会对土壤呼吸产生促进作用,研究发现增温条件下 EcM 真菌对土壤呼吸有显著影响<sup>[41]</sup>,且增温导致的植物对 EcM 真菌 C 分配的变化可能

会改变 EcM 真菌与自由生活的分解者之间竞争相互作用的强度<sup>[22,42]</sup>。例如, Morrison 等<sup>[43]</sup>发现土壤增温增加了凋落物中木质素的相对多度比例达 23%,提高了木质素分解酶的活性,抑制了纤维素分解酶的活性,且发现其中外生菌根的多度是对照的三倍。Jørgensen 等<sup>[44]</sup>针对北方森林的研究表明,施 N 增加了真菌生物量,促进了土壤 C 固持,但减少了 EcM 真菌的数量,一定程度上破坏了该生态系统中有机的营养循环。

### 3 热带/亚热带森林中的菌根真菌与 C 循环

热带和亚热带森林是全球森林生态系统中除了温带、北方森林之外的另一重要组成部分。热带森林分布在地球温暖、潮湿的赤道地区,占据了一条宽阔的区域带<sup>[45]</sup>。该区域的植物主要以壳斗科、樟科、竹林与针叶林(如马尾松、杉木林)为主(图 1)。在全球尺度上,热带和温带森林的 C 储量密度是相当的(242 vs. 239 Mg C hm<sup>-2</sup>)。相对于温带或北方森林,热带/亚热带森林以生物量形式存储的 C 更多(达 56%),而仅有 32%储存在森林土壤中<sup>[3]</sup>。

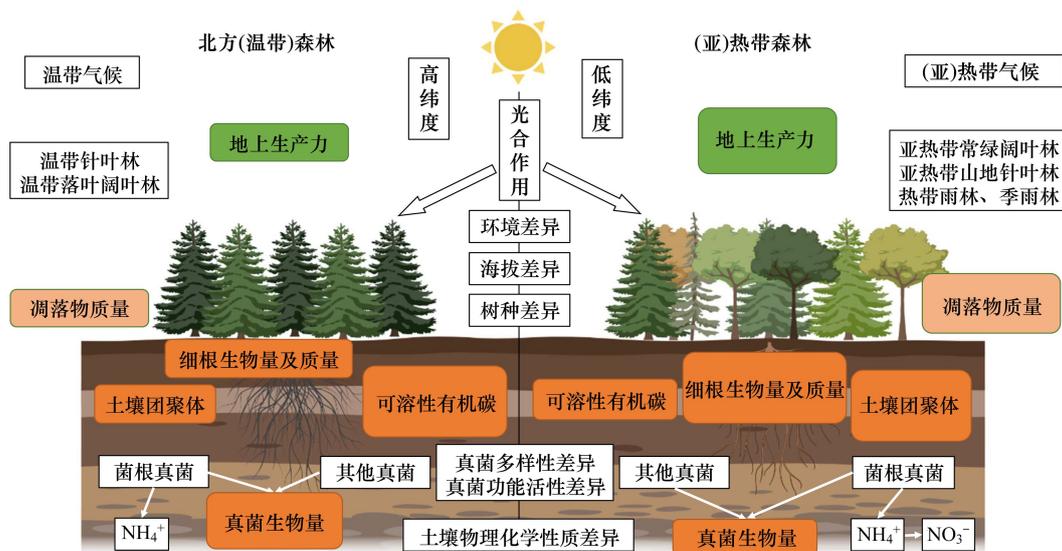


图 1 不同类型森林生态系统中菌根真菌及其他微生物介导的土壤 C 循环的差异

Fig.1 Differences in soil C cycling mediated by fungi across different forest ecosystems

图中彩色矩形的大小代表其相应参数的大小或质量的高低,不同菌根真菌关于 N 循环的差异同时会造成其 C 循环的部分差异

#### 3.1 (亚)热带森林生态系统菌根真菌对 C 库的影响

与温带(北方)森林类似,在热带和亚热带森林生态系统,菌根同样是影响 C 稳定或分解的重要因素。热带森林主要以 AM 树种为主(图 1),热带森林地上生物量为 162 GT,占 44%,显著高于温带/北方森林的 21%,表明 AM 植被对热带森林地上生物量 C 的贡献相对较大<sup>[25]</sup>。Rillig 等(2004)的研究表明,AM 真菌通过菌丝产生的糖蛋白对 SOM 的贡献不容被忽视,表明那些非源于凋落物的菌根真菌相关的 C 对土壤有机 C 库和 N 库的贡献甚至可能超过土壤微生物生物量的贡献<sup>[46]</sup>。Bereau 等<sup>[47]</sup>的研究发现,在水分充足条件下,菌根定殖可以提高宿主植物净光合作用、生长速率和 P 的吸收,而当土壤湿度到达某一阈值,菌根共生降低了双柱苏木(*Dicorynia guianensis*)植物幼苗的 C 的吸收,这可能与植物和菌根真菌在低光照强度下的 C 分配竞争有关。另有研究发现,AM 真菌的根外菌丝是湿润热带森林土壤 CO<sub>2</sub> 的主要释放源,表明 AM 真菌根外菌丝是 C 从热带森林树木到大气的重要途径,通过它们的高呼吸速率将植物来源的 C 迅速释放到大气<sup>[48]</sup>。在热带森林中,尽管 AM 真菌其菌丝本身对有机质矿化的促进作用有限,但它们可作为重要通道将 C 传递给其他土壤微生物<sup>[49]</sup>。近期的研究发现,在亚热带落叶和常绿阔叶林中,AM 树种比 EcM 树种具有更强的降解可溶性有机碳(DOC)的能力,但 AM 和 EcM 两种常绿针叶树其凋落物中 DOC 的生物降解速率无显著差异<sup>[50]</sup>。总而言

