

DOI: 10.20103/j.stxb.202405301251

班明江, 赵诺, 彭思利, 葛之葳, 邢玮, 李楠楠, 毛岭峰. 丛枝和外生菌根森林土壤微生物残体碳对有机碳贡献的整合分析. 生态学报, 2024, 44(24): 11254-11264.

Ban M J, Zhao N, Peng S L, Ge Z W, Xing W, Li N N, Mao L F. Meta-analysis of the contributions of microbial necromass carbon on soil organic carbon in arbuscular mycorrhizae-dominated and ectomycorrhizae-dominated forests. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(24): 11254-11264.

丛枝和外生菌根森林土壤微生物残体碳对有机碳贡献的整合分析

班明江¹, 赵 诺¹, 彭思利^{1,*}, 葛之葳¹, 邢 玮², 李楠楠³, 毛岭峰¹

1 南方现代林业协同创新中心, 南京林业大学生态与环境学院, 南京 210037

2 江苏省林业科学研究院, 南京 211153

3 水利部南水北调规划设计管理局, 北京 100038

摘要: 土壤微生物残体碳在有机碳 (SOC) 形成过程中具有重要作用。为了量化评估不同菌根类型森林土壤微生物残体碳对 SOC 的贡献, 对 80 篇已发表的文献进行了 Meta 分析, 明确了丛枝菌根 (AM) 和外生菌根 (EM) 树种占优势的森林土壤细菌和真菌残体碳含量及其在 SOC 中的占比差异。结果表明, EM 森林表层土壤微生物、真菌、细菌残体碳含量及其对 SOC 的贡献均显著高于 AM 森林; 而 EM 和 AM 森林底层土壤中三者含量及其占 SOC 比例差异均不显著。两种森林表层土壤微生物残体碳含量均显著高于底层土壤, 且表层土壤真菌残体碳含量均显著高于细菌残体碳含量。在表层土壤中, EM 森林土壤微生物残体碳含量变化范围为 0.08—89.17 g/kg, 其中, 真菌和细菌残体碳平均含量分别为 12.75 g/kg 和 3.98 g/kg, 对 SOC 的平均贡献分别为 27.78% 和 10.68%; AM 森林土壤微生物残体碳含量变化范围为 0.54—71.64 g/kg, 其中, 真菌和细菌残体碳平均含量为 6.42 g/kg 和 2.31 g/kg, 占 SOC 比例分别为 22.65% 和 8.84%。环境因子调控着土壤微生物残体碳的积累, SOC、总氮 (TN) 和年平均温度 (MAT) 是影响 AM 和 EM 森林土壤微生物残体碳的重要因素, EM 森林中较高的 SOC 和 TN 含量及较低的 MAT 有利于微生物残体碳的积累, 而 AM 森林中较高的 pH 和 MAT 促进了微生物残体的分解。

关键词: 菌根; 微生物残体碳; 真菌残体碳; 细菌残体碳; 森林

Meta-analysis of the contributions of microbial necromass carbon on soil organic carbon in arbuscular mycorrhizae-dominated and ectomycorrhizae-dominated forests

BAN Mingjiang¹, ZHAO Nuo¹, PENG Sili^{1,*}, GE Zhiwei¹, XING Wei², LI Nannan³, MAO Lingfeng¹

1 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Ecology and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

2 Jiangsu Academy of Forestry Sciences, Nanjing 211153, China

3 Bureau of South to North Water Transfer of Planning, Designing and Management, Ministry of Water Resources, Beijing 100038, China

Abstract: Microbial necromass carbon plays a crucial role in the formation of soil organic carbon (SOC). This study conducted a Meta-analysis of 80 published papers to quantify how microbial necromass carbon contributed to SOC in different mycorrhizal forests. The differences in the contents of microbial necromass carbon and their proportions of SOC in arbuscular mycorrhizae-dominated (AM) and ectomycorrhizae-dominated (EM) forests were specifically examined, with a

基金项目: 南水北调西线工程调水对长江黄河生态环境影响及应对策略 (2022YFC3202400); 国家自然科学基金 (32271712); 江苏省科技厅社会发展面上项目 (BE2022792)

收稿日期: 2024-05-30; **采用日期:** 2024-08-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: pengsili@njfu.edu.cn

particular emphasis on bacterial and fungal necromass carbon. The results showed the contents of microbial, bacterial and fungal necromass carbon, as well as their contributions to SOC in the topsoils of EM forests were significantly higher than those in AM forests. However, in the subsoils, no significant differences were observed in the microbial necromass carbon contents between AM and EM forests. For both types of forests, the contents of microbial necromass carbon (including fungal and bacterial necromass carbon) in the topsoils were significantly higher than that in the subsoils, and the contents of fungal necromass carbon in the topsoils were significantly higher than that of bacterial necromass carbon. This implied the fungal necromass carbon was the primary source of microbial-derived carbon in the topsoils of two forest types. In the topsoils, the contents of microbial necromass carbon in EM forests ranged from 0.08 to 89.17 g/kg. The average contents of fungal and bacterial necromass carbon were 12.75 g/kg and 3.98 g/kg, contributing 27.78% and 10.68% to SOC, respectively. By contrast, the contents of microbial necromass carbon in the topsoils of AM forests ranged from 0.54 to 71.64 g/kg. The average content of fungal necromass carbon was 6.42 g/kg, and the bacterial necromass carbon was 2.31 g/kg, accounting for 22.65% and 8.84% of SOC, respectively. Environmental factors had significant impacts on the accumulation of microbial necromass carbon. Random forest model predictions indicated that the contents of SOC, total nitrogen (TN), and mean annual temperature (MAT) were important drivers of microbial necromass carbon in both AM and EM forests. Higher SOC and TN contents and lower MAT in EM forests, were found to stimulate the accumulation of microbial necromass carbon. Conversely, higher soil pH and MAT values in AM forests promoted the decomposition of microbial necromass. This study analyzed the contributions of microbial-derived carbon to SOC and revealed the key factors influencing microbial-derived carbon accumulations in AM and EM forests. The results provided a theoretical basis for understanding the roles of soil microbes in SOC stabilization and transformation in the AM and EM forests.

