

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

王薪琪 王传宽* 张泰东

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要 几乎所有树木的根系都能与丛枝菌根(AM)真菌或外生菌根(EM)真菌形成共生关系, 从而调节森林生态系统土壤碳(C)、氮(N)循环等功能过程。深入理解不同菌根类型森林土壤C、N循环的差异及其影响机制是重要的生态研究命题。该文明晰了AM与EM森林土壤C、N循环的差异; 基于森林土壤C、N输入、稳定和输出等3个过程剖析了AM和EM树种对土壤C、N循环的影响机制; 比较了不同菌根类型森林土壤C、N循环过程对全球变化的响应; 指出了该研究领域所面临的主要挑战: (1)全面比较研究不同菌根类型森林土壤C、N循环及其相关联的生态系统结构和功能特征, 为提高森林生产力、发挥生态系统服务功能提供理论基础和数据; (2)深入认知不同菌根树种地上凋落物及地下菌根与自由微生物间相互作用对土壤C、N循环的影响, 以阐明不同菌根类型森林土壤C、N循环的潜在机制; (3)改进研究方法, 应用新技术手段, 充分考虑时空尺度效应, 以便能用小尺度的研究结果合理地解释和预测生态系统C、N循环; (4)加强不同菌根类型森林土壤C、N稳定性差异的研究, 以准确评价森林结构和功能对全球变化的响应。

关键词 菌根; 土壤碳循环; 土壤氮循环; 自由微生物; 胞外酶; 全球变化

引用格式: 王薪琪, 王传宽, 张泰东 (2017). 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. 植物生态学报, 41, 1113–1125. doi: 10.17521/cjpe.2017.0116

New perspectives on forest soil carbon and nitrogen cycling processes: Roles of arbuscular mycorrhizal versus ectomycorrhizal tree species

WANG Xin-Qi, WANG Chuan-Kuan*, and ZHANG Tai-Dong

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Nearly all tree species develop symbiotic relationships with either arbuscular mycorrhizal (AM) or ectomycorrhizal (EM) fungi to acquire nutrients from soils, and hence influence soil carbon (C) and nitrogen (N) cycles in terrestrial ecosystems. It is crucial to understand the differences in soil C and N cycles between AM and EM forests and the underlying mechanisms. In this review, we first compared the differences in the soil C and N cycles between AM and EM forests, and synthesized the underlying mechanisms from perspectives of the inputs, stabilization, and outputs of soil C and N in forest ecosystems. We also compared the responses of soil C and N cycles between AM and EM forests to global changes. In this field, one major research priority is comparing the structure and function (including the soil C and N cycles) between AM and EM forest ecosystems to provide theoretical basis and solid data for improving forest productivity and ecosystem services. The second research focus is deepening the understanding of the effects of interactions between aboveground litter and belowground mycorrhiza and free-living microbes on soil C and N cycles to reveal the potential underlying mechanisms in forests with different mycorrhizal symbioses. Third, the research methodology and new techniques need refining and applying to explicitly focus on scaling up the fine-scale measurements to better expound and predict the C and N cycles in forest ecosystems. Finally, more studies on the stability of soil organic matter among different mycorrhizal forests are needed to precisely assess responses of the structure and function of forest ecosystems to global changes.

Key words mycorrhiza; soil carbon cycling; soil nitrogen cycling; free-living microbes; extracellular enzyme; global change

收稿日期Received: 2017-05-09 接受日期Accepted: 2017-08-29

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn)

Citation: Wang XQ, Wang CK, Zhang TD (2017). New perspectives on forest soil carbon and nitrogen cycling processes: Roles of arbuscular mycorrhizal versus ectomycorrhizal tree species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1113–1125. doi: 10.17521/cjpe.2017.0116

菌根是土壤真菌与植物根系形成的共生体, 存在于94%的维管植物根系中(Brundrett, 2009)。几乎所有树木的根系都能与丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)或外生菌根(ectomycorrhiza, EM)真菌形成共生关系; 在这种共生关系中, 菌根真菌将养分及水分提供给植物, 以换取用于其生长所需的碳水化合物(Soudzilovskaia *et al.*, 2015; van der Heijden *et al.*, 2015; 王茜等, 2015)。菌根真菌不仅对植物的存活和生长具有重要作用, 而且其与土壤自由微生物的相互作用在森林生态系统的生态过程(尤其是土壤碳(C)、氮(N)循环)中也扮演着重要角色(Orwin *et al.*, 2011; Veresoglou *et al.*, 2012; Phillips *et al.*, 2013; Bardgett *et al.*, 2014; McCormack *et al.*, 2015; Laliberté, 2016)。由于森林土壤固定的C、N库容巨大(Lal *et al.*, 2015), 森林生态系统AM、EM树种相对丰度随全球变化而发生的改变很可能会导致陆地生态系统生物地球化学循环过程的显著变化(Phillips *et al.*, 2012; 石兆勇等, 2012b; Terrer *et al.*, 2016, 2017)。阐明不同菌根类型森林土壤C、N循环的差异及其影响机制, 对于提高森林生产力、预测森林生态系统对全球变化的响应等具有重要意义(Averill *et al.*, 2014; Midgley *et al.*, 2015; Soudzilovskaia *et al.*, 2015)。

与树种的叶习性和谱系分类(例如针叶裸子植物与阔叶被子植物)相比, 按菌根类型进行树种分类能更好地解释森林生态系统土壤C、N循环的变异性乃至森林生产力对全球变化的响应(Phillips *et al.*, 2013; Midgley & Phillips, 2014; Terrer *et al.*, 2016, 2017)。不同菌根树种可通过地上(凋落物)及地下(根系及菌根真菌)特性直接或间接地影响森林土壤C、N的输入、稳定及输出等过程, 从而造成不同菌根类型森林土壤C、N循环的差异(Austin & Zanne, 2015; Brzostek *et al.*, 2015; Midgley *et al.*, 2015; Moore *et al.*, 2015; Soudzilovskaia *et al.*, 2015)。然而, 由于试验方法、研究尺度等限制, 不同菌根类型树种对森林土壤C、N循环过程的影响机制仍存在较大的不确定性(Moore *et al.*, 2015)。为此, 本文综述了AM和EM森林土壤C、N循环的差异, 并基于森林土壤C、N输入、稳定和输出等3个过程剖析了AM和EM树种

对土壤C、N循环的影响机制, 然后比较了不同菌根类型森林土壤C、N循环过程对全球CO₂浓度升高和N沉降增加的响应, 最后指出了该研究领域所面临的主要挑战。

1 丛枝菌根与外生菌根森林土壤C、N循环的差异

1.1 土壤C循环的差异

广义的森林土壤由凋落物层和矿质土层共同组成, 但多数研究并未同时报道不同菌根类型森林对这两个土层C储量的差异, 因此很难总结出整个森林土壤剖面C储量差异的普适性结论(Vesterdal *et al.*, 2013; Lin *et al.*, 2016)。对AM和EM森林凋落物层C储量差异的研究结果较为一致, 均表现为AM小于EM(图1, Vesterdal *et al.*, 2013; Lin *et al.*, 2016)。两个菌根类型树种凋落物C输入量基本相同; 而由于AM树种凋落物质量较高(主要因其C或木质素浓度与N浓度的比值均显著小于EM树种), 质量损失较快, 从而使AM森林凋落物层C输出量高于EM森林(Cornelissen *et al.*, 2001; Lin *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2016)。

关于矿质土层C循环相关过程的差异尚存分歧, 并且大多数研究并未分析两个菌根树种对矿质土层C输入过程的影响, 主要比较了二者C输出过程的差异(土壤呼吸、异养呼吸)。在全球尺度上, AM森林矿质土层C含量比EM高8.0% (Lin *et al.*, 2016), 但部分温带地区的研究结果显示两者差异不显著(图1, Hagen-Thorn *et al.*, 2004; Mueller *et al.*, 2012, 2015)。Vesterdal等(2012)和Taylor等(2016)的研究均表明, AM森林矿质土层异养呼吸速率显著高于EM; 而Lin等(2016)整合分析发现: 在全球尺度上, AM、EM森林土壤呼吸及矿化速率均没有显著差异。这些分歧可能是由于土壤C的短期动态会随气候条件而变化, 而大尺度整合分析又夹杂了气候、土壤类型等因素的影响。