之,研究菌根真菌与植物之间的相互作用,厘清菌根介导 C 元素固定或分解的机理,是目前生态学较为热门和必要的研究课题。

### 3.2 全球变化对热带/亚热带森林中菌根真菌及其 C 库的影响

全球变化对热带、亚热带森林中的菌根真菌的影响不尽相同。例如,在热带森林生态系统,对于土壤真菌群落的影响,降水可能是比植物多样性或土壤养分更重要的因素,土壤中菌根真菌类群数量随年均降水量的增加而显著增加<sup>[51]</sup>。此外从全球尺度来看,大气 N 沉降或施氮肥可能会降低 EcM 真菌的生物多样性,改变 EcM 真菌的群落组成<sup>[52]</sup>。Vincent 和 Declercq<sup>[53]</sup>研究了全球变化对 EcM 真菌可能产生的影响,认为 eCO<sub>2</sub> 可能会增加树木的 C 固存,最终导致 EcM 真菌的菌丝生物量、群落组成发生变化,最终对 eCO<sub>2</sub> 产生正反馈。EcM 真菌对增温或全球变暖的响应相对微弱,而且是以种水平产生特异性差异的,其可能是通过改变养分循环,从而影响整个生态系统<sup>[54]</sup>。比较而言, EcM 森林对全球气候变化的适应能力更强,而 AM 森林可能对全球气候变化相对更为敏感<sup>[55]</sup>。例如, Maitra 等<sup>[56]</sup>发现在亚热带森林中,虽然干旱不会对土壤和根系中 AM 真菌 OTU 丰富度有显著影响,但是干旱会显著降低 AM 真菌根外菌丝密度、孢子密度和根侵染率。同样,热带森林的 AM 真菌对 N 输入的响应都表现为根侵染率、孢子密度和根外菌丝长度的强烈下降<sup>[57]</sup>。全球气候变化背景下, AM 和 EcM 真菌群落的响应变化,会进一步影响森林 C 循环相关功能。Averill 等<sup>[28]</sup>预测:①生态系统的无机 N 输入将有利于 AM 相关的树种,而不利于 EcM 相关的树种;②无机氮输入导致的森林中 EcM 真菌的下降将减少森林生物群落的地下 C 储存能力。Treseder<sup>[58]</sup>提倡在地球系统模型中更详细地纳入 AM 真菌,以改进我们对全球气候变化背景下的森林 C 储量的预测。总而言之,全球变化对于森林 C 循环有着复杂的影响,这就需要我们对其真菌介导的森林 C 汇功能进行机理分析。

## 4 菌根真菌驱动森林生态系统 C 循环功能的机制

### 4.1 菌根真菌与森林地下 C 的关系

凋落物的分解与森林生态系统 C 汇潜力有着直接的关系。早期研究认为,凋落物的分解速率一般是由气候、基质质量及其化学性质所决定<sup>[59-60]</sup>。后来研究发现,微生物群落组成也是影响凋落物分解的重要因素<sup>[61-63]</sup>。例如,基于“养分竞争假说”的加吉尔效应(Gadgil effect)认为,土壤中的菌根真菌与其他微生物都需要可利用养分以供应自身的生长和繁殖,两者的竞争关系导致了其他微生物的 N 限制,从而抑制了 SOM 的分解。Smith 和 Wan<sup>[64]</sup>应用资源比率理论(Resource-ratio theory)评估了真菌对不同形式有机 N 的竞争是否会影响凋落物的分解,结果发现 EcM 真菌相比于自由腐生真菌,在分解那些难分解凋落物时存在养分竞争方面的优势,只有在那些难分解有机物占主导的森林中,才会产生加吉尔效应<sup>[65-66]</sup>。虽然 EcM 真菌并不总是限制凋落物的分解,但 EcM 对 N 的吸收往往增加凋落物的碳氮比(C/N),这就间接地增大了凋落物的分解难度。因此,在 EcM 植物占主导的森林生态系统中,由于土壤 C/N 相对更高,加吉尔效应对土壤有机质分解的抑制作用可能比先前预测的更大。