Key Words: mycorrhiza; microbial necromass carbon; fungal necromass carbon; bacterial necromass carbon; forest

土壤是陆地生态系统最大碳库,全球土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)储量约 1550 Gt,是植被碳库的 2.7 倍^[1],SOC 库的微小变化都能显著影响全球大气碳浓度^[2]。SOC 指土壤有机质中的碳,主要由动植物和微生物残体、腐殖质和根系分泌物等一系列化合物组成。SOC 的形成历经了多种理论的发展,传统的“腐殖化理论”认为难分解植物凋落物有利于 SOC 积累和稳定,而以“微生物碳泵”为代表的理论认为,微生物残体碳是土壤稳定性碳的主要来源^[3-4]。一项全球数据的 Meta 分析表明,微生物残体碳对农田、草地和森林生态系统 SOC 的贡献分别达到 51%,47%和 35%^[5]。土壤微生物在 SOC 形成过程中具有关键作用,其通过体外修饰和体内周转将植物源底物合成为自身生物量和分解代谢产物,并经过不断迭代贡献于 SOC 的形成、积累和稳定过程^[4,6]。氨基糖是土壤微生物细胞壁的重要组分,可在土壤中长期保存^[7-8]。土壤中常见且能被提取量化的氨基糖有四类,分别为氨基葡萄糖(Glucosamine, GlcN)、胞壁酸(Muramic acid, MurA)、甘露糖胺(Mannosamine, ManN)和氨基半乳糖(Galactosamine, GalN)^[9]。GlcN 是真菌细胞壁几丁质的主要组分,MurA 只存在于细菌肽聚糖中,MurA 和 GlcN 分别被用于表征细菌和真菌残体碳的含量^[10]。

菌根是菌根真菌与植物根系形成的互利共生体,丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)和外生菌根(Ectomycorrhiza, EM)是分布最广泛的两种菌根类型^[11]。在这一共生关系中,菌根真菌帮助植物吸收矿质养分,以换取其生长所需的碳水化合物。菌根真菌在生态系统 SOC 输入、形成、稳定和分解中具有重要作用^[12]。首先,菌根真菌是植物源 SOC 向土壤运转的“桥梁”。其次,菌根真菌庞大的菌丝生物量、特异性的分泌物、较快的周转速率,以及菌根真菌残体中黑色素和几丁质等组分长期稳定地存在于土壤中,增加了 SOC 的积累^[13]。同时,菌根真菌菌丝、分泌物及根际微环境对土壤矿物颗粒产生物理、化学和生物团聚作用^[14-15],可为土壤有机质提供物理保护或产生根际激发效应^[16]。

在森林生态系统中,几乎所有树木都能形成 AM 或 EM,两者不仅在形态上存在差异,而且参与森林土壤碳循环过程的强度和方式也有明显差异。据估计,EM 植物直接分配给 EM 真菌的碳(占植物净初级生产力

的 1%—22%) 高于 AM 植物向 AM 真菌输送量(占 4%—20%)^[17]。其中,根外菌丝是菌根真菌生物量的重要部分,EM 真菌菌丝生物量比 AM 真菌大且分解速度慢^[18],每年约有 3.93、9.07 Gt 的 CO₂ 经陆地植物固定后分配给 AM 和 EM 真菌菌丝体^[19]。此外,EM 真菌可以分泌氧化酶类,帮助其直接从凋落物中吸收氮,致使其他分解微生物氮限制,抑制了有机质的分解;而 AM 真菌可以分泌特异性糖蛋白,作为胶结剂促进土壤团聚体形成,对土壤有机质形成物理保护。因此,与按照群落外貌(叶片)特征分类(如阔叶林、常绿阔叶林和落叶阔叶林等)相比,按照建群种菌根类型对森林进行分类能更好地解释生态系统土壤碳循环差异性^[20]。根据树木与 AM 或 EM 真菌共生特点可以将其分为 AM 或 EM 树种。由于建群种控制着森林群落环境和群落结构,可用建群树种菌根类型代表该森林菌根类型^[21—22],将森林划分为 AM 或 EM 森林。

一般认为,AM 森林植物净初级生产力更高,凋落物产量和质量更高;而 EM 森林因其凋落物碳或木质素与 N 的比值高于 AM 森林,分解速度更慢,表层土壤 SOC 储量更高^[23—24]。森林菌根类型的不同,调控着森林土壤微生物群落结构,进而导致土壤微生物残体碳累积过程差异^[25],但目前 AM 和 EM 森林 SOC 积累过程中的微生物机制尚不明确。鉴于此,为了评估 AM 和 EM 森林土壤微生物残体碳对 SOC 积累的贡献,本研究通过 Meta 分析将现有相关研究成果进行整合,构建 AM 和 EM 森林土壤微生物残体碳数据集,综合定量评估 AM 和 EM 森林土壤细菌和真菌残体碳含量及其对 SOC 相对贡献;并通过分析环境因子与微生物残体碳积累相关关系,探究影响不同菌根类型森林微生物残体碳的关键因子,旨在为 AM 和 EM 森林 SOC 固存的微生物机制提供一定的理论参考。

1 材料与方法

1.1 数据收集

本文以“microbial residue”OR“amino sugar”OR“microbial necromass”OR“fungal residue”OR“bacterial residue”OR“fungal necromass”OR“bacterial necromass”AND“forest”OR“plantation”为关键词于 2023 年 10 月对 Web of Science(<https://webofknowledge.com>)和以“微生物残体”或“真菌残体”或“细菌残体”或“氨基糖”和“森林”为关键词在中国知网(<https://kns.cnki.net>)中进行文献检索。将文献按照以下标准进行筛选:(1)至少有一个关于微生物残体的特征值(例如 GalN、MurA、ManN、GlcN、微生物残体碳、细菌残体碳、真菌残体碳和氨基糖含量以及它们之间的比值)可以在文献中直接得到或者通过计算得到;(2)文献中出现多种处理时,只选取对照组纳入;(3)室内培养实验中,氨基糖含量为初始氨基糖含量;(4)选取矿质层数据,排除有机质层数据。最终获得 80 篇符合条件的文献,样点分布见图 1。

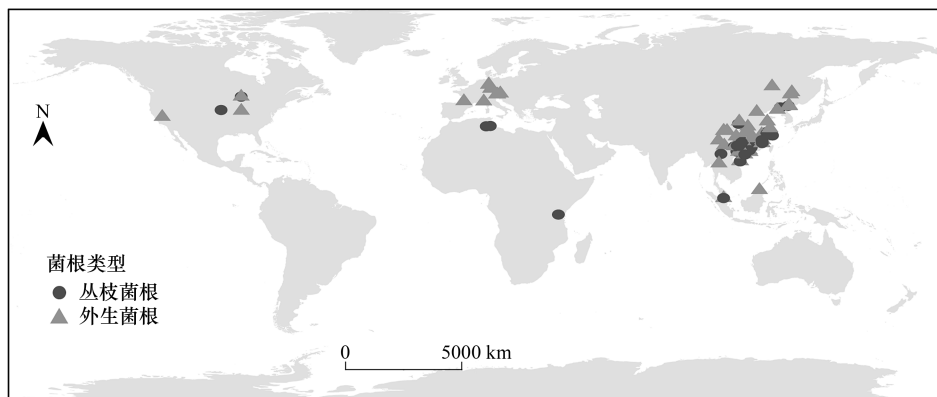


图 1 用于分析不同菌根类型森林微生物残体碳积累的位点分布图

Fig.1 Distribution of sites used in the Meta-analysis of microbial necromass carbon accumulation in different mycorrhizal forests