1.2 土壤N循环的差异

与C循环相比, 不同菌根类型森林土壤N循环的研究结果较一致(图1)。全球尺度上, AM森林凋落物层N储量小于EM, 但其差异不显著; 但AM森林

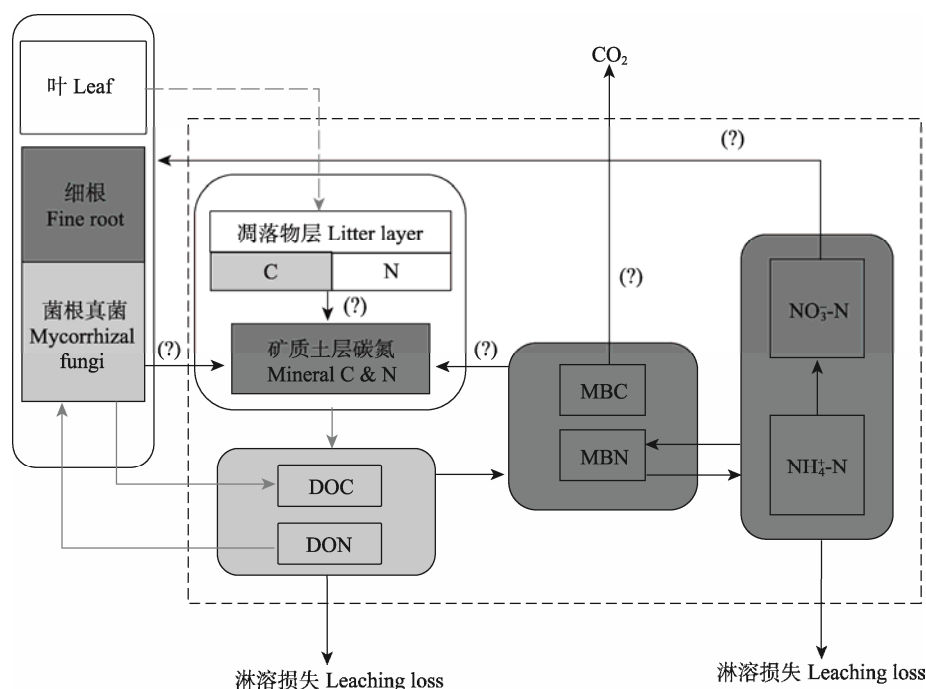


图1 丛枝菌根(AM)与外生菌根(EM)森林土壤碳氮循环的比较示意图。DOC, 溶解性有机碳; DON, 溶解性有机氮; MBC, 微生物生物量碳; MBN, 微生物生物量氮。深灰方框代表AM森林土壤储量较高; 浅灰方框代表EM森林土壤储量较高; 白色方框代表两者储量差异不显著。黑色箭头代表AM森林土壤碳氮通量较高; 灰色箭头代表EM森林土壤碳氮通量较高; 灰色虚线箭头代表两者通量没有显著差异。?代表该通量尚存争议。

Fig. 1 Comparative diagram of soil carbon and nitrogen cycles between arbuscular mycorrhizal (AM) and ectomycorrhizal (EM) forests. DOC, dissolved organic carbon; DON, dissolved organic nitrogen; MBC, microbial biomass carbon; MBN, microbial biomass nitrogen. The dark grey boxes represent greater pools in AM than in EM forests, the light ones represent greater ones in EM than in AM forests, and the white ones represent insignificant differences between them. The black arrows represent greater fluxes in AM than in EM forest, the grey ones represent greater ones in EM than in AM forests, and the grey dashed ones represent insignificant differences between them. ? indicates inconsistent measurements of the fluxes.

矿质土层N比EM森林矿质土层N高22.0%, 前者矿质土层C、N之比(C:N)显著小于后者(Midgley & Phillips, 2014; Lin *et al.*, 2016)。AM森林矿质土层无机N(铵态N、硝态N)显著高于EM森林, 前者土壤有机N和无机N之比显著小于后者, 并且前者土壤N矿化及硝化速率显著高于后者(Phillips *et al.*, 2013; Lin *et al.*, 2016)。这说明AM森林土壤N循环主要以无机N为主导, EM森林则以有机N为主导, 即菌根关联养分经济(mycorrhizal-associated nutrient economy, MANE)预测模型(Phillips *et al.*, 2013)。此外, AM森林土壤有机N(Scott & Rothstein, 2017)、硝酸盐的淋溶损失(Midgley & Phillips, 2014)显著大于EM森林。由于硝酸盐的淋溶是生态系统N饱和和特征之一(Chapin *et al.*, 2011), AM森林土壤N相较于EM森林可能更倾向于饱和状态。

一般认为, AM真菌因不能通过分泌胞外酶获取复杂有机质中的N, 所以对植物获取N的过程没有影响, 其主要功能是促进植物对土壤磷的摄取能

力。然而, 近年来越来越多的试验发现AM真菌能够促进植物对N的吸收, 且其吸收方式及能力随土壤N水平而变(Hodge *et al.*, 2010; Asghari & Cavagnaro, 2011; Veresoglou *et al.*, 2012; Hodge & Storer, 2015)。在土壤N匮乏时, AM真菌吸收有机N量会增加(Hawkins *et al.*, 2000; Whiteside *et al.*, 2012; 李元敬等, 2013; Hodge & Storer, 2015)。由于土壤溶解性有机氮(DON)的淋溶损失量很大, AM真菌吸收有机N对于养分匮乏地区的植物生长具有重要意义(van der Heijden *et al.*, 2015)。此外, Veresoglou等(2012)认为, AM真菌对铵态N的吸收比细根更有效, 因此在土壤铵态N发生短暂脉冲效应时, AM真菌的生态重要性更为突出。然而, 关于AM真菌促进吸收、运输N素的研究仅基于室内培养研究, 且大多数以球囊霉科为研究对象(Veresoglou *et al.*, 2012); 至今尚未见植株及生态系统水平上的研究报道。AM真菌在森林生态系统水平上对土壤N的吸收形式及数量尚需进一步验证。

EM真菌能通过产生胞外酶促进复杂有机质分解,从而获取土壤中的DON,缓解自身及植物受到的养分限制(Read & Perez-Moreno, 2003; van der Heijden *et al.*, 2015)。不同菌根真菌酶功能的差异,不仅影响植物的养分吸收过程,而且调节其他土壤C、N过程。

2 丛枝菌根与外生菌根树种对土壤C、N循环的作用机制

不同菌根树种的地上和地下特性差异可影响土壤C、N的输入、稳定及输出过程,进而影响森林土壤C、N循环。

2.1 对土壤C、N输入过程的影响

地上及地下凋落物输入是矿质土层C、N的主要输入过程;不同菌根树种对这一过程影响的研究不多,对其机理尚不清楚(Prescott, 2010; Lin *et al.*, 2016)。虽然凋落物层C、N输入主要取决于凋落物年产量,但因AM、EM树种凋落物产量差异不显著,两者凋落物层的C、N含量差异并不取决于凋落物输入数量的影响(Vesterdal *et al.*, 2013; Lin *et al.*, 2016),而是受凋落物质量的影响更大。有研究认为,EM植物凋落物质量较低(C/N较高),初期凋落物分解较慢,会导致EM森林土壤C储量较高(Cornelissen *et al.*, 2001; Phillips *et al.*, 2013)。然而,土壤有机质的核磁共振、同位素等分析结果表明,大部分土壤有机质源于微生物及其产物,而非难分解的植物组织(Knicker, 2011; Cotrufo *et al.*, 2013)。根据Cotrufo等(2013)提出的微生物效率-基质稳定假说(Microbial Efficiency-Matrix Stabilization, MEMS),凋落物质量越高,微生物底物利用效率(SUE, del Giorgio & Cole, 1998)越高,形成的有机质前体越多,导致有机质含量越高(Averill, 2016)。有研究表明,AM森林土壤微生物生物量C、N显著高于EM森林,并且它们与土壤C、N含量呈显著正相关关系(Hobbie *et al.*, 2007; 王薪琪等, 2015; Scott & Rothstein, 2017),证明MEMS模型可能是导致两种菌根森林类型矿质土层C、N含量差异的机制之一。