SOM 的形成与凋落物分解亦息息相关。Cotrufo 等<sup>[67]</sup>提出的“微生物效率-基质稳定(microbial efficiency-matrix stabilization)假说”认为,不稳定的植物成分能被微生物更有效地利用,因此它们是微生物残体 C 的主要来源,这些通过微生物分解的产物通过促进聚集作用、与矿物土壤基质的强化学键结合作用等,成为稳定型 SOM 的主要前体。此外, SOM 的形成还与凋落物质量、C 饱和状态等有直接的联系<sup>[68]</sup>。不同树种及其菌根类型对于土壤 C 循环的影响存在显著差异。例如,有别于 EcM 真菌, AM 真菌无法直接利用土壤中的有机养分,而是偏向于利用“无机”营养模式,具有更快的有机质周转速率<sup>[69]</sup>。另有“缓慢分解(slow decay)假说”指出, EcM 真菌系统中的营养循环相对封闭,凋落物分解速率更慢,因而植物源有机 C 在土壤中的积累相对容易<sup>[70-71]</sup>。上述的“资源比率理论”和“微生物效率-基质稳定”两种假说都存在于森林生态系统中,它们共同说明了有机 C 在表层土壤中的分解速率,但对深层土壤中有机 C 的储存可能有着不同的影响<sup>[72]</sup>。

地下植物 C 输入主要通过根系-真菌途径进入土壤。真菌是主要的分解者以及森林生态系统中微生物源

SOM 的主要贡献者之一<sup>[73]</sup>。EcM 真菌是地下植物 C 的关键影响因素,高达 35% 的净初级产量通过宿主根系分配给 EcM<sup>[74]</sup>。地上植物凋落物被认为是 EcM 的重要营养来源,特别是 N 元素影响它们的多度和群落组成<sup>[23,75]</sup>。Whalen 等<sup>[76]</sup>的研究指出,根系相比于凋落物对土壤中真菌群落生物量、活性以及群落组成等影响更大。去除根系后,土壤微生物总生物量、土壤 C 储量显著减少,并且显著降低了土壤真菌群落中特定类群的相对多度,例如 EcM 真菌中的 *Russula* 以及病原菌和腐生菌中的 *Ascomycota*,同时根系去除会降低真菌的多度和群落构建的速度。

#### 4.2 不同菌根类型树种对于土壤 C 循环的影响机制

一般认为,森林土壤总 C 主要来自地上植物凋落物输入和地下根际输入,地上和地下两种输入途径对土壤 C 的贡献因森林生态系统类型而异。研究发现,北方森林表土腐殖质层累积的 C 主要来自地上植物凋落物输入以及腐生菌的分解作用,而更深层土累积的 C 来自于菌根真菌的贡献<sup>[22]</sup>。然而,在温带森林生态系统中新近的研究发现,森林 C 汇功能还依赖于地上植被类型与地下的真菌类型。例如,研究表明处在不同演替阶段的森林生态系统其 C 汇潜力与森林土壤真菌多样性之间密切相关<sup>[24]</sup>。在森林演替早期,地下 EcM 真菌占优势,土壤固持的 C 较少。及至森林演替后期,地上植被变化且伴随地下 EcM 真菌逐渐成为主导类群,其产生的黑化菌丝难以被分解,促进了腐殖质的形成,土壤 C 固持功能变得更强。此外,菌根真菌在 SOM 的形成与稳定过程中起重要作用<sup>[74]</sup>。一方面,菌根真菌可以通过直接的酶分解、化学氧化,以及供 C 方式促进其自身的异养生长,从而加速 SOM 的降解;另一方面,菌根真菌会与自由生长的腐生微生物发生资源竞争关系,从而潜在地抑制 SOM 的分解,导致更多土壤 C 的累积<sup>[74]</sup>。

菌根真菌在陆地生态系统中对土壤 C 循环的影响主要有以下三种方式:①通过导管 (conduit) 形式把植物光合作用固定的产物转运到土壤,从而增加植物-土壤途径的 C 输入<sup>[49,77-78]</sup>;②菌根共生体本身生物量对土壤有机 C 的贡献及其分泌土壤蛋白质所发挥的 C 汇功能<sup>[79-80]</sup>;③通过激发效应或控制土壤养分有效地调控土壤有机 C 的矿化<sup>[23,61,81]</sup>。AM 和 EcM 无论是在形态上还是在生理功能上都存在明显差异,因此菌根介导的森林土壤 C 循环很大程度上取决于(优势)树木的菌根类型和森林土壤中菌根真菌的群落组成<sup>[8,82]</sup>。树种菌根类型对于森林土壤 C 的影响主要有如下几个方面。

首先,不同菌根类型的树种在对宿主植物光合产物分配方面存在差异。EcM 植物通常可分配更多的碳水化合物给菌根真菌<sup>[83]</sup>,使得 EcM 植物比 AM 植物通过菌根释放到土壤中的 C 更多。AM 和 EcM 两种共生体在生产力<sup>[84-87]</sup>、菌根形成<sup>[88]</sup>以及细根结构<sup>[89-90]</sup>上都存在差异,这些差别影响到它们在地上生产力和地下 C 汇功能的贡献度。