提取文献中样方经纬度、植物群落组成、微生物残体碳含量和环境因子数据。环境因子数据包括年平均

温度(MAT)、年平均降水量(MAP)、土壤 pH、SOC、总氮(TN)含量和碳氮比(SOC/TN)。文献中表格数据直接收集,图中数据使用 GetData Graph Digitizer 2.26(<http://www.getdata-graph-digitizer.com/>)获得。如果文献中未提供位点相关数据,分别采用下列方法进行补全:MAT 和 MAP 利用 Worldclim 数据集(<http://www.worldclim.org/>)在 ArcGIS 10.8(<https://www.arcgis.com/>)中获得;其余土壤性质指标利用 SoilGrids 数据集(<https://soilgrids.org/>)补全;少部分文献未直接提供样方树种组成,而是以参考文献的形式列出,找到这一参考文献,核对样地描述、经纬度等信息一致后,直接引用参考文献中树种组成。对树木名称进行校正(The Plant List, <http://www.theplantlist.org/>)后,根据群落建群树种菌根类型,将森林生态系统划分为 AM 和 EM 森林。树木菌根类型参考 Wang 等^[26]和 Soudzilovskaia 等^[27]的方法进行划分。

1.2 数据分析

将收集的 MurA 和 GlcN 含量数据,通过以下公式计算得到细菌、真菌和微生物残体碳含量(g/kg)^[9]:

$$\text{细菌残体碳} = \text{MurA} \times 45 \quad (1)$$

$$\text{真菌残体碳} = (\text{GlcN}/179.17 - 2 \times \text{MurA}/251.23) \times 179.17 \times 9 \quad (2)$$

$$\text{微生物残体碳} = \text{细菌残体碳} + \text{真菌残体碳} \quad (3)$$

式中,45 是 MurA 转换为细菌残体碳的转换因子;9 是 GlcN 转换为真菌残体碳的转换因子;179.17 和 251.23 分别是 GlcN 和 MurA 的分子量(mg/kg)。

本研究所有数据处理和分析均在 Rstudio(Version 4.3.2)中进行。使用 Shapiro-Wilks 检验对数据进行正态性检验,AM 和 EM 森林的真菌、细菌和微生物残体碳含量非正态数据采用 Welch's t-test 检验。使用 Corplot 包进行 Spearman 相关分析,评估微生物、细菌和真菌残体碳含量与环境因子间成对变量的关系。采用随机森林模型(randomForest 包)分析环境因子对微生物残体碳积累的相对解释度,使用“rfPermute”包进行重要性排序,并通过计算均方误差增加百分比评估每个预测变量对微生物残体碳积累的重要性,其值越高表示变量越重要。

2 结果与分析

2.1 AM 和 EM 森林土壤微生物残体碳含量及其对 SOC 贡献差异

本次数据收集共获得 80 篇相关文献,415 组数据集,其中,AM 森林 134 组数据,EM 森林 281 组数据。在本数据集中,EM 森林土壤微生物、真菌、细菌残体碳含量及其对 SOC 的贡献均显著高于 AM 森林($P < 0.05$,图 2),而真菌与细菌残体碳含量比值差异不显著($P = 0.95$)。EM 森林土壤微生物残体碳平均值(14.72 g/kg)为 AM 森林(8.42 g/kg)的 1.75 倍。EM 森林土壤细菌和真菌残体碳平均含量分别为 3.64 g/kg 和 11.08 g/kg,而 AM 森林为 2.27 g/kg 和 6.15 g/kg。AM 和 EM 森林土壤微生物残体碳对 SOC 的贡献分别为 32.58% 和 39.68%,其中,真菌残体碳占比分别为 23.13% 和 27.56%;细菌残体碳占比为 9.45% 和 12.12%。两种森林类型中,真菌残体碳含量及其占 SOC 比例均显著高于细菌($P < 0.05$)。

进一步将 0—20 cm 的土壤划为表层土壤,大于 20 cm 的土壤划为底层土壤后,比较 AM 和 EM 森林不同土层微生物残体碳含量差异。134 组 AM 森林数据中,表层数据 122 组,底层 12 组;281 组 EM 森林数据中,表层数据 231 组,底层 50 组。EM 森林表层土壤微生物、真菌、细菌残体碳含量及其对 SOC 的贡献均显著高于 AM 森林($P < 0.05$,图 3),而 EM 和 AM 森林底层土壤中三者含量及其对 SOC 贡献差异均不显著(图 4)。两种森林表层土壤微生物残体碳含量均显著高于底层土壤。在表层土壤中,EM 森林土壤微生物残体碳含量变化范围为 0.08—89.17 g/kg,其中,真菌和细菌残体碳平均含量分别为 12.75 g/kg 和 3.98 g/kg,对 SOC 的平均贡献分别为 27.78% 和 10.68%;AM 森林土壤微生物残体碳含量介于 0.54—71.64 g/kg 之间,其中,真菌和细菌残体碳平均含量为 6.42 g/kg 和 2.31 g/kg,占 SOC 比例分别为 22.65% 和 8.84%(图 3)。在底层土壤中,EM 森林土壤真菌和细菌残体碳含量平均值为 3.00 g/kg 和 1.98 g/kg,对 SOC 的贡献分别为 26.49% 和 19.08%;而

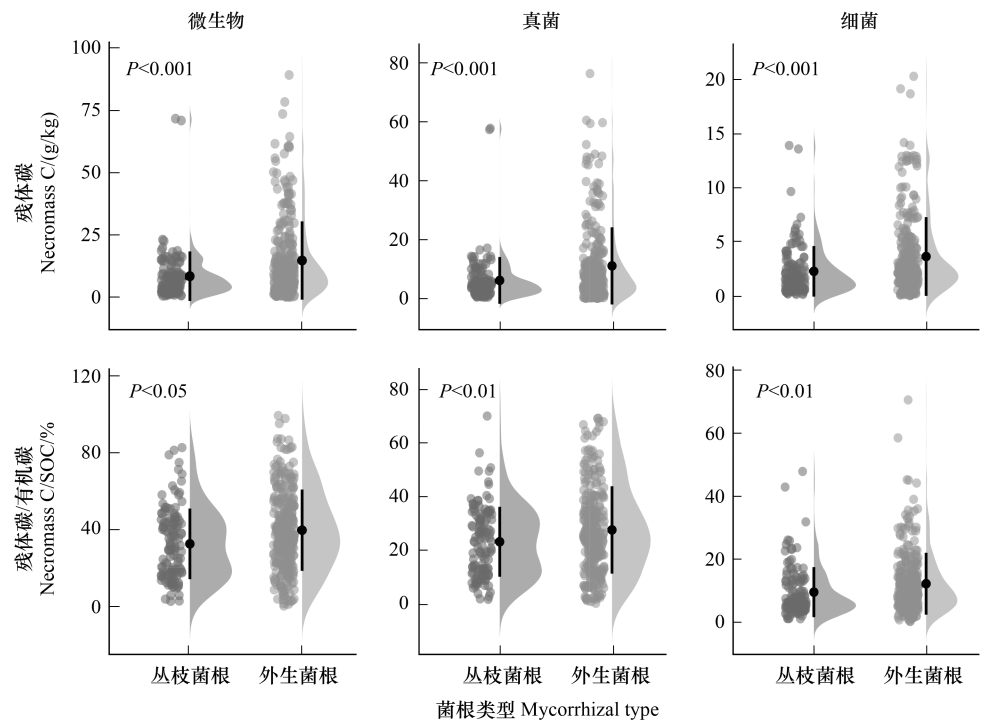


图2 AM和EM森林土壤微生物残体碳含量及其占SOC比例

Fig.2 The microbial necromass carbon contents and their proportions of SOC in AM- and EM-dominated forests