土壤动物活动是凋落物及矿质土层有机质输入的又一影响因子(Hobbie *et al.*, 2006; Mueller *et al.*, 2015)。与EM树种相比,AM树种凋落物钙含量较高,更能吸引蚯蚓取食,从而能把凋落物层的有机质更多地转移至矿质土层,增加其C、N含量(Reich *et al.*,

2005; Vesterdal *et al.*, 2008)。虽然关于不同菌根树种凋落物质量及其分解的研究很多,但大多数研究并未从SUE或土壤动物活动等角度关注凋落物对矿质土层有机质输入过程的影响(Prescott, 2010),因此尚需更多研究的验证。以往以AM和EM树种凋落物为对象的研究仍然较少,目前还总结不出两者凋落物质量差异的一般规律。例如,尽管EM树种有很高的多样性,但目前研究基本局限于松科、山毛榉目等。Koele等(2012)发现,从系统发生角度看,同源的AM和EM植物叶片的化学组成差异不显著。由此可见,关于AM和EM树种凋落物质量的差异及其对矿质土层C、N输入过程的贡献尚需更多的研究。

AM、EM树种的根系特性也是矿质土层C、N输入量的一个重要影响因素(Cotrufo *et al.*, 2013; Freschet *et al.*, 2013)。但同一立地条件下不同菌根类型树种细根生物量的比较研究不多,且结果不一致。例如,有研究报道AM森林地下净初级生产力是EM森林的2.6倍,而AM对细根的贡献远大于对粗根的贡献(石兆勇等, 2012a),前者细根生物量显著高于后者(Withington *et al.*, 2006),且细根周转迅速,因而可增加有机质输入量;也有研究表明两个菌根树种细根生物量差异并不显著(Oostra *et al.*, 2006)。此外,根据MEMS模型(Cotrufo *et al.*, 2013),细根质量的差异也可能导致有机质输入量的不同。但既有研究表明AM树种细根质量显著高于EM树种(Hobbie *et al.*, 2007; Mueller *et al.*, 2012),也有研究表明二者之间差异不显著(Taylor *et al.*, 2016)。另外,菌根周转凋落物的输入也能够通过影响土壤自由微生物SUE调节矿质土层C、N输入过程(Clemmensen *et al.*, 2013)。通常认为EM菌丝生物量比AM高,因此EM森林矿质土层C、N来自菌根真菌的部分可能比AM森林高(Brzostek *et al.*, 2015),但目前尚未有研究比较两者的相对大小。综上所述,不同菌根类型树种根系特性对有机质输入过程的影响不一致,这可能与测定过程中受很多不确定性因子干扰有关(Freschet *et al.*, 2013),细根特性对森林土壤矿质土层C、N输入过程的影响尚需更多研究验证。

2.2 对土壤C、N稳定过程的影响

土壤有机质能够通过与铁铝矿物(铁铝氧化物、铁铝离子等)结合的物理化学方式或形成团聚体的物理方式降低其生物有效性,从而提高其稳定性(Sørensen, 1972; Lützow *et al.*, 2006; 刘满强等,

2007; Cotrufo *et al.*, 2013), 最终融入土壤形成稳定的有机质, 是控制和调节土壤C、N储量的关键。然而, 不同菌根类型森林土壤C、N稳定性的研究十分有限。不同菌根类型树种可通过影响铁铝矿物的有效性及其与有机质的结合过程, 继而影响矿质土层C、N的稳定过程。Mueller等(2012)提出细根N浓度差异会造成细根凋落物N矿化和硝化差异, 从而引起质子产生和土壤酸度的不同, 进而影响铁铝矿物与有机质前体反应, 形成复杂的稳定有机质。若AM树种凋落物N含量较高, 加之其土壤硝化速率较高, 则推测AM森林土壤质子量及土壤总酸度加大, 从而促进铁铝矿物的释放, 导致更多有机质前体与铁铝矿物结合, 形成更多以物理化学形式被保护的稳定有机质。此外, 细根N浓度较高通常对应较短的根寿命; 细根死亡速率的加快也会进一步增加N矿化和硝化速率(Withington *et al.*, 2006), 产生更多的质子, 置换出更多的铁铝矿物, 从而增加有机质前体与矿物质的结合比例, 提高土壤有机质的稳定性。

土壤团聚体主要通过将微生物与有机质进行空间隔离的物理方式降低土壤有机质的周转速率, 提高土壤有机质的稳定性(Tisdall & Oades, 1982; Lüt-zow *et al.*, 2006; 刘满强等, 2007)。土壤团聚体大小也影响土壤有机质的稳定性。大团聚体(>250 μm)中的有机质能够保存几年, 而微团聚体(<250 μm)中的有机质则可能停留一个世纪(Rillig & Mummey, 2006; 黄艺等, 2011)。土壤团聚过程受生物(根系、菌根真菌、微生物)和非生物因子(铁铝矿物、温湿度)的影响, 其中不同菌根树种主要通过如下4个过程影响土壤团聚过程及矿质土层C、N稳定性。一是根系及菌丝通过对土壤的穿插、挤压和缠绕等物理作用促进相对稳定的土壤小团聚体形成(Six *et al.*, 2004)。若AM根系生物量显著高于EM, 则推测前者根系通过物理作用促进土壤团聚过程的程度可能更大; 而由于EM菌丝的根状菌索(rhizomorphs)及其生命周期(平均11个月)较长于AM菌丝(5–32天), EM菌丝通过缠绕、网捕等物理过程改变土壤团聚过程的效应可能更明显。二是根系及菌丝分泌物对土壤颗粒的胶结作用也能促使土壤团聚体的形成(Rillig & Mummey, 2006)。AM与EM树种根系分泌物数量及分泌时间的差异可能会造成土壤团聚过程的不同。AM生产的球囊霉素(glomalin)相关土壤蛋白(GRSP)能够作为胶结剂直接影响土壤团聚体的形成及稳定

(Tisdall & Oades, 1982; Rillig, 2004; Rillig & Mummey, 2006; Leifheit *et al.*, 2014; 金樑等, 2016)。这主要是由于GRSP作为多糖蛋白含有大量的羟基(–OH), 能够与矿物体表面的氧原子形成氢键而把土粒团聚起来。Rillig等(2002)研究表明, GRSP对团聚体形成过程的直接作用高于AM菌丝的作用。由于菌丝分泌物对小团聚体的贡献较大, 因此GRSP影响小团聚体的形成过程对于AM生态系统土壤有机质的稳定性具有重要意义。此外, 由于GRSP周转较慢(7–42年), 累积的GRSP也是土壤有机质的重要组成部分(Rillig *et al.*, 2003; 黄艺等, 2011; Paul, 2016)。EM真菌则可通过生产疏水蛋白影响土壤团聚过程(Rillig & Mummey, 2006)。三是真菌菌丝比细菌更能缠绕土壤颗粒, 并通过分泌多糖将土壤颗粒胶结在一起, 从而促进土壤团聚体的形成(Six *et al.*, 2004)。由于AM森林土壤真菌生物量显著小于EM森林(Lin *et al.*, 2016; Cheeke *et al.*, 2017), 前者土壤微生物对土壤团聚过程的贡献可能较小。四是根系及菌根的其他相关特性(如细根的比根长及比菌丝长(即细根或菌丝长度与细根或菌丝生物量的比值)、拉伸强度、密度、抗水性能等)也能不同程度地影响土壤团聚体的形成及稳定(Rillig *et al.*, 2015)。