其次,不同菌根真菌产生的根外菌丝的数量及其功能存在差别。菌根真菌的根外菌丝是土壤中重要的 C 源,通常认为 EcM 真菌产生的根外菌丝生物量要比 AM 真菌高出一个数量级<sup>[82]</sup>,但是 AM 真菌具有更加丰富的宿主植物物种<sup>[91]</sup>,可以形成不易分解的有机 C,产生球囊霉素相关土壤蛋白<sup>[46]</sup>等,使得 AM 真菌生物量同样是土壤有机 C 输入的重要组分。EcM 宿主凋落物比 AM 宿主凋落物的分解速率慢 1 倍以上<sup>[86-87]</sup>,在以 EcM 树种为优势树种的森林中会存在较多半分解的凋落物残体<sup>[8,69]</sup>,其土壤表层会有更多凋落物 C 积累<sup>[92]</sup>。Lin 等<sup>[93]</sup>通过盆栽试验,评价了活根和菌根真菌菌丝对其自身凋落物分解的相对影响,发现菌根真菌菌丝能显著降低凋落物质量损失,但以菌根类型对不同树种进行分类时,EcM 树种和 AM 菌树种的活根和菌根真菌对凋落物分解的影响差异不显著。

第三,不同菌根类型树种影响土壤微生物的代谢活性。土壤中与微生物 C 和 N 转化相关的胞外酶如  $\beta$ -1, 4-葡糖苷酶 (BG)、 $\beta$ -N-乙酰-氨基葡糖苷酶 (NAG) 活性以及微生物代谢熵 ( $qCO_2$ , 即单位微生物生物量的呼吸速率) 在不同菌根类型森林生态系统中存在明显差异。例如,温带和亚热带 AM 树种占主导的森林生态系统其土壤 BG 酶活性显著高于 EcM 树种占主导的森林<sup>[94-95]</sup>,而不同菌根类型森林土壤 NAG 酶活性显著不同<sup>[96]</sup>。单位微生物生物量下土壤 BG 和 NAG 酶活性表现为 EcM 森林显著高于 AM 森林<sup>[97]</sup>,说明在 EcM 占主导的森林生态系统,微生物对土壤胞外酶的投资更大,并且微生物对于合成获取 N 的胞外酶的投资大于 C

相关胞外酶<sup>[95,97]</sup>。类似地,经微生物生物量标准化的  $qCO_2$  表现为 EcM 森林显著高于 AM 森林<sup>[95,98]</sup>,表明在 EcM 森林,土壤微生物的 C 利用效率更低<sup>[99-100]</sup>。因此,不同菌根树种主导的森林生态系统中,土壤微生物功能活性存在差异,会影响土壤养分状况以及共生树种的生长,随后土壤微生物和地上植物共同影响和驱动森林土壤 C 循环。

## 5 存在的问题及未来研究展望

菌根真菌作为森林生态系统地下最重要的微生物功能类群组分,是森林生态系统土壤 C 循环和贮存的关键影响因子。随着分子生物学技术的发展,人们已经对森林生态系统真菌组开展了较多的基础性研究,明确了真菌多样性和群落组成对于维系森林生态系统地上和地下有机物分解、C 转化、C 平衡方面的关键作用。然而,菌根真菌对森林 C 汇功能特别是土壤 C 库变化的影响机制和内在作用机理还缺乏系统深入的认知,建议未来的研究应重视如下几个方面:

应加强基于野外长期控制实验的关于菌根类型对森林 C 汇功能实验研究。例如,作为世界上最大的生物多样性实验网络平台,TreeDivNet (<https://treedivnet.ugent.be/>) 目前汇聚了全球 29 个实验,植树总数超过 120 万株;该平台致力于通过长期定位试验,研究树种多样性(包括菌根类型)与森林生态系统功能之间的关系。我们于 2021 年在福建上杭建立了“树种菌根类型与森林生态过程长期试验平台”,拟开展亚热带森林典型 AM 和 EcM 树种组合如何影响土壤生物多样性及森林 C 汇功能方面的研究。

其次需要进一步发展菌根真菌多样性的研究方法与技术。例如在二代测序技术的基础上,有待三代测序技术其测序精度提高后,更广泛地应用于森林生态系统菌根真菌多样性的检测。三代测序在读长方面的优势,无疑将显著提高菌根真菌物种分子鉴定方面的准确性,有助于甄别参与森林生态系统 C 循环功能的真菌物种或类群。然而在实践中,仍然需要重视菌根真菌的形态学研究,如菌丝、孢子、侵染强度等性状往往是响应环境因子的敏感指标,因此在采用分子生物学研究方法的同时,同样需要重视发展形态学研究方法与技术。