AM: 丛枝菌根 Arbuscular mycorrhiza; SOC: 有机碳 Soil organic carbon;散点图和小提琴图展现了观测数据的分布情况,小提琴图中的黑色圆点加垂直线分别表示的是平均值和标准差;深灰和浅灰的圆点分别对应的是丛枝菌根和外生菌根观测数据的分布情况

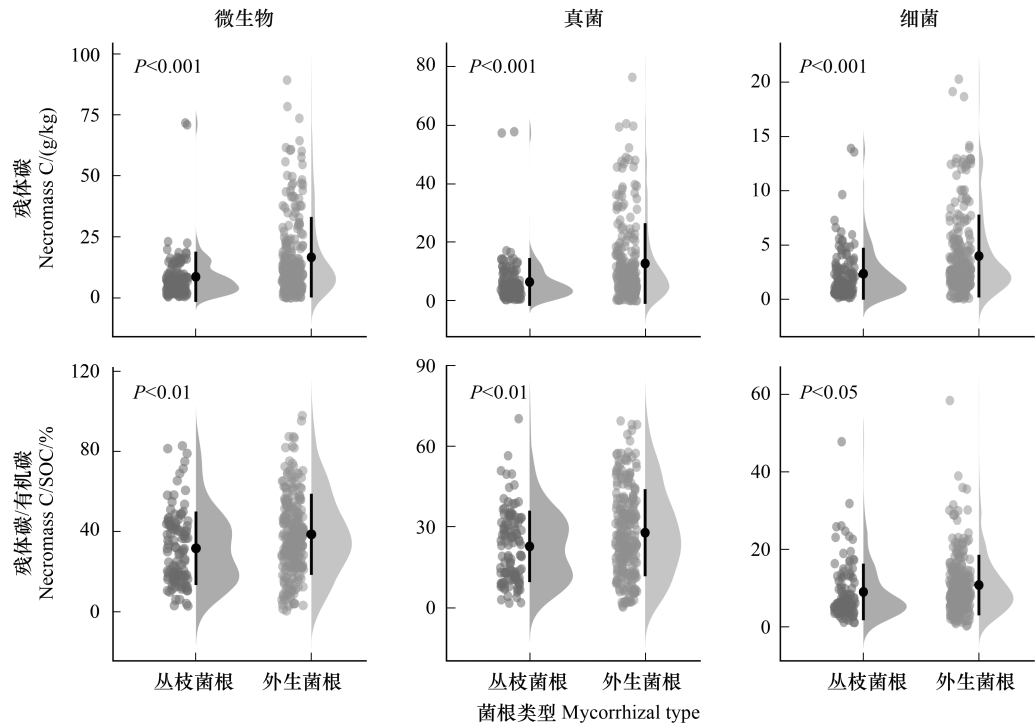


图3 AM和EM森林表层土壤微生物残体碳含量及其占SOC比例

Fig.3 The microbial necromass carbon contents and their proportions of SOC in the topsoils of AM- and EM-dominated forests

AM 森林中对应值分别为 2.93 g/kg 和 1.77 g/kg,占 SOC 比例为 28.84%和 16.60%(图 4)。

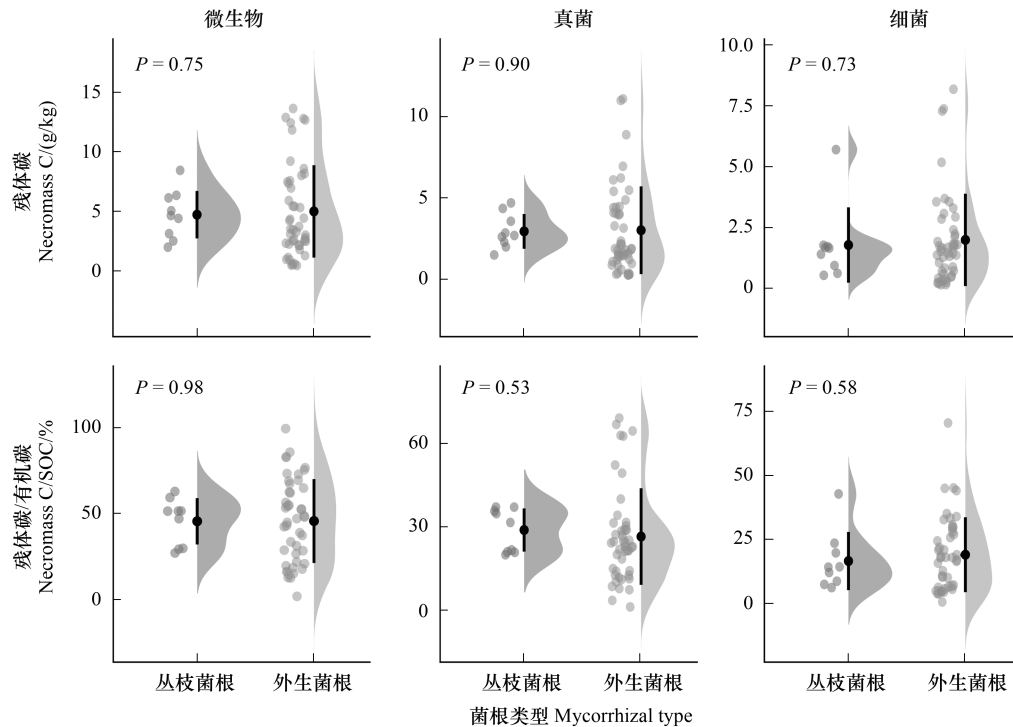


图 4 AM 和 EM 森林底层土壤微生物残体碳含量及其占 SOC 比例

Fig.4 The microbial necromass carbon contents and their proportions of SOC in the subsoils of AM- and EM-dominated forests

2.2 AM 和 EM 森林环境因子差异

分析比较不同森林类型环境因子差异发现,AM 森林 MAT 和 pH 显著高于 EM 森林,而 EM 森林中 SOC、TN 含量及 SOC/TN 显著高于 AM 森林($P<0.05$),AM 和 EM 森林 MAP 差异不显著($P=0.33$,图 5)。

2.3 AM 和 EM 森林土壤微生物残体碳与环境因子关系分析

相关分析表明(图 6),AM 森林土壤微生物、真菌和细菌残体碳含量均与 MAP、SOC 和 TN 呈显著正相关关系,与 MAT 和 pH 呈显著负相关关系($P<0.05$),与 SOC/TN 没有显著相关性($P>0.05$)。EM 森林土壤微生物、真菌和细菌残体碳含量均与 SOC 和 TN 有显著正相关关系,与 MAT 和 MAP 有显著负相关关系($P<0.05$),与 pH 和 SOC/TN 无显著相关性($P>0.05$)。在微生物残体碳对 SOC 的贡献方面,除 AM 森林土壤微生物残体碳仅与 MAT 具有显著负相关关系和 EM 森林中微生物残体碳与 SOC 和 SOC/TN 具有显著负相关关系外($P<0.05$),微生物残体碳与其他环境因子无显著相关性($P>0.05$)。