总之, 有关AM真菌通过影响土壤团聚过程改变土壤C、N稳定性的报道较多, 而对EM真菌的研究报道很有限(Zheng *et al.*, 2014)。此外, 不同菌根真菌对土壤团聚过程影响的研究大多基于草本植物培养试验或树木种苗试验, 关于这些团聚过程是否会对土壤C、N长期的稳定性产生影响尚不明确。由于森林是最复杂的生态系统, 上述菌根对土壤团聚体的影响机制是否适用, 其相对重要性以及能否在生态系统水平上对森林土壤C、N长期的稳定性产生影响等问题尚需进一步探索。

2.3 对土壤C、N输出过程的影响

不同菌根类型森林凋落物质量影响其凋落物层C、N输出过程, 即AM树种凋落物质量较高, 质量损失较快, 最终导致AM凋落物层C、N储量较低(Vesterdal *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2016)。因此, AM、EM森林凋落物层C、N输出的不同是导致凋落物层C、N储量差异产生的主要原因。此外, 菌根及其与自由微生物之间的相互作用对凋落物分解过程也十分重要(Zhu & Ehrenfeld, 1996;

Brzostek *et al.*, 2015; Fernandez & Kennedy, 2016), 调节着森林土壤C、N的输出过程(Moore *et al.*, 2015; Soudzilovskaia *et al.*, 2015; Paterson *et al.*, 2016)。虽然土壤C、N输出过程相互影响, 并且可能同时发生, 但两者有不同的路径和影响机制, 故分别讨论之。

2.3.1 对土壤C输出过程的影响

菌根及其与自由微生物之间的相互作用对土壤C输出过程的影响有增加、减少和无效3种。增加效应主要指根际激发效应, 即菌根通过分泌活性有机质提高自由微生物活性, 促进有机质分解, 从而增加C输出(Zhu & Ehrenfeld, 1996; Cheng *et al.*, 2012; Nottingham *et al.*, 2013)。采用挖壕、树干环割等试验方法的很多研究在EM森林发现根际激发效应(Zhu & Ehrenfeld, 1996; Subke *et al.*, 2010; Brzostek *et al.*, 2015), 这可能主要是由于EM真菌需要更多的碳水化合物, 其菌根分泌物相应较高, 导致激发效应更明显(Sulman *et al.*, 2017)。然而, 挖壕切断根系后, 死亡根系也会提高微生物分解底物, 进而提高分解速率, 干扰激发效应。此外, 由于土壤空间异质性较高, 而挖壕、环割等试验的空间尺度一般较小, 上述研究结果在空间尺度上推时还需慎重。AM土壤激发效应目前仅限于草本分室培养实验(Hodge *et al.*, 2001; Paterson *et al.*, 2016)或CO₂浓度升高条件下的AM农作物培养试验(Cheng *et al.*, 2012); 森林生态系统野外条件下的研究尚未发现。这可能是由于: (1) AM真菌外部菌丝生物量显著低于EM真菌, 故分泌物较少(Yin *et al.*, 2014); (2) AM森林土壤有机质更稳定(Cotrufo *et al.*, 2013)、更有持续性(Nottingham *et al.*, 2013; Verbruggen *et al.*, 2016), 故对激发效应可能不太敏感。值得注意的是, 激发效应多为有机质的短期变化, 对土壤C储量长期变化的贡献尚需进一步探索。

菌根对森林土壤C输出的减少效应主要是指菌根真菌与自由微生物的相互作用对分解过程产生了消极影响, 即加吉尔效应(“Gadgil effect”, Gadgil & Gadgil, 1971, 1975)。目前广泛认为导致加吉尔效应发生的机制是养分竞争假说, 即菌根真菌与自由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自由微生物的N限制, 从而抑制了有机质的分解过程(Orwin *et al.*, 2011; Averill, 2016)。EM森林加吉尔效应的报道较多, 认为由于EM真菌能够分泌降解有机质的酶, 其利用N的路径

比传统的N矿化路径短, 获取DON的能力使土壤C:N升高, 从而加剧了自由微生物的N限制, 抑制其活性, 从而抑制了有机质分解过程(Averill *et al.*, 2014; Phillips *et al.*, 2014)。EM真菌为获取N而“开发”有机质的能力造成了正反馈现象, 最终可能增加EM主导的生态系统土壤C固存(McGuire *et al.*, 2010; Averill & Hawkes, 2016)。而关于AM抑制分解过程的证据较少, 且大多数研究对象为草本植物或农作物(Leifheit *et al.*, 2015; Verbruggen *et al.*, 2016); 仅Brzostek等(2015)的环割试验发现AM森林凋落物分解加速, 因而推测菌根存在时菌根与自由微生物的养分竞争抑制了分解过程。然而, 通常认为AM森林土壤N含量较高、C:N较低, 似乎不会导致土壤微生物受N限制。而Brzostek等(2015)认为, 虽然AM森林土壤N含量丰富, 但并不代表所有N都可直接被菌根真菌或自由微生物利用, 大部分N可通过淋溶损失, 因此AM真菌与自由微生物仍然可能存在对可利用养分的竞争。尽管养分竞争假说被广泛用于推测解释加吉尔效应, 但直接验证该假说的野外实验很少, 多数研究只采用微观室内培养实验, 而且选用的菌根真菌常为某一特定真菌, 并不能代表野外条件下的真菌群落。例如, 微观实验采用的形成根状菌索(cord-forming)的EM真菌比能生产扩散菌丝的真菌更具有侵略性, 从而可能高估竞争效应(Fernandez & Kennedy, 2016)。

关于菌根抑制分解过程的假说, 除了养分竞争假说之外, 还有化学抑制、菌寄生、水分限制假说。化学抑制假说是指与自由微生物相比, 菌根真菌从寄主根系获取C资源, 受C限制的程度较小, 因此可能会产生更多的次级代谢产物, 以限制自由微生物的活性(Werner *et al.*, 2002; Keller *et al.*, 2005)。菌寄生(mycoparasitism)假说认为菌根真菌为获取养分, 可直接寄生到自由微生物上, 从而抑制后者活性(Mucha *et al.*, 2006)。以上两种假说均在室内培养的EM真菌试验中得到证实, 但这种效应在生态系统水平上是否能够对凋落物或土壤有机质分解产生影响尚不清楚(Fernandez & Kennedy, 2016)。水分限制假说认为, 由于水分是分解过程的主要限制因子(Holden *et al.*, 2015), 菌根真菌及其共生体根系吸收大量的土壤水分, 从而可能降低自由微生物的分解能力(Koide & Wu, 2003)。但也有研究指出, 去除菌根后水分可利用性的提升是挖壕实验干扰造成

的。由此可见, 不同菌根真菌与自由微生物相互作用抑制土壤C输出的机理尚需进一步验证。

菌根的存在也可能对森林土壤C输出无效应, 这就是生态位分化假说(Lindahl *et al.*, 2007)。该假说认为, 菌根真菌与自由微生物分别占据土壤剖面的不同位置, 因此菌根真菌与微生物不存在明显的相互作用, 故不会对有机质分解过程产生显著影响(Baldrian *et al.*, 2012)。该假说可从菌根真菌与自由微生物酶功能差异的角度进行阐释。在凋落物层, 来自于地上输入的活性底物浓度较高, 微生物需要产生降解细胞壁的水解酶对其进行利用; 而在较深土层活性底物浓度较低, 难分解的木质素和腐殖质底物较多, 因此微生物需要产生氧化酶才能加以利用(Lindahl *et al.*, 2007)。自由微生物通常被认为主要生产水解酶且生活在凋落物层, 而EM真菌主要占据腐殖质层和矿质土层等较深土层(Lindahl & Tunlid, 2015), 分泌氧化酶是为了获取相对难分解土壤有机质中的N而非C(Phillips *et al.*, 2014)。由此我们推测EM真菌生产氧化酶的能力可能是生态位分化的结果, 从而反证了EM真菌可能与自由微生物不存在明显的相互作用。但值得注意的是, AM真菌不具备生产获取有机N的氧化酶的能力, 因此该生态位分化假说可能不适用于AM森林生态系统。