全球变化对菌根真菌及森林土壤 C 汇功能的影响研究有待加强。空间尺度方面,全球变化对于森林生态系统及其菌根真菌的影响较为复杂,结果往往会因研究地点、森林类型、树种特性等不同而差异明显。时间尺度上,由于全球变化可视作一种长期性的环境压力,森林生态系统中树木、菌根真菌及其功能会存在一种逐渐的适应性或耐受力,因此短期响应与反馈可能不足以准确体现全球变化对于森林生态系统的影响。总之应加强不同时空尺度下,森林生态系统中菌根真菌多样性及其生态功能对全球变化的响应与反馈研究。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] Keenan R J, Reams G A, Achard F, de Freitas J V, Grainger A, Lindquist E. Dynamics of global forest area; results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 2015, 352: 9-20.
- [ 2 ] Bonan G B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 2008, 320(5882): 1444-1449.
- [ 3 ] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, McGuire A D, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 2011, 333(6045): 988-993.
- [ 4 ] Lebeis S L. Greater than the sum of their parts: characterizing plant microbiomes at the community-level. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 24: 82-86.
- [ 5 ] Houghton R A, Byers B, Nassikas A A. A role for tropical forests in stabilizing atmospheric  $CO_2$ . *Nature Climate Change*, 2015, 5(12): 1022-1023.
- [ 6 ] Cahanovitz R, Livne-Luzon S, Angel R, Klein T. Ectomycorrhizal fungi mediate belowground carbon transfer between pines and oaks. *The ISME Journal*, 2022, 16(5): 1420-1429.
- [ 7 ] Brundrett M C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 2009, 320(1): 37-77.
- [ 8 ] Averill C, Turner B L, Finzi A C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, 2014, 505(7484): 543-545.

- [ 9 ] Jo I, Fei S, Oswalt C, Domke G, Phillips R P. Shifts in dominant tree mycorrhizal associations in response to anthropogenic impacts. *Science Advances*, 2019, 5(4): eaav6358.
- [ 10 ] Caravaca F, Hernández T, Garcia C, Roldán A. Improvement of rhizosphere aggregate stability of afforested semiarid plant species subjected to mycorrhizal inoculation and compost addition. *Geoderma*, 2002, 108(1/2): 133-144.
- [ 11 ] Zhang H Q, Liu Z K, Chen H, Tang M. Symbiosis of arbuscular mycorrhizal fungi and *Robinia pseudoacacia* L. improves root tensile strength and soil aggregate stability. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0153378.
- [ 12 ] Terrer C, Phillips R P, Hungate B A, Rosende J, Pett-Ridge J, Craig M E, van Groenigen K J, Keenan T F, Sulman B N, Stocker B D, Reich P B, Pellegrini A F A, Pendall E, Zhang H, Evans R D, Carrillo Y, Fisher J B, Van Sundert K, Vicca S, Jackson R B. A trade-off between plant and soil carbon storage under elevated CO<sub>2</sub>. *Nature*, 2021, 591(7851): 599-603.
- [ 13 ] Bonan G B, Shugart H H. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1989, 20: 1-28.
- [ 14 ] Post W M, Emanuel W R, Zinke P J, Stangenberger A G. Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, 1982, 298(5870): 156-159.
- [ 15 ] Heinemeyer A, Hartley I, Evans S, De la Fuente J A C, Ineson P. Forest soil CO<sub>2</sub> flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas. *Global Change Biology*, 2007, 13(8): 1786-1797.
- [ 16 ] Godbold D L, Hoosbeek M R, Lukac M, Cotrufo M F, Janssens I A, Ceulemans R, Polle A, Velthorst E J, Scarascia-Mugnozza G, De Angelis P, Miglietta F, Peressotti A. Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter. *Plant and Soil*, 2006, 281(1): 15-24.
- [ 17 ] Heimann M, Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 2008, 451(7176): 289-292.
- [ 18 ] Phillips, Meier, Bernhardt, Grandy, Wickings, Finzi. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO<sub>2</sub>. *Ecology Letters*, 2012, 15(9): 1042-1049.
- [ 19 ] Langley J A, Hungate B A. Mycorrhizal controls on belowground litter quality. *Ecology*, 2003, 84(9): 2302-2312.
- [ 20 ] Cairney J W G. Extramatrical mycelia of ectomycorrhizal fungi as moderators of carbon dynamics in forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 47: 198-208.
- [ 21 ] Wallander H, Ekblad A, Godbold D L, Johnson D, Bahr A, Baldrian P, Björk R G, Kieliszewska-Rokicka B, Kjølter R, Kraigher H, Plassard C, Rudawska M. Evaluation of methods to estimate production, biomass and turnover of ectomycorrhizal mycelium in forests soils - A review. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 1034-1047.
- [ 22 ] Clemmensen K E, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay R D, Wardle D A, Lindahl B D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 2013, 339(6127): 1615-1618.
- [ 23 ] Lindahl B, Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi - potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1443-1447.
- [ 24 ] Clemmensen K E, Finlay R D, Anders D, Jan S, Wardle D A, Lindahl B D. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1525-1536.
- [ 25 ] Soudzilovskaia N A, van Bodegom P M, Terrer C, Zelfde M V, McCallum I, Luke McCormack M, Fisher J B, Brundrett M C, de Sa N C, Tedersoo L. Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 5077.
- [ 26 ] Federici S, Tubiello F N, Salvatore M, Jacobs H, Schmidhuber J. New estimates of CO<sub>2</sub> forest emissions and removals: 1990-2015. *Forest Ecology and Management*, 2015, 352: 89-98.
- [ 27 ] Akinyede R, Taubert M, Schrupf M, Trumbore S, Küsel K. Rates of dark CO<sub>2</sub> fixation are driven by microbial biomass in a temperate forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 150: 107950.
- [ 28 ] Averill C, Dietze M C, Bhatnagar J M. Continental-scale nitrogen pollution is shifting forest mycorrhizal associations and soil carbon stocks. *Global Change Biology*, 2018, 24(10): 4544-4553.
- [ 29 ] Lu X K, Vitousek P M, Mao Q G, Gilliam F S, Luo Y Q, Turner B L, Zhou G Y, Mo J M. Nitrogen deposition accelerates soil carbon sequestration in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(16): e2020790118.
- [ 30 ] Deng L, Zhu G Y, Tang Z S, Shanguan Z P. Global patterns of the effects of land-use changes on soil carbon stocks. *Global Ecology and Conservation*, 2016, 5: 127-138.
- [ 31 ] An H, Wu X Z, Zhang Y R, Tang Z S. Effects of land-use change on soil inorganic carbon: a meta-analysis. *Geoderma*, 2019, 353: 273-282.
- [ 32 ] Li Y F, Hu S D, Chen J H, Müller K, Li Y C, Fu W J, Lin Z W, Wang H L. Effects of biochar application in forest ecosystems on soil properties and greenhouse gas emissions: a review. *Journal of Soils and Sediments*, 2018, 18(2): 546-563.
- [ 33 ] Makipaa R A S, Abramoff R O S, Adameczyk B R O, Baldy R N, Biryol C, Bosela M C, Casals E R, Yuste O, Dondini M R T, Filipek S R A, Garcia O, Gros R, Gomoryova E R K, Hashimoto O J, Hassegawa M, Immonen E E, Laiho R A A, Li H H, Li Q, Luyssaert S, Menival L R,