使用随机森林模型对影响微生物残体碳积累的因子进行重要性排序,发现 AM 和 EM 森林土壤微生物和真菌残体碳的积累均与 TN、SOC 和 MAT 关系密切;而影响细菌残体碳积累的因素因森林菌根类型而异,AM 森林中 MAT 是影响细菌残体碳积累的最重要影响因子,EM 森林中则为 SOC 含量(图 7)。

3 讨论

3.1 AM 和 EM 森林土壤微生物残体碳及其对 SOC 贡献

现有文献数据整合结果表明,EM 森林表层土壤微生物、细菌和真菌残体碳含量及其对 SOC 的贡献均显著高于 AM 森林(图 3)。鉴于不同菌根类型森林中菌根真菌参与土壤碳循环过程及其对微生物群落结构影响的不同^[12],微生物源碳含量及其对 SOC 积累贡献也呈现差异。首先,细菌和真菌作为有机质的主要分解者,生活史策略不同:真菌为 K-对策者,更能适应养分贫瘠环境,可通过高效地分泌胞外酶利用难分解底物;

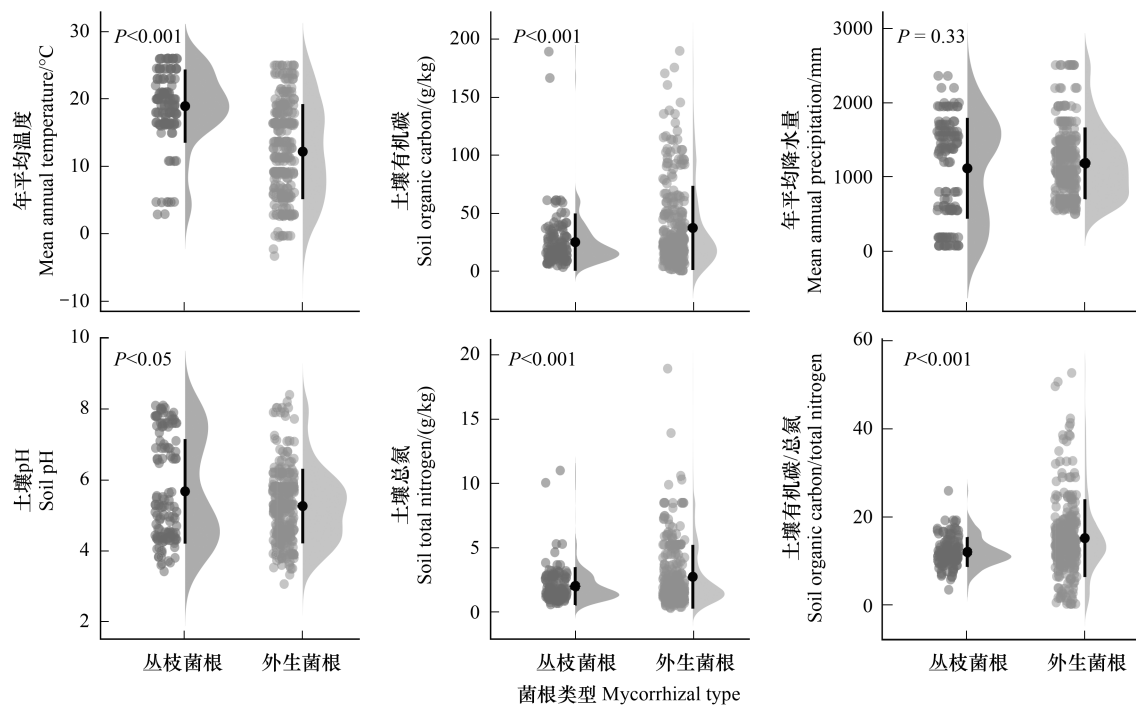


图5 AM 和 EM 森林环境因子差异

Fig.5 The differences of environmental factors between AM- and EM-dominated forests

而细菌为 *r*-对策者,主要偏好不稳定的底物^[28]。EM 森林凋落物 C/N 更高,致使其选择以真菌为主的微生物群落;AM 森林凋落物 C/N 低,微生物群落以细菌为主^[29]。其次,虽然 AM 与 EM 真菌都能产生大量菌丝,但 EM 真菌产生的菌丝量常常更多^[30],且 EM 真菌细胞壁中含有大量稳定性较高的黑色素^[31–32],C/N 较高,导致其在土壤中的分解和周转受限^[33]。此外,EM 真菌菌丝通过分泌有机酸等低分子量化合物,促进能适应此生态位的细菌群落繁殖,影响细菌群落多样性^[34–35],提高细菌残体碳在 EM 森林中的积累;而在 AM 森林中,尽管 AM 真菌也能分泌特异性蛋白刺激细菌群落生长^[36–37],但由于 AM 森林通常分布在 MAT 较高(图 5)的地区,分解者数量随温度升高而增加,细菌残体碳作为碳源又迅速被分解者利用,导致其积累量低^[38]。

AM 和 EM 森林表层土壤真菌残体碳含量及其对 SOC 的贡献均显著高于细菌(图 3),表明 AM 和 EM 森林表层土壤中 SOC 的主要微生物源碳为真菌残体碳。这一结果与许多类型生态系统中的研究结果一致^[5,38–39],可能原因是(1)真菌竞争能力强且对底物利用效率高,即消耗相同的底物,真菌能比细菌存储更多的碳于细胞壁中^[40];同时,真菌菌丝和分泌物促进土壤团聚体的形成^[41],使真菌残体受到物理保护作用,免受微生物分解^[6,42]。(2)细菌残体分解速率更快,其细胞壁中的肽聚糖容易降解为多肽被微生物直接利用^[43–44],而真菌细胞壁中的物质能稳定存在^[32]。(3)与细菌残体片段相比,真菌残体片段较大、细胞壁较厚,且表面积与体积之比较小,易形成高分子聚合体促进真菌残体碳稳定保存^[45]。

AM 和 EM 森林表层土壤微生物残体碳含量均显著高于底层土壤,且底层土壤中微生物残体碳含量没有显著差异(图 3 和图 4)。由于大量植物残体输入到表层土壤,这些外源性 SOC 的增加为微生物提供了养分来源,促进了微生物的生长,有利于微生物细胞壁产物快速形成和积累^[46],使得微生物残体碳积累速率加快^[47]。同时,植物凋落物和根系分泌物是土壤微生物主要碳源,但其数量和质量随着土壤深度增加而减少。底层土壤中养分可利用性低和氧气含量少,限制了大部分微生物生长与繁殖^[48],细菌和真菌生物量减少、代谢能力和胞外酶活性降低^[49],进而导致底层土壤微生物残体碳积累量降低。