综上所述, 菌根对土壤C输出过程的净效应取决于加吉尔效应与激发效应的相对大小。根据AM、EM森林土壤C储量的差异, 我们推测AM树种较高的凋落物质量提高了凋落物分解速率, 导致其凋落物层C储量较低, 但较高的细根生物量和凋落物(凋落叶、细根)质量通过提高微生物SUE增加了矿质土层的C储量及其稳定性; 而EM树种凋落物质量较低, 加之EM真菌能够抑制自由微生物活性从而降低凋落物分解速率, 最终造成凋落物层C储量较高, 但来自自由微生物及细根的C较少, 并且EM真菌对矿质土层存在激发效应, 可能造成了EM森林矿质土层C储量较少。当然, 森林土壤C累积是较长时间尺度(数十年或百年)的过程, 仅通过数月的研究结果进行推测须谨慎。

2.3.2 对土壤N输出过程的影响

菌根真菌功能及其共生植物凋落物差异是造成不同菌根类型森林土壤溶解性无机N(铵盐、硝酸盐)及DON淋溶损失不同的主要原因(Midgley & Phillips, 2014; Scott & Rothstein, 2017)。EM真菌能够有

效地吸收DON, 一方面避免了N进一步矿化甚至以无机N的形式淋溶损失; 另一方面导致自由微生物受N限制程度加剧, 提高自由微生物对无机N的吸收效率, 进而减少无机N的淋溶损失。与AM树种相比, EM树种的凋落物更富含次级代谢产物(Kraus *et al.*, 2003), 这些次级代谢产物将N固定在酚类化合物中或吸附更多的N, 从而可间接地抑制凋落物的硝化过程, 但这一过程还需更多试验验证。

EM森林土壤C:N高于AM森林, 可能会进一步抑制无机N的淋溶损失(Scott & Rothstein, 2017)。土壤C:N通常与矿化和硝化速率显著负相关, 因此可用于预测土壤无机N淋溶速率, 但菌根类型更容易获得, 也许能作为预测无机N淋溶的更优指标。土壤C:N与不同菌根类型树种特性相互联系, 因此很难将不同菌根树种与土壤性质对无机N淋溶的效应区别开来。

3 丛枝菌根与外生菌根森林土壤C、N循环对全球CO₂浓度升高和N沉降增加的响应

植物对菌根真菌的碳分配策略及土壤养分对菌根真菌的限制与全球变化密切相关, 尤其是全球CO₂浓度升高及N沉降格局的改变等全球性的C、N变化。CO₂浓度升高可提高森林生产力, 从而提高植物对菌根真菌的C分配比例; 大气N沉降增加可提高土壤肥力, 减缓菌根真菌及自由微生物受养分限制的程度; 不同菌根真菌对它们响应不一(Treseder & Allen, 2000; Treseder, 2004), 进而对森林土壤C、N循环产生不同的影响。不少研究报道了AM、EM森林生产力对全球变化的响应(Thomas *et al.*, 2010; Terrer *et al.*, 2016), 但关于这些响应如何影响土壤C、N循环的研究(Midgley & Phillips, 2014; Midgley *et al.*, 2015)却很少, 且有很大的不确定性。

3.1 对CO₂浓度升高的响应

CO₂浓度升高引起AM和EM森林地上、地下生物量分配策略及其土壤有机质稳定性的差异会影响AM和EM森林土壤C、N循环(Treseder, 2004; Drake *et al.*, 2011; Terrer *et al.*, 2016)。美国橡树岭AM森林(枫香(*Liquidambar styraciflua*)林)实验表明, CO₂浓度升高主要使来自细根的土壤颗粒有机质含量增加, 从而显著增加土壤有机质含量(Jastrow *et al.*, 2005; Iversen *et al.*, 2012); 但可能降低微生物生物量而使铵态N等速效养分未发生显著变化。这说明虽然CO₂

浓度升高促进地下细根生长, 但没有缓解植物受养分限制的程度, 进而影响森林生产力(Iversen *et al.*, 2012)。虽有研究表明CO₂浓度升高促进了AM农作物有机质的分解速率(Cheng *et al.*, 2012), 但AM森林(枫香林)实验表明, CO₂浓度升高对土壤呼吸速率影响并不显著, 也未出现显著的激发效应(Iversen *et al.*, 2012)。这可能是由于AM森林矿质土壤有机质以团聚体或有机质与矿物质结合体的形态存在, 稳定性较高, 微生物难以接触利用的缘故(Jastrow *et al.*, 2005; Iversen *et al.*, 2012)。

EM森林土壤C、N循环过程对CO₂浓度升高的响应与AM不同。CO₂浓度升高导致EM森林土壤有机质含量降低(Phillips *et al.*, 2012; Talhelm *et al.*, 2014)。这主要是由于EM森林增加地下C分配比例, 提高来自根系的土壤有机质输入量, 同时提高微生物活性、促进土壤有机质分解(Drake *et al.*, 2011; Phillips *et al.*, 2011, 2012; Talhelm *et al.*, 2014), 从而减少了土壤有机质含量。

不同菌根类型森林土壤C、N循环对CO₂浓度升高响应会影响植物养分限制程度, 最终造成森林生产力对气候变化的响应不同(Phillips *et al.*, 2011; Terrer *et al.*, 2016, 2017)。Terrer等(2016)整合分析全球AM、EM生态系统数据发现, 菌根与可利用N的相互作用解释了CO₂浓度升高对不同生态系统生产力的施肥效应。CO₂浓度升高显著提高了AM森林对铵态N的吸收(Zerihun & Bassirirad, 2001), 但其土壤有机质却以物理或化学形式被保护起来, 使微生物难以接触利用(Iversen *et al.*, 2012; Mueller *et al.*, 2012), 因此AM生态系统在土壤可利用N含量较低时可能不足以维持其生物量的增长(Terrer *et al.*, 2016)。而EM真菌能够通过生产胞外酶获取复杂有机质中的N以满足植物的养分需求, 因此EM森林在CO₂浓度升高条件下能够维持生物量的增长(Terrer *et al.*, 2017)。但Norby等(2017)对这一结论提出质疑, 认为EM森林生物量对CO₂浓度升高的积极响应是由于根系激发效应提高了N的可利用性, 缓解了植物生长的渐进式氮限制, 并不只是EM真菌的作用(Drake *et al.*, 2011; Phillips *et al.*, 2011; Hasegawa *et al.*, 2016), 有些EM真菌通过多次进化后不再具备通过产生胞外酶分解复杂有机质的遗传潜力(Pellitier & Zak, 2017)。由此可见, 不同菌根类型森林对CO₂施肥效应的响应机理尚不确定。深入理解不同

菌根类型森林土壤C、N循环过程对CO₂浓度升高的响应, 有利于评价预测森林生产力对全球变化的响应。

3.2 对N沉降增加的响应

大气N沉降改变土壤养分状况, 影响菌根真菌及自由微生物的活性及群落结构, 进而调节土壤C、N循环过程(Treseder, 2004; Midgley *et al.*, 2015)。不同菌根类型的森林土壤养分对植物及微生物的限制程度不同, 因而会造成土壤C、N循环对N沉降响应不同。N添加实验通常加大AM森林凋落物、土壤有机质的分解速率(Midgley *et al.*, 2015), 这可能是因为可利用N的增加提高了微生物的养分利用效率(Manzoni *et al.*, 2012), 缓解了生产胞外酶时微生物受N限制的程度(Carreiro *et al.*, 2000), 从而提高了土壤C、N的循环速率。此外, 由于AM森林土壤自由微生物的N限制程度比EM森林小(Phillips *et al.*, 2013), N添加促进AM森林土壤硝酸盐淋溶的程度大于EM森林(Midgley & Phillips, 2014), 导致更多的N以淋溶方式损失。而N添加通常使EM森林土壤有机质分解速率、土壤呼吸速率减小(Janssens *et al.*, 2010)或者影响不显著(Midgley *et al.*, 2015)。这可能是EM真菌在N添加试验中生长和繁殖降低(Avis *et al.*, 2003; Treseder, 2004)、酶活性受到抑制造成的(Bödeker *et al.*, 2014); 也可能是由于EM森林凋落物及有机质C:N过高, 导致其分解过程对土壤养分的变化不敏感(Midgley *et al.*, 2015)。