- Mori T, Naudts K, Santonja M E, Smolander A O, Toriyama J P, Tupek B R, Ubeda A, Verkerk P, Lehtonen A L S. How does management affect soil C sequestration and greenhouse gas fluxes in boreal and temperate forests - a review. *Forest Ecology and Management*, 2023, 529: 120637.
- [34] Dorothea F, Markus R, Michael B, Kirsten T, David F, Mahecha M D, Pete S, der Velde M V, Sara V, Flurin B, Christian B, Nina B, Canadell J G, Philippe C, Wolfgang C, Andreas I, Franco M, Ben P, Anja R, Seneviratne S I, Ariane W, Martin W, Zavala Miguel A, Jakob Z. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Global Change Biology*, 2015, 21(8): 2861-2880.
- [35] Brando P M, Paolucci L, Ummenhofer C C, Ordway E M, Hartmann H, Cattau M E, Rattis L, Medjibe V, Coe M T, Balch J. Droughts, wildfires, and forest carbon cycling: a pantropical synthesis. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2019, 47: 555-581.
- [36] Treseder K K, Allen M F. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 189-200.
- [37] Hanson C A, Allison S D, Bradford M A, Wallenstein M D, Treseder K K. Fungal taxa target different carbon sources in forest soil. *Ecosystems*, 2008, 11(7): 1157-1167.
- [38] Högberg M N, Briones M J I, Keel S G, Metcalfe D B, Campbell C, Midwood A J, Thornton B, Hurry V, Linder S, Näsholm T, Högberg P. Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist*, 2010, 187(2): 485-493.
- [39] Alberton O, Kuyper T W, Gorissen A. Competition for nitrogen between *Pinus sylvestris* and ectomycorrhizal fungi generates potential for negative feedback under elevated CO<sub>2</sub>. *Plant and Soil*, 2007, 296(1): 159-172.
- [40] Wardle D, Jonsson M, Bansal S, Bardgett R, Gundale M, Metcalfe D. Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment. *Journal of Ecology*, 2012, 100(1): 16-30.
- [41] Averill C, Hawkes C V. Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling. *Ecology Letters*, 2016, 19(8): 937-947.
- [42] Garcia M O, Ovasapyan T, Greas M, Treseder K K. Mycorrhizal dynamics under elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization in a warm temperate forest. *Plant and Soil*, 2008, 303(1): 301-310.
- [43] Morrison E W, Pringle A, van Diepen L T A, Grandy A S, Melillo J M, Frey S D. Warming alters fungal communities and litter chemistry with implications for soil carbon stocks. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 132: 120-130.
- [44] Jørgensen K, Granath G, Strengbom J, Lindahl B. Links between boreal forest management, soil fungal communities and belowground carbon sequestration. *Functional Ecology*, 2021, 36(2): 392-405.
- [45] Ashton P, Zhu H. The tropical-subtropical evergreen forest transition in East Asia: An exploration. *Plant Diversity*, 2020, 42(4): 255-280.
- [46] Rillig M. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 2004, 84(4): 355-363.
- [47] Béreau M, Bonal D, Louisanna E, Garbaye J. Do mycorrhizas improve tropical tree seedling performance under water stress and low light conditions? A case study with *Dicorynia guianensis* (Caesalpinaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 2005, 21(4): 375-381.
- [48] Nottingham A T, Turner B L, Winter K, van der Heijden M G A, Tanner E V J. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest. *New Phytologist*, 2010, 186(4): 957-967.
- [49] Nottingham A T, Turner B L, Winter K, Chamberlain P M, Stott A, Tanner E V J. Root and arbuscular mycorrhizal mycelial interactions with soil microorganisms in lowland tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, 85(1): 37-50.
- [50] Ding Y D, Xie X Y, Ji J H, Li Q Q, Xu J W, Mao R. Tree mycorrhizal effect on litter-leached DOC amounts and biodegradation is highly dependent on leaf habits in subtropical forests of Southern China. *Journal of Soils and Sediments*, 2021, 21(11): 3572-3579.
- [51] McGuire K L, Fierer N, Bateman C, Treseder K K, Turner B L. Fungal community composition in neotropical rain forests: the influence of tree diversity and precipitation. *Microbial Ecology*, 2012, 63(4): 804-812.
- [52] Kivlin S N, Emery S M, Rudgers J A. Fungal symbionts alter plant responses to global change. *American Journal of Botany*, 2013, 100(7): 1445-1457.
- [53] Vincent B, Declercq S. Ectomycorrhizal fungi and trees: brothers in arms in the face of anthropogenic activities and their consequences. *Symbiosis*, 2021, 84(3): 337-351.
- [54] Liu Y, He F L. Warming shifts soil microbial communities and tropical tree seedling mortality. *Ecology*, 2022, 103(12): e3810.
- [55] Li J W, Shangguan Z, Deng L. Variations of belowground C and N cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests across China. *Soil Research*, 2020, 58(5): 441-451.
- [56] Maitra P, Zheng Y, Chen L, Wang Y L, Ji N N, Lü P P, Gan H Y, Li X C, Sun X, Zhou X H, Guo L D. Effect of drought and season on arbuscular mycorrhizal fungi in a subtropical secondary forest. *Fungal Ecology*, 2019, 41: 107-115.
- [57] Zhang T A, Chen H Y H, Ruan H H. Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes. *The ISME Journal*, 2018, 12(7):