3.2 调控 AM 和 EM 森林土壤微生物残体碳积累的因素

在 AM 和 EM 森林中,真菌残体碳积累与 SOC 和 TN 含量关系密切(图 7),且两者之间呈显著正相关关系

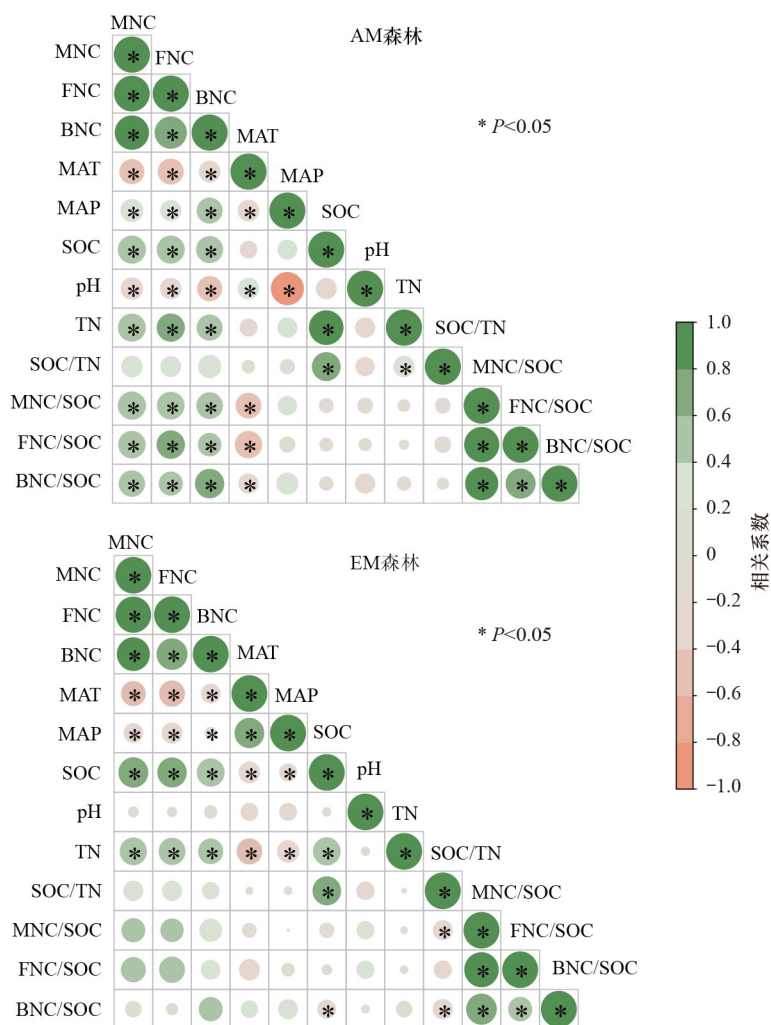


图 6 AM 和 EM 森林土壤微生物残体碳、真菌残体碳、细菌残体碳及其占 SOC 比例与环境因子之间的相关关系

Fig.6 The correlations between microbial, bacterial, and fungal necromass carbon and their contributions to SOC with environmental factors in AM- and EM-dominated forests

MNC: 微生物残体碳 Microbial necromass carbon; FNC: 真菌残体碳 Fungal necromass carbon; BNC: 细菌残体碳 Bacterial necromass carbon; MAT: 年平均温度 Mean annual temperature; MAP: 年平均降水量 Mean annual precipitation; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 总氮 Total nitrogen

(图 6), 表明 SOC 和 TN 通过调控真菌生物量来影响真菌残体碳积累, 或者是真菌残体影响着 SOC 和 TN 含量^[50]。EM 森林通常分布在 MAT 较低的地区且其凋落物 C/N 高, 导致森林土壤 SOC 含量较高(图 5); EM 真菌能直接分泌胞外酶降解有机质, 使得土壤有机氮含量升高^[13, 22]。而 AM 真菌产生胞外酶降解有机质获取氮素的能力弱^[29], 土壤氮素含量有利于其生长; AM 真菌还可通过增强根际激发效应的策略增加 TN 含量^[13]。

土壤 pH 是调控微生物残体碳积累的重要因素^[51]。通常情况下, 细菌偏好于中性或微碱性环境, 而真菌则偏好酸性环境^[52—53]。尽管多项研究结果表明, AM 森林凋落物质量特性和其土壤 pH 均能驱动细菌生长^[36—37]; 但 Spearman 相关分析的结果显示, AM 森林细菌残体碳含量与 pH 呈显著负相关关系(图 6), 这一结果表明 AM 森林中较高的 pH 不利于细菌残体碳积累, 而可能促进细菌残体碳分解^[38]。

温度也是调控森林土壤微生物残体碳积累的关键因子。AM 和 EM 森林中土壤微生物残体碳与 MAT 均呈显著负相关关系, 表明 MAT 越低越有利于微生物残体碳稳定保存。有研究表明, 微生物残体碳含量从温暖