综上所述, 表现为无机养分经济(土壤C、N矿化速率较快)的AM森林可能更能适应N沉降增加的改变, 进而提高森林生产力; 而表现为有机养分经济(土壤C、N矿化速率较慢)的EM森林对N沉降增加的响应并不积极, 因此可能会造成树木死亡或者生产力降低(Thomas *et al.*, 2010; Midgley & Phillips, 2016)。值得注意的是, N沉降增加对土壤C、N循环过程的影响存在短期应激反应和长期适应的过程, 这些过程对不同时间尺度的N添加如何响应, 尚需长期试验数据的支持。

4 展望

全面理解不同菌根类型森林土壤C、N循环的差异及其作用机制, 是森林生态学领域值得关注的重要命题。将菌根真菌类型作为树木的重要功能特性, 可以加深对生物地球化学循环中地上与地下过程关

系的理解, 并对全球变化背景下树种分布发生改变时可能对生物地球化学循环产生的影响进行合理预测。该领域亟待解决的主要挑战有以下4个方面:

一是全面比较研究不同菌根类型森林土壤C、N循环及其相关联的生态系统结构和功能特征, 为提高森林生产力、发挥生态系统服务功能提供理论基础和数据。以往室内培养试验大多仅比较单一菌根真菌存在和不存在的情况对土壤C、N循环的影响, 而未对AM、EM真菌分别存在时的状况进行比对, 因此难以得出不同菌根真菌对土壤C、N循环影响机制的普适性结论。在人工林中, 杨树、松树等EM树种作为速生树种得到大面积种植, 对其人工林的生产力及土壤C、N循环研究较多; 而AM人工林较少, 研究也很有限。在AM和EM树种共存的天然林生态系统中, 探究不同菌根树种相对丰度对土壤C、N循环的作用, 对于评价预测森林生态系统生物地球化学循环过程乃至生态功能具有重要的理论和实践意义, 但如何分离、量化不同菌根相互作用对单一菌根作用的干扰仍有难度。

二是深入认知不同菌根树种地上凋落物及地下菌根与自由微生物间相互作用对土壤C、N循环的影响, 以阐明不同菌根类型森林土壤C、N循环的潜在机制。虽然不同菌根类型凋落物质量及其分解的研究很多, 但大多数研究并未从微生物底物利用效率角度关注凋落物对土壤有机质输入过程的影响, 基于微生物底物利用效率的有机质形成假说尚需进一步验证。此外, 虽然越来越多的研究关注菌根-自由微生物相互作用对土壤C、N循环的影响, 但该相互作用对土壤C、N储量的效应方向及强度说法不一, 其中的影响机制尚需系统探究。

三是改进研究方法, 应用新研究手段, 充分考虑时空尺度效应, 以便能用小尺度的研究结果合理地解释和预测生态系统C、N循环。目前有关不同菌根类型树种对土壤C、N循环的研究方法存在一定的干扰效应。随着稳定同位素探针技术、有机质组分分组技术、核磁共振、光谱分析技术等土壤原位和非破坏性分析技术的应用, 能够有效地去除或降低干扰效应, 补充完善不同菌根类型土壤C、N的运输途径, 从不同时间和空间尺度阐明不同菌根类型森林土壤C、N代谢和循环过程。

四是加强不同菌根类型森林土壤C、N稳定性差异的研究, 以准确评价森林生态系统结构和功能对

全球变化的响应。AM森林土壤有机质的稳定性主要取决于物理化学或物理保护机制, 而EM森林土壤有机质的稳定性可归因于菌根真菌对自由微生物的抑制作用, 二者不同的稳定机制对全球CO₂浓度升高及N沉降增加的响应不同, 对全球气温升高、降水格局改变的响应也可能存在差异, 从而可能对森林生态系统结构和功能产生不同的影响, 因此亟需对不同菌根类型土壤有机质稳定性的定量认知。

基金项目 国家“十三五”重点研发计划(2016YFD0600201)、教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)和中央高校基本科研业务费专项资金(2572017AA16)。

参考文献

- Asghari HR, Cavagnaro TR (2011). Arbuscular mycorrhizas enhance plant interception of leached nutrients. *Functional Plant Biology*, 38, 219–226.
- Austin AT, Zanne AE (2015). Whether in life or in death: Fresh perspectives on how plants affect biogeochemical cycling. *Journal of Ecology*, 103, 1367–1371.
- Averill C (2016). Slowed decomposition in ectomycorrhizal ecosystems is independent of plant chemistry. *Soil Biology & Biochemistry*, 102, 52–54.
- Averill C, Hawkes CV (2016). Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling. *Ecology Letters*, 19, 937.
- Averill C, Turner BL, Finzi AC (2014). Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, 505, 543–545.
- Avis PG, McLaughlin DJ, Dentinger BC, Reich PB (2003). Long-term increase in nitrogen supply alters above- and below-ground ectomycorrhizal communities and increases the dominance of *Russula* spp. in a temperate oak savanna. *New Phytologist*, 160, 239–253.
- Baldrian P, Kolařík M, Stursová M, Kopecký J, Valášková V, Větrovský T, Zifčáková L, Snajdr J, Rídl J, Vlček C, Voříšková J (2012). Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition. *ISME Journal*, 6, 248–258.
- Bardgett RD, Mommer L, de Vries FT (2014). Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 692–699.
- Bödeker I, Clemmensen KE, Boer W, Martin F, Olson Å, Lindahl BD (2014). Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist*, 203, 245–256.
- Brundrett MC (2009). 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*, 320, 37–77.
- Brzostek ER, Dragoni D, Brown ZA, Phillips RP (2015). Mycorrhizal type determines the magnitude and direction of root-induced changes in decomposition in a temperate forest. *New Phytologist*, 206, 1274–1282.
- Carreiro M, Sinsabaugh R, Repert D, Parkhurst D (2000). Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology*, 81, 2359–2365.
- Chapin FS III, Matson PA, Vitousek PM (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2nd edn. Springer, New York.
- Cheeke TE, Phillips RP, Brzostek ER, Rosling A, Bever JD, Fransson P (2017). Dominant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function. *New Phytologist*, 214, 432–442.
- Cheng L, Booker FL, Tu C, Burkey KO, Zhou L, Shew HD, Rufty TW, Hu S (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO₂. *Science*, 337, 1084–1087.
- Clemmensen KE, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay RD, Wardle DA, Lindahl BD (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339, 1615–1618.
- Cornelissen J, Aerts R, Cerabolini B, Werger M, Heijden MVD (2001). Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Oecologia*, 129, 611–619.
- Cotrufo MF, Wallenstein MD, Boot CM, Denef K, Paul E (2013). 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*, 19, 988–995.
- del Giorgio PA, Cole JJ (1998). Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 503–541.
- Drake JE, Gallet-Budynek A, Hofmockel KS, Bernhardt ES, Billings SA, Jackson RB, Johnsen KS, Lichter J, McCarthy HR, McCormack ML (2011). Increases in the flux of carbon belowground stimulate nitrogen uptake and sustain the long-term enhancement of forest productivity under elevated CO₂. *Ecology Letters*, 14, 349–357.
- Fernandez CW, Kennedy PG (2016). Revisiting the “Gadgil effect”: Do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist*, 209, 1382–1394.
- Freschet GT, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Liu W, Jackson BG, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao J, Cornelissen JHC (2013). Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, 101, 943–952.
- Gadgil PD, Gadgil RL (1975). Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata*. *New Zealand Forest Service*, 5, 35–41.
- Gadgil RL, Gadgil PD (1971). Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature*, 233, 133.
- Hagen-Thorn A, Callesen I, Armolaitis K, Nihlgård B (2004). The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *Forest Ecology & Management*, 195, 373–384.
- Hasegawa S, Macdonald CA, Power SA (2016). Elevated carbon dioxide increases soil nitrogen and phosphorus availability in a phosphorus-limited *Eucalyptus* woodland. *Global Change Biology*, 22, 1628–1643.
- Hawkins HJ, Johansen A, George E (2000). Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 226, 275–285.
- Hobbie SE, Ogdahl M, Chorover J, Chadwick OA, Oleksyn J, Zytowskiak R, Reich PB (2007). Tree species effects on soil organic matter dynamics: The role of soil cation composition. *Ecosystems*, 10, 999–1018.
- Hobbie SE, Reich PB, Oleksyn J, Ogdahl M, Zytowskiak R, Hale C, Karolewski P (2006). Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, 87, 2288–2297.
- Hodge A, Campbell CD, Fitter AH (2001). An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*, 413, 297–299.
- Hodge A, Helgason T, Fitter AH (2010). Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 3, 267–273.
- Hodge A, Storer K (2015). Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: Implications for individual plants through to ecosystems. *Plant and Soil*, 386, 1–19.
- Holden SR, Berhe AA, Treseder KK (2015). Decreases in soil moisture and organic matter quality suppress microbial decomposition following a boreal forest fire. *Soil Biology & Biochemistry*, 87, 1–9.
- Huang Y, Wang DW, Cai JL, Zheng WS (2011). Review of glomalin-related soil protein and its environmental function in the rhizosphere. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 232–236. (in Chinese with English abstract) [黄艺, 王东伟, 蔡佳亮, 郑维爽 (2011). 球囊霉素相关土壤蛋白根际环境功能研究进展. 植物生态学报, 35, 232–236.]
- Iversen CM, Keller JK, Garten Jr CT, Norby RJ (2012). Soil carbon and nitrogen cycling and storage throughout the soil profile in a sweetgum plantation after 11 years of CO₂-enrichment. *Global Change Biology*, 18, 1684–1697.
- Janssens IA, Dieleman W, Luysaert S, Subke JA, Reichstein M, Ceulemans R, Ciais P, Dolman AJ, Grace J, Matteucci G (2010). Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3, 315–322.