1817-1825.

- [58] Treseder K. Model behavior of arbuscular mycorrhizal fungi: predicting soil carbon dynamics under climate change. *Botany*, 2016, 94(6): 417-423.
- [59] Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, 1978, 59(3): 465-472.
- [60] Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 1997, 79(3): 439.
- [61] Gadgil R L, Gadgil P D. Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature*, 1971, 233(5315): 133.
- [62] Bradford M A, Veen G F, Bonis A, Bradford E M, Classen A T, Cornelissen J H C, Crowther T W, De Long J R, Freschet G T, Kardol P, Manrubia-Freixa M, Maynard D S, Newman G S, Logtestijn R S P, Viketoft M, Wardle D A, Wieder W R, Wood S A, van der Putten W H. A test of the hierarchical model of litter decomposition. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(12): 1836-1845.
- [63] Glassman S I, Weihe C, Li J, Albright M B N, Looby C I, Martiny A C, Treseder K K, Allison S D, Martiny J B H. Decomposition responses to climate depend on microbial community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115: 11994-11999.
- [64] Smith G R, Wan J. Resource-ratio theory predicts mycorrhizal control of litter decomposition. *New Phytologist*, 2019, 223(3): 1595-1606.
- [65] Rineau F, Roth D, Shah F, Smits M, Johansson T, Canbäck B, Olsen P, Persson P, Grell M, Lindquist E, Grigoriev I, Lange L, Tunlid A. The ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* converts organic matter in plant litter using a trimmed brown-rot mechanism involving Fenton chemistry. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(6): 1477-1487.
- [66] Shah F, Nicolás C, Bentzer J, Ellström M, Smits M, Rineau F, Canbäck B, Floudas D, Carleer R, Lackner G, Braesel J, Hoffmeister D, Henriessat B, Ahrén D, Johansson T, Hibbett D, Martin F, Persson P, Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi decompose soil organic matter using oxidative mechanisms adapted from saprotrophic ancestors. *New Phytologist*, 2016, 209(4): 1705-1719.
- [67] Cotrufo M F, Wallenstein M D, Boot C M, Denef K, Paul E. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 988-995.
- [68] Castellano M J, Mueller K E, Olk D C, Sawyer J E, Six J. Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept. *Global Change Biology*, 2015, 21(9): 3200-3209.
- [69] Phillips R P, Brzostek E, Midgley M G. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 41-51.
- [70] Northup R R, Yu Z S, Dahlgren R A, Vogt K A. Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature*, 1995, 377(6546): 227-229.
- [71] Cotrufo M F, Ranalli M G, Haddix M L, Six J, Lugato E. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience*, 2019, 12(12): 989-994.
- [72] Craig M E, Turner B L, Chao L, Keith C, Johnson D J, Phillips R P. Tree mycorrhizal type predicts within-site variability in the storage and distribution of soil organic matter. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3317-3330.
- [73] Liang C, Amelung W, Lehmann J, Kästner M. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. *Global Change Biology*, 2019, 25(11): 3578-3590.
- [74] Frey S D. Mycorrhizal fungi as mediators of soil organic matter dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2019, 50: 237-259.
- [75] Baumert V L, Vasilyeva N A, Vladimirov A A, Meier I C, Kögel-Knabner I, Mueller C W. Root exudates induce soil macroaggregation facilitated by fungi in subsoil. *Frontiers in Environmental Science*, 2018, 6: 140.
- [76] Whalen E D, Lounsbury N, Geyer K, Anthony M, Morrison E, van Diepen L T A, Le Moine J, Nadelhoffer K, vanden Enden L, Simpson M J, Frey S D. Root control of fungal communities and soil carbon stocks in a temperate forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 161: 108390.
- [77] Drigo B, Pijl A S, Duyts H, Kielak A M, Gamper H A, Houtekamer M J, Boschker H T S, Bodelier P L E, Whiteley A S, van Veen J A, Kowalchuk G A. Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(24): 10938-10942.
- [78] Fernandez C W, Langley J A, Chapman S, McCormack M L, Koide R T. The decomposition of ectomycorrhizal fungal necromass. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 93: 38-49.
- [79] Rillig M C. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 2004, 7(8): 740-754.
- [80] Treseder K K, Turner K M. Glomalin in ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 2007, 71(4): 1257-1266.
- [81] Cheng L, Booker F L, Tu C, Burkey K O, Zhou L S, Shew H D, Ruffy T W, Hu S J. Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO<sub>2</sub>. *Science*, 2012, 337(6098): 1084-1087.
- [82] Brzostek E R, Danilo D, Brown Z A, Phillips R P. Mycorrhizal type determines the magnitude and direction of root-induced changes in