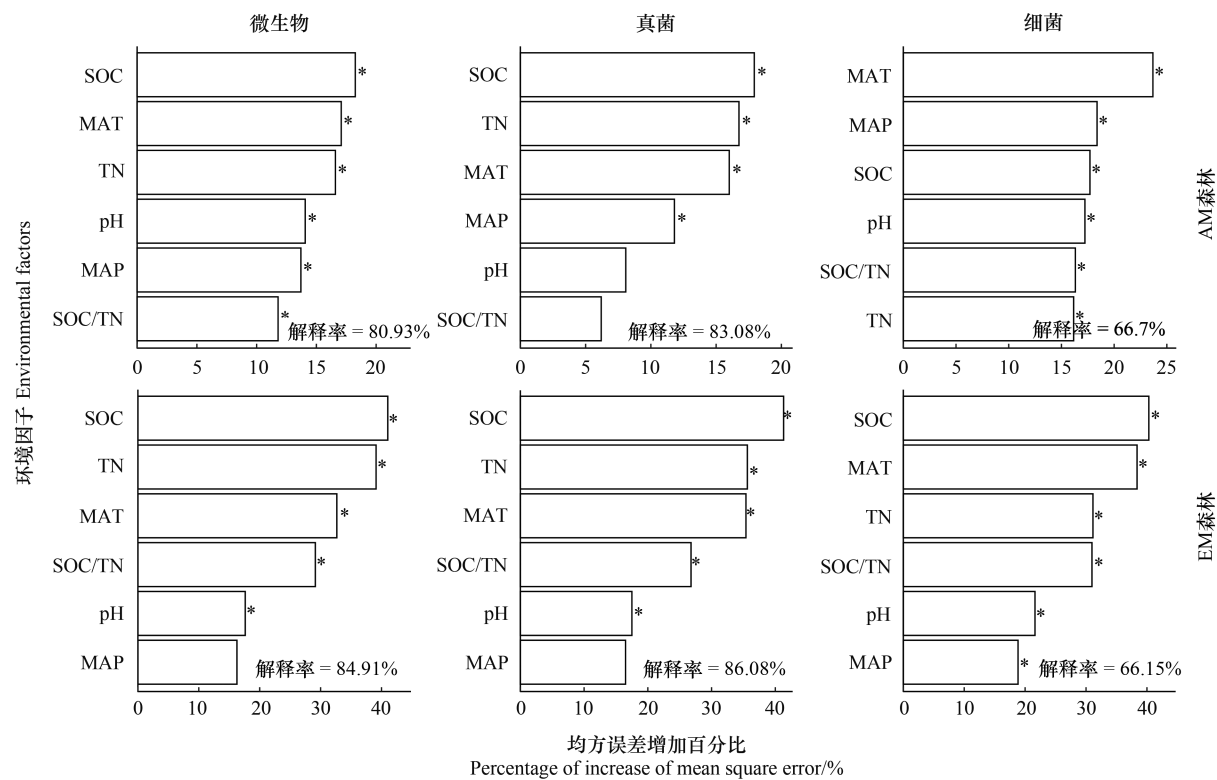


图7 AM和EM森林各预测变量对土壤微生物、真菌和细菌残体碳积累的相对重要性

Fig.7 The relative importance of predictor variables for soil microbial, fungal and bacterial necromass carbon accumulation in AM- and EM-dominated forests

到寒冷地区(热带到北方森林)呈增加趋势^[38],其原因可从以下两方面解释:(1)较低的 MAT 降低了微生物对能量成本的“投资”,反而增加了对底物的利用效率,同时还可能限制微生物活性和胞外酶的降解活性,从而促进微生物残体碳的形成、稳定和积累^[54—55]。(2)从寒冷地区到温暖地区,气候和植被类型的差异引起凋落物质量的差异。AM 树种分布广泛,但主要集中于 MAT 较高的热带和亚热带地区,而 EM 树种则主要在 MAT 较低的温带和北方森林中^[24]。在 MAT 较高的森林中,微生物对养分竞争剧烈,质量高的凋落物促进了微生物对凋落物的矿化速率^[56],微生物残体作为底物被分解者重复利用,不能稳定存在于土壤中^[57]。

4 结论

EM 森林表层土壤细菌和真菌残体碳含量及其对 SOC 的贡献均显著高于 AM 森林;AM 和 EM 森林土壤真菌残体碳含量及其对 SOC 的贡献均显著高于细菌,表明真菌残体碳是 AM 和 EM 森林表层土壤 SOC 的主要微生物源碳。SOC、TN 和 MAT 是影响 AM 和 EM 森林土壤微生物、真菌和细菌残体碳积累的重要因素,EM 森林中较高的 SOC 和 TN 含量促进了微生物残体碳的积累,而 AM 森林中较高的 MAT 和 pH 不利于微生物残体碳的累积,研究结果有助于深入理解微生物在 AM 和 EM 森林 SOC 固持中的作用。

参考文献 (References) :

[1] Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. Science, 2004, 304(5677) : 1623-1627.
[2] Stockmann U, Adams M A, Crawford J W, Field D J, Henakaarchchi N, Jenkins M, Minasny B, McBratney A B, de Remy de Courcelles V, Singh K, Wheeler I, Abbott L, Angers D A, Baldock J, Bird M, Brookes P C, Chenu C, Jastrow J D, Lal R, Lehmann J, O'Donnell A G, Parton W J, Whitehead D, Zimmermann M. The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2013, 164: 80-99.

- [3] Dou S, Shan J, Song X Y, Cao R, Wu M, Li C L, Guan S. Are humic substances soil microbial residues or unique synthesized compounds? A perspective on their distinctiveness. *Pedosphere*, 2020, 30(2): 159-167.
- [4] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.
- [5] Wang B R, An S S, Liang C, Liu Y, Kuzyakov Y. Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 162: 108422.
- [6] 梁超, 朱雪峰. 土壤微生物碳泵储碳机制概论. *中国科学: 地球科学*, 2021, 51(5): 680-695.
- [7] 冯晓娟, 王依云, 刘婷, 贾娟, 戴国华, 马田, 刘宗广. 生物标志物及其在生态系统研究中的应用. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 384-394.
- [8] Glaser B, Turrión M B, Alef K. Amino sugars and muramic acid—biomarkers for soil microbial community structure analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(3): 399-407.
- [9] 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.
- [10] Joergensen R G. Amino sugars as specific indices for fungal and bacterial residues in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(5): 559-568.
- [11] van der Heijden M G A, Martin F M, Selosse M A, Sanders I R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406-1423.
- [12] 陈保冬, 付伟, 伍松林, 朱永官. 菌根真菌在陆地生态系统碳循环中的作用. *植物生态学报*, 2024, 48(1): 1-20.
- [13] Frey S D. Mycorrhizal fungi as mediators of soil organic matter dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2019, 50: 237-259.
- [14] Rillig M C, Aguilar-Trigueros C A, Bergmann J, Verbruggen E, Veresoglou S D, Lehmann A. Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1385-1388.
- [15] Lehmann A, Leifheit E F, Rillig M C. Mycorrhizas and soil aggregation//*Mycorrhizal Mediation of Soil*. Amsterdam: Elsevier, 2017: 241-262.
- [16] Rillig M C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 2004, 84(4): 355-363.
- [17] Hobbie J E, Hobbie E A. ¹⁵N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra. *Ecology*, 2006, 87(4): 816-822.
- [18] Ekblad A, Wallander H, Godbold D L, Cruz C, Johnson D, Baldrian P, Björk R G, Epron D, Kieliszewska-Rokicka B, Kjeller R, Kraigher H, Matzner E, Neumann J, Plassard C. The production and turnover of extrametrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling. *Plant and Soil*, 2013, 366(1): 1-27.
- [19] Hawkins H J, Cargill R I M, Van Nuland M E, Hagen S C, Field K J, Sheldrake M, Soudzilovskaia N A, Kiers E T. Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. *Current Biology*, 2023, 33(11): R560-R573.
- [20] Terrer C, Vicca S, Hungate B A, Phillips R P, Prentice I C. Mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect. *Science*, 2016, 353(6294): 72-74.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] Jacobs L M, Sulman B N, Brzostek E R, Feighery J J, Phillips R P. Interactions among decaying leaf litter, root litter and soil organic matter vary with mycorrhizal type. *Journal of Ecology*, 2018, 106(2): 502-513.
- [24] 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.
- [25] Cheeke T E, Phillips R P, Brzostek E R, Rosling A, Bever J D, Fransson P. 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.
- [26] Wang B, Qiu Y L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 2006, 16(5): 299-363.
- [27] Soudzilovskaia N A, Vaessen S, Barcelo M, He J H, Rahimlou S, Abarenkov K, Brundrett M C, Gomes S I F, Merckx V, Tedersoo L. FungalRoot: global online database of plant mycorrhizal associations. *New Phytologist*, 2020, 227(3): 955-966.
- [28] Yang Y, Dou Y X, Wang B R, Xue Z J, Wang Y Q, An S S, Chang S X. Deciphering factors driving soil microbial life-history strategies in restored grasslands. *iMeta*, 2022, 2(1): e66.
- [29] 苏颖佳, 杨凯, 张乾, 徐爽, 于立忠, 张金鑫. 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. *生态学杂志*, 2024: 43(7): 2208-2221.
- [30] Chen W L, Koide R T, Adams T S, DeForest J L, Cheng L, Eissenstat D M. Root morphology and mycorrhizal symbioses together shape nutrient foraging strategies of temperate trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(31): 8741-8746.
- [31] Buckeridge K M, Creamer C, Whitaker J. Deconstructing the microbial necromass continuum to inform soil carbon sequestration. *Functional Ecology*, 2022, 36(6): 1396-1410.
- [32] Fernandez C W, Koide R T. Initial melanin and nitrogen concentrations control the decomposition of ectomycorrhizal fungal litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 77: 150-157.
- [33] See C R, Fernandez C W, Conley A M, DeLancey L C, Heckman K A, Kennedy P G, Hobbie S E. Distinct carbon fractions drive a generalisable

