



朱楼兰,张天海,程远东,等.亚热带森林菌根树木多样性与地上生物量对土壤肥力影响[J].江西农业大学学报,2025,47(4):1038-1048.

ZHU L L,ZHANG T H,CHENG Y D,et al.Effects of diversity and aboveground biomass of different mycorrhizal trees on soil nutrients and fertility in subtropical forests[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2025,47(4):1038-1048.

亚热带森林菌根树木多样性与地上生物量对土壤肥力影响

朱楼兰^{1,2},张天海^{1,3},程远东^{1,2},林 勇⁴,王方超^{1,2},陈伏生^{1,2},李建军^{1,2*}

(1.江西农业大学 鄱阳湖流域森林生态系统保护与修复国家林业和草原局重点实验室,江西 南昌 330045;2.江西农业大学 林学院亚热带森林资源培育江西省重点实验室,江西 南昌 330045;3.江西省德兴市林业局森林资源保护中心,江西 上饶 334200;4.南昌大学 管理科学与工程博士后流动站,江西 南昌 330045)

摘要:【目的】为揭示森林树木组成和生物量优势与土壤养分和肥力之间的关系。【方法】以江西九连山国家级自然保护区的典型亚热带森林为研究对象,随机设置 116 个 20 m×20 m 样方并调查样方内树木(胸径≥5 cm)信息。根据全球植物菌根数据库确认每种树木菌根类型,分为丛枝菌根(AM)和外生菌根(ECM)树。利用基础信息和生物量方程计算 AM 和 ECM 树的多样性指数,包括 Simpson 指数(优势度)、Pielou 指数(均匀度)和 Margalef 指数(丰富度),以及每棵树木地上生物量,同时计算出每块样方内 AM 树种和 ECM 树种分别与该样方内总地上生物量的比值作为生物量优势值($R_{AM/总}$ 、 $R_{ECM/总}$),以此来表征 2 种类型菌根树种在生物量上的相对大小关系。采集 0~20 cm 表层土壤并测定土壤有机质(SOM)、全氮(TN)、全磷(TP)及速效养分含量,并以土壤养分提取的第一主成分评估土壤肥力。【结果】菌根真菌对其共生树种的丰富度和优势度均有显著影响,且 AM 树种的 Simpson 指数和 Margalef 指数显著高于 ECM 树种;2 类树种的多样性指数与生物量优势对土壤氮磷含量的影响不同,其中 AM 树种的 Margalef 指数和 Pielou 指数分别与 TP 和 AP 含量呈显著正相关,而 ECM 树种的 Margalef 指数和 Pielou 指数与 TP 和 AP 含量之间无显著相关, $R_{AM/总}$ 与土壤 NO_3^- -N 和 AP 含量之间存在显著正相关关系。就土壤肥力而言,2 种类型树种的多样性指数越高,土壤肥力越大,但 $R_{AM/总}$ 与土壤肥力间并无显著相关关系。【结论】在亚热带森林中,菌根树木多样性和生物量优势均对土壤养分产生影响,且菌根是通过改变共生树种地上生物量而非菌根树种多样性来影响该过程;尽管菌根树木多样性能够影响土壤肥力,但菌根树木多样性并未对该过程产生显著影响。

关键词:丛枝菌根;外生菌根;菌根树木多样性;群落结构;土壤肥力

中图分类号:S718.8

文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2025)04-1038-11

CSTR:32399.14.aauj.2025089



收稿日期:2025-01-05 修回日期:2025-02-23

基金项目:江西省自然科学基金项目(20232BAB215049)、国家自然科学基金面上项目(32471851)、江西省“双千”计划科技创新高端人才项目项目(jxsq2023201058)、国家自然科学基金面上项目(32171759)和国家自然科学基金青年科学基金项目(31901197)

Project supported by Jiangxi Provincial Natural Science Foundation(20232BAB215049), National Natural Science Foundation of China(General Program)(32471851), Jiangxi Province “Double Thousand Plan” Scientific and Technological Innovation High-end Talent Project(jxsq2023201058), National Natural Science Foundation of China(General Program)(32171759) and National Natural Science Fund for Young Scholars(31901197)

作者简介:朱楼兰,硕士生,orcid.org/0009-0005-3302-1400,loulanz08@163.com; *通信作者:李建军,讲师,博士,主要从事森林培育和森林生态等研究,orcid.org/0000-0001-7677-0149,lijianjun8801@126.com。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取 CC BY-NC-ND 协议

Effects of diversity and aboveground biomass of different mycorrhizal trees on soil nutrients and fertility in subtropical forests

ZHU Loulan^{1,2}, ZHANG Tianhai^{1,3}, CHENG Yuandong^{1,2}, LIN Yong⁴,
WANG Fangchao^{1,2}, CHEN Fusheng^{1,2}, LI Jianjun^{1,2*}

(1.Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Forest Ecosystem Protection and Restoration of Poyang Lake Watershed, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Jiangxi Provincial Key Laboratory of Silviculture, College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 3. Forestry Bureau Forest Resources Protection Center of Dexing City, Jiangxi Province, Shangrao, Jiangxi 334200, China; 4. Postdoctoral Research Station of Management Science and Engineering, Nanchang University, Nanchang 330031, China)

Abstract: [Objective] The primary objective of this research is to investigate the intricate relationship between forest tree composition, biomass dominance, and the availability and fertility of soil nutrients. [Method] The study was conducted in a typical subtropical forest situated within the Jiulianshan National Nature Reserve in Jiangxi Province, China. We established 116 randomly located plots, each measuring 20 m × 20 m, to conduct a detailed survey of tree species, focusing on individuals with a diameter at breast height (DBH) of 5 cm or more. The mycorrhizal type of each tree species was determined based on the Global Plant Mycorrhizal Database, categorized into arbuscular mycorrhizal (AM) and ectomycorrhizal (ECM) trees. The diversity indices of AM and ECM trees, including the Simpson index (dominance), Pielou index (evenness), and Margalef index (richness), as well as the above-ground biomass of each tree, were calculated using basic information and biomass equations. Meanwhile, the ratios of the above-ground biomass of AM tree species and ECM tree species in each quadrat to the total above-ground biomass in that quadrat were calculated as the biomass dominance values ($R_{AM/total}$ and $R_{ECM/total}$) to characterize the relative biomass relationship between the two types of mycorrhizal tree species. Additionally, surface soil samples were collected from a depth of 0–20 cm for analysis of critical soil parameters: soil organic matter (SOM), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), and available nutrient content. To evaluate overall soil fertility, the first principal component derived from the soil nutrient data was utilized. [Result] The results from the study revealed that mycorrhizal types significantly influence both the diversity and dominance of their associated tree species. Trees belonging to the AM category demonstrated markedly higher values in both the Simpson and Margalef indices compared with those of ECM trees. Furthermore, the diversity indices and biomass dominance of the AM and ECM types exhibited differential effects on soil nitrogen and phosphorus content. Specifically, the Margalef index and Pielou index for AM trees were found to have significant positive correlations with total phosphorus (TP) and available phosphorus (AP) content in the soil, respectively. In contrast