- decomposition in a temperate forest. *New Phytologist*, 2015, 206(4): 1274-1282.
- [83] Soudzilovskaia N A, van der Heijden M G A, Cornelissen J H C, Makarov M I, Onipchenko V G, Maslov M N, Akhmetzhanova A A, van Bodegom P M. Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytologist*, 2015, 208(1): 280-293.
- [84] Read D J, Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? *New Phytologist*, 2003, 157(3): 475-492.
- [85] Vargas R, Baldocchi D D, Querejeta J I, Curtis P S, Hasselquist N J, Janssens I A, Allen M F, Montagnani L. Ecosystem CO<sub>2</sub> fluxes of arbuscular and ectomycorrhizal dominated vegetation types are differentially influenced by precipitation and temperature. *New Phytologist*, 2010, 185(1): 226-236.
- [86] Vesterdal L, Elberling B, Christiansen J R, Callesen I, Schmidt I K. Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 2012, 264: 185-196.
- [87] Lin G G, McCormack M L, Ma C G, Guo D L. Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests. *New Phytologist*, 2017, 213(3): 1440-1451.
- [88] Withington J M, Reich P B, Oleksyn J, Eissenstat D M. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 2006, 76(3): 381-397.
- [89] Hobbie S E, Ogdahl M, Chorover J, Chadwick O A, Oleksyn J, Zytowski R, Reich P B. Tree species effects on soil organic matter dynamics: the role of soil cation composition. *Ecosystems*, 2007, 10(6): 999-1018.
- [90] Mueller K E, Eissenstat D M, Hobbie S E, Oleksyn J, Jagodzinski A M, Reich P B, Chadwick O A, Chorover J. Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment. *Biogeochemistry*, 2012, 111(1): 601-614.
- [91] Öpik M, Davison J, Moora M, Zobel M. DNA-based detection and identification of Glomeromycota: the virtual taxonomy of environmental sequences. *Botany*, 2014, 92(2): 135-147.
- [92] 刘满强, 胡锋, 陈小云. 土壤有机碳稳定机制研究进展. *生态学报*, 2007, 27(6): 2642-2650.
- [93] Lin G G, Chen Z X, Zeng D H. Presence of mycorrhizal fungal hyphae rather than living roots retards root litter decomposition. *Forests*, 2019, 10(6): 502.
- [94] Yin R, Deng H, Wang H L, Zhang B. Vegetation type affects soil enzyme activities and microbial functional diversity following re-vegetation of a severely eroded red soil in sub-tropical China. *Catena*, 2014, 115: 96-103.
- [95] Zhou Z H, Wang C K, Jin Y. Stoichiometric responses of soil microflora to nutrient additions for two temperate forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53(4): 397-406.
- [96] Brzostek E R, Finzi A C. Substrate supply, fine roots, and temperature control proteolytic enzyme activity in temperate forest soils. *Ecology*, 2011, 92(4): 892-902.
- [97] Cheeke T E, Phillips R P, Brzostek E R, Anna R, Bever J D, Petra F. Dominant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function. *New Phytologist*, 2017, 214(1): 432-442.
- [98] Parfitt R L, Scott N A, Ross D J, Salt G J, Tate K R. Land-use change effects on soil C and N transformations in soils of high N status: comparisons under indigenous forest, pasture and pine plantation. *Biogeochemistry*, 2003, 66(3): 203-221.
- [99] Sinsabaugh R L, Moorhead D L, Xu X F, Litvak M E. Plant, microbial and ecosystem carbon use efficiencies interact to stabilize microbial growth as a fraction of gross primary production. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1518-1526.
- [100] Xu X F, Schimel J P, Janssens I A, Song X A, Song C C, Yu G R, Sinsabaugh R L, Tang D D, Zhang X C, Thornton P E. Global pattern and controls of soil microbial metabolic quotient. *Ecological Monographs*, 2017, 87(3): 429-441.