- two-pool model of fungal necromass decomposition. *Functional Ecology*, 2021, 35(3): 796-806.
- [34] Lladó S, López-Mondéjar R, Baldrian P. Forest soil bacteria: diversity, involvement in ecosystem processes, and response to global change. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2017, 81(2): e00063-16.
- [35] Wang C Q, Kuzyakov Y. Mechanisms and implications of bacterial-fungal competition for soil resources. *The ISME Journal*, 2024, 18(1): wrae073.
- [36] Zhang L, Zhou J C, George T S, Limpens E, Feng G. Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(4): 402-411.
- [37] Rousk J, Bååth E. Growth of saprotrophic fungi and bacteria in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 78(1): 17-30.
- [38] Zeng X M, Feng J, Yu D L, Wen S H, Zhang Q G, Huang Q Y, Delgado-Baquerizo M, Liu Y R. Local temperature increases reduce soil microbial residues and carbon stocks. *Global Change Biology*, 2022, 28(21): 6433-6445.
- [39] Zhao X C, Tian P, Liu S G, Yin P, Sun Z L, Wang Q K. Mean annual temperature and carbon availability respectively controlled the contributions of bacterial and fungal residues to organic carbon accumulation in topsoil across China's forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2023, 32(1): 120-131.
- [40] 杨阳, 王宝荣, 窦艳星, 薛志婧, 孙慧, 王云强, 梁超, 安韶山. 植物源和微生物源土壤有机碳转化与稳定研究进展. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 111-123.
- [41] Qiang W, Gunina A, Kuzyakov Y, He L L, Zhang Y, Liu B, Pang X Y. Contributions of mycorrhizal fungi to soil aggregate formation during subalpine forest succession. *Catena*, 2023, 221: 106800.
- [42] He J H, Nie Y X, Tan X P, Hu A, Li Z Q, Dai S P, Ye Q, Zhang G X, Shen W J. Latitudinal patterns and drivers of plant lignin and microbial necromass accumulation in forest soils: Disentangling microbial and abiotic controls. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 194: 109438.
- [43] Hu Y T, Zheng Q, Noll L, Zhang S S, Wanek W. Direct measurement of the *in situ* decomposition of microbial-derived soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107660.
- [44] Chen X B, Hu Y J, Xia Y H, Zheng S M, Ma C, Rui Y C, He H B, Huang D Y, Zhang Z H, Ge T D, Wu J S, Guggenberger G, Kuzyakov Y, Su Y R. Contrasting pathways of carbon sequestration in paddy and upland soils. *Global Change Biology*, 2021, 27(11): 2478-2490.
- [45] Schweigert M, Herrmann S, Miltner A, Fester T, Kästner M. Fate of ectomycorrhizal fungal biomass in a soil bioreactor system and its contribution to soil organic matter formation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 120-127.
- [46] Liang C, Zhang X D, Rubert K F, Balser T C. Effect of plant materials on microbial transformation of amino sugars in three soil microcosms. *Biology and Fertility of Soils*, 2007, 43(6): 631-639.
- [47] Huang W G, Kuzyakov Y, Niu S L, Luo Y, Sun B, Zhang J B, Liang Y T. Drivers of microbially and plant-derived carbon in topsoil and subsoil. *Global Change Biology*, 2023, 29(22): 6188-6200.
- [48] He M, Fang K, Chen L Y, Feng X H, Qin S Q, Kou D, He H B, Liang C, Yang Y H. Depth-dependent drivers of soil microbial necromass carbon across Tibetan alpine grasslands. *Global Change Biology*, 2022, 28(3): 936-949.
- [49] Button E S, Pett-Ridge J, Murphy D V, Kuzyakov Y, Chadwick D R, Jones D L. Deep-C storage: Biological, chemical and physical strategies to enhance carbon stocks in agricultural subsoils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 170: 108697.
- [50] Ni X Y, Liao S, Tan S Y, Wang D Y, Peng Y, Yue K, Wu F Z, Yang Y S. A quantitative assessment of amino sugars in soil profiles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 143: 107762.
- [51] Malik A A, Puissant J, Buckeridge K M, Goodall T, Jehmlich N, Chowdhury S, Gweon H S, Peyton J M, Mason K E, van Agtmaal M, Blaud A, Clark I M, Whitaker J, Pywell R F, Ostle N, Gleixner G, Griffiths R I. Land use driven change in soil pH affects microbial carbon cycling processes. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3591.
- [52] Rousk J, Brookes P C, Bååth E. Investigating the mechanisms for the opposing pH relationships of fungal and bacterial growth in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(6): 926-934.
- [53] Yuan M L, Shi Z Y, Wang F Y, Zhang M H, Yang S. Mycorrhizal types modulate responses of global soil microbial biomass to environments across varied land use types. *Global Biogeochemical Cycles*, 2024, 38(3): e2023GB008044.
- [54] Wang C, Qu L R, Yang L M, Liu D W, Morrissey E, Miao R H, Liu Z P, Wang Q K, Fang Y T, Bai E. Large-scale importance of microbial carbon use efficiency and necromass to soil organic carbon. *Global Change Biology*, 2021, 27(10): 2039-2048.
- [55] Donhauser J, Qi W H, Bergk-Pinto B, Frey B. High temperatures enhance the microbial genetic potential to recycle C and N from necromass in high-mountain soils. *Global Change Biology*, 2021, 27(7): 1365-1386.
- [56] Hall S J, Ye C L, Weintraub S R, Hockaday W C. Molecular trade-offs in soil organic carbon composition at continental scale. *Nature Geoscience*, 2020, 13: 687-692.
- [57] Liang Y T, Jiang Y J, Wang F, Wen C Q, Deng Y, Xue K, Qin Y J, Yang Y F, Wu L Y, Zhou J Z, Sun B. Long-term soil transplant simulating climate change with latitude significantly alters microbial temporal turnover. *The ISME Journal*, 2015, 9(12): 2561-2572.