- Jastrow JD, Michael Miller R, Matamala R, Norby RJ, Boutton TW, Rice CW, Owensby CE (2005). Elevated atmospheric carbon dioxide increases soil carbon. *Global Change Biology*, 11, 2057–2064.
- Jin L, Sun L, Wang Q, Dong M, Wang XJ, Wang Q, Zhang L (2016). Functions of arbuscular mycorrhizas in grassland ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 873–882. (in Chinese with English abstract) [金樑, 孙莉, 王强, 董梅, 王晓娟, 王茜, 张亮 (2016). AM真菌在草原生态系统中的功能. *生态学报*, 36, 873–882.]
- Keller NP, Turner G, Bennett JW (2005). Fungal secondary metabolism—From biochemistry to genomics. *Nature Reviews Microbiology*, 3, 937–947.
- Knicker H (2011). Soil organic N—An under-rated player for C sequestration in soils? *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 1118–1129.
- Koele N, Dickie IA, Oleksyn J, Richardson SJ, Reich PB (2012). No globally consistent effect of ectomycorrhizal status on foliar traits. *New Phytologist*, 196, 845–852.
- Koide R, Wu T (2003). Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytologist*, 158, 401–407.
- Kraus TEC, Dahlgren RA, Zasoski RJ (2003). Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems—A review. *Plant and Soil*, 256, 41–66.
- Lal R, Negassa W, Lorenz K (2015). Carbon sequestration in soil. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 15, 79–86.
- Laliberté E (2016). Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. *New Phytologist*, 213, 1597–1603.
- Leifheit EF, Verbruggen E, Rillig MC (2015). Arbuscular mycorrhizal fungi reduce decomposition of woody plant litter while increasing soil aggregation. *Soil Biology & Biochemistry*, 81, 323–328.
- Leifheit EF, Veresoglou SD, Lehmann A, Morris EK, Rillig MC (2014). Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation—A meta-analysis. *Plant and Soil*, 374, 523–537.
- Li YJ, Liu ZL, He XY, Tian CJ (2013). Nitrogen metabolism and translocation in arbuscular mycorrhizal symbiote and its ecological implications. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 861–868. (in Chinese with English abstract) [李元敬, 刘智蕾, 何兴元, 田春杰 (2013). 丛枝菌根共生体的氮代谢运输及其生态作用. *应用生态学报*, 24, 861–868.]
- Lin G, McCormack ML, Ma C, Guo D (2016). Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests. *New Phytologist*, 213, 1440–1451.
- Lindahl BD, Ihrmark K, Boberg J, Trumbore SE, Höglberg P, Stenlid J, Finlay RD (2007). Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist*, 173, 611–620.
- Lindahl BD, Tunlid A (2015). Ectomycorrhizal fungi—Potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist*, 205, 1443–1447.
- Liu MQ, Hu F, Chen XY (2007). A review on mechanisms of soil organic carbon stabilization. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 2642–2650. (in Chinese with English abstract) [刘满强, 胡锋, 陈小云 (2007). 土壤有机碳稳定机制研究进展. *生态学报*, 27, 2642–2650.]
- Lützw MV, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, Matzner E, Guggenberger G, Marschner B, Flessa H (2006). Stabilization of organic matter in temperate soils: Mechanisms and their relevance under different soil conditions—A review. *European Journal of Soil Science*, 57, 426–445.
- Manzoni S, Taylor P, Richter A, Porporato A, Ågren GI (2012). Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 196, 79–91.
- McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo D, Helmisaari HS, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälammı-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, Rewald B, Zadworny M (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207, 505–518.
- McGuire KL, Zak DR, Edwards IP, Blackwood CB, Upchurch R (2010). Slowed decomposition is biotically mediated in an ectomycorrhizal, tropical rain forest. *Oecologia*, 164, 785–795.
- Midgley MG, Brzostek E, Phillips RP (2015). Decay rates of leaf litters from arbuscular mycorrhizal trees are more sensitive to soil effects than litters from ectomycorrhizal trees. *Journal of Ecology*, 103, 1454–1463.
- Midgley MG, Phillips RP (2014). Mycorrhizal associations of dominant trees influence nitrate leaching responses to N deposition. *Biogeochemistry*, 117, 241–253.
- Midgley MG, Phillips RP (2016). Resource stoichiometry and the biogeochemical consequences of nitrogen deposition in a mixed deciduous forest. *Ecology*, 97, 3369–3378.
- Moore JAM, Jiang J, Patterson CM, Mayes MA, Wang G, Classen AT (2015). Interactions among roots, mycorrhizas and free-living microbial communities differentially impact soil carbon processes. *Journal of Ecology*, 103, 1442–1453.
- Mucha J, Dahm H, Strzelczyk E, Werner A (2006). Synthesis of enzymes connected with mycoparasitism by ectomycorrhizal fungi. *Archives of Microbiology*, 185, 69–77.
- Mueller KE, Eissenstat DM, Hobbie SE, Oleksyn J, Jagodzinski AM, Reich PB, Chadwick OA, Chorover J (2012). Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment.

- Biogeochemistry*, 111, 601–614.
- Mueller KE, Hobbie SE, Chorover J, Reich PB, Eisenhauer N, Castellano MJ, Chadwick OA, Dobies T, Hale CM, Jagodziński AM (2015). Effects of litter traits, soil biota, and soil chemistry on soil carbon stocks at a common garden with 14 tree species. *Biogeochemistry*, 123, 313–327.
- Norby RJ, Kauwe DMG, Walker AP, Werner C, Zaehle S, Zak DR (2017). Comments on “mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect”. *Science*, 355, 358b.
- Nottingham AT, Turner BL, Winter K, Chamberlain PM, Stott A, Tanner EV (2013). Root and arbuscular mycorrhizal mycelial interactions with soil microorganisms in lowland tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 85, 37–50.
- Oostra S, Majdi H, Olsson M (2006). Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21, 364–371.
- Orwin KH, Kirschbaum MUF, St John MG, Dickie IA (2011). Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: A model-based assessment. *Ecology Letters*, 14, 493–502.
- Paterson E, Sim A, Davidson J, Daniell TJ (2016). Arbuscular mycorrhizal hyphae promote priming of native soil organic matter mineralisation. *Plant and Soil*, 408, 243–254.
- Paul EA (2016). The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology & Biochemistry*, 98, 109–126.
- Pellitier PT, Zak DR (2017). Ectomycorrhizal fungi and the enzymatic liberation of nitrogen from soil organic matter: Why evolutionary history matters. *New Phytologist*, 103, 495–496.
- Phillips LA, Ward V, Jones MD (2014). Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in sub-boreal forests. *ISME Journal*, 8, 699–713.
- Phillips RP, Brzostek E, Midgley MG (2013). The mycorrhizal-associated nutrient economy: A new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist*, 199, 41–51.
- Phillips RP, Finzi AC, Bernhardt ES (2011). Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation. *Ecology Letters*, 14, 187–194.
- Phillips RP, Meier IC, Bernhardt ES, Grandy AS, Wickings K, Finzi AC (2012). Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂. *Ecology Letters*, 15, 1042–1049.
- Prescott CE (2010). Litter decomposition: What controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 101, 133–149.
- Read D, Perez-Moreno J (2003). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—A journey towards relevance? *New Phytologist*, 157, 475–492.
- Reich PB, Oleksyn J, Modrzyński J, Mrozinski P, Hobbie SE, Eissenstat DM, Chorover J, Chadwick OA, Hale CM, Tjoelker MG (2005). Linking litter calcium, earthworms and soil properties: A common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*, 8, 811–818.
- Rillig MC (2004). Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 7, 740–754.
- Rillig MC, Aguilartrigueros CA, Bergmann J, Verbruggen E, Veresoglou SD, Lehmann A (2015). Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytologist*, 205, 1385–1388.
- Rillig MC, Mummey DL (2006). Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171, 41–53.
- Rillig MC, Ramsey PW, Morris S, Paul EA (2003). Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant and Soil*, 253, 293–299.
- Rillig MC, Wright SF, Eviner VT (2002). The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: Comparing effects of five plant species. *Plant and Soil*, 238, 325–333.
- Scott EE, Rothstein DE (2017). Patterns of DON and DOC leaching losses across a natural N availability gradient in temperate hardwood forests. *Ecosystems*, 20, 1–16.
- Shi ZY, Liu DH, Wang FY, Ding XD (2012a). Effect of mycorrhizal strategy on net primary productivity of trees in global forest ecosystem. *Ecology and Environmental Sciences*, 21, 404–408. (in Chinese with English abstract) [石兆勇, 刘德鸿, 王发园, 丁效东 (2012a). 菌根类型对森林树木净初级生产力的影响. 生态环境学报, 21, 404–408.]
- Shi ZY, Wang FY, Miao YF (2012b). Responses of net primary productivity to air temperature change in forests dominated by different mycorrhizal strategies. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1165–1171. (in Chinese with English abstract) [石兆勇, 王发园, 苗艳芳 (2012b). 不同菌根类型的森林净初级生产力对气温变化的响应. 植物生态学报, 36, 1165–1171.]
- Six J, Bossuyt H, Degryze S, Denef K (2004). A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil & Tillage Research*, 79, 7–31.
- Sørensen LH (1972). Stabilization of newly formed amino acid metabolites in soil by clay minerals. *Soil Science*, 114, 5–11.
- Soudzilovskaia NA, Mg VDH, Cornelissen JH, Makarov MI, Onipchenko VG, Maslov MN, Akhmetzhanova AA, van Bodegom PM (2015). Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytologist*, 208, 280–293.
- Subke J-A, Voke NR, Leronni V, Garnett MH, Ineson P (2010). Dynamics and pathways of autotrophic and heterotrophic

- soil CO₂ efflux revealed by forest girdling. *Journal of Ecology*, 99, 186–193.
- Sulman BN, Brzostek ER, Medici C, Shevliakova E, Menge DN, Phillips RP (2017). Feedbacks between plant N demand and rhizosphere priming depend on type of mycorrhizal association. *Ecology Letters*, 20, 1043–1053.
- Talhelm AF, Pregitzer KS, Kubiske ME, Zak DR, Campy CE, Burton AJ, Dickson RE, Hendrey GR, Isebrands JG, Lewin KF, Nagy J, Karnosky DF (2014). Elevated carbon dioxide and ozone alter productivity and ecosystem carbon content in northern temperate forests. *Global Change Biology*, 20, 2492–2504.
- Taylor MK, Lankau RA, Wurzbarger N (2016). Mycorrhizal associations of trees have different indirect effects on organic matter decomposition. *Journal of Ecology*, 104, 1576–1584.
- Terrer C, Vicca S, Hungate BA, Phillips RP, Prentice IC (2016). Mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect. *Science*, 353, 72–74.
- Terrer C, Vicca S, Hungate BA, Phillips RP, Reich PB, Franklin O, Stocker BD, Fisher JB, Prentice IC (2017). Response to comment on “Mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect”. *Science*, 355, 358c.
- Thomas RQ, Canham CD, Weathers KC, Goodale CL (2010). Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 3, 13–17.
- Tisdall JM, Oades J (1982). Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science*, 33, 141–163.
- Treseder KK (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, 164, 347–355.
- Treseder KK, Allen MF (2000). Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO₂ and nitrogen deposition. *New Phytologist*, 147, 189–200.
- van der Heijden M, Martin FM, Selosse MA, Sanders IR (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205, 1406–1423.
- Verbruggen E, Jansa J, Hammer EC, Rillig MC (2016). Do arbuscular mycorrhizal fungi stabilize litter-derived carbon in soil? *Journal of Ecology*, 104, 261–269.
- Veresoglou SD, Chen B, Rillig MC (2012). Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling. *Soil Biology & Biochemistry*, 46, 53–62.
- Vesterdal L, Bo E, Christiansen JR, Callesen I, Schmidt IK (2012). Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species. *Forest Ecology & Management*, 264, 185–196.
- Vesterdal L, Clarke N, Sigurdsson BD, Gundersen P (2013). Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology & Management*, 309, 4–18.
- Vesterdal L, Schmidt IK, Callesen I, Nilsson LO, Gundersen P (2008). Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology & Management*, 255, 35–48.
- Wang Q, Wang Q, Wang XJ, Zhang L, Jin L (2015). Research progress on ecological function of arbuscular mycorrhizal network. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 2192–2202. (in Chinese with English abstract) [王茜, 王强, 王晓娟, 张亮, 金樑 (2015). 丛枝菌根网络的生态学功能研究进展. *应用生态学报*, 26, 2192–2202.]
- Wang XQ, Wang CK, Han Y (2015). Effects of tree species on soil organic carbon density: A common garden experiment of five temperate tree species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1033–1043. (in Chinese with English abstract) [王薪琪, 王传宽, 韩轶 (2015). 树种对土壤有机碳密度的影响: 5种温带树种同质园试验. *植物生态学报*, 39, 1033–1043.]
- Werner A, Zadworny M, Idzikowska K (2002). Interaction between *Laccaria laccata* and *Trichoderma virens* in co-culture and in the rhizosphere of *Pinus sylvestris* grown *in vitro*. *Mycorrhiza*, 12, 139–145.
- Whiteside MD, Digman MA, Gratton E, Treseder KK (2012). Organic nitrogen uptake by arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 55, 7–13.
- Withington JM, Reich PB, Oleksyn J, Eissenstat DM (2006). Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76, 381–397.
- Yin H, Wheeler E, Phillips RP (2014). Root-induced changes in nutrient cycling in forests depend on exudation rates. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, 213–221.
- Zerihun A, Bassirirad H (2001). Interspecies variation in nitrogen uptake kinetic responses of temperate forest species to elevated CO₂: Potential causes and consequences. *Global Change Biology*, 7, 211–222.
- Zheng W, Morris EK, Rillig MC (2014). Ectomycorrhizal fungi in association with *Pinus sylvestris* seedlings promote soil aggregation and soil water repellency. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, 326–331.
- Zhu W, Ehrenfeld JG (1996). The effects of mycorrhizal roots on litter decomposition, soil biota, and nutrients in a spodosolic soil. *Plant and Soil*, 179, 109–118.

责任编辑: 冯晓娟 责任编辑: 王 蔚



扫码向作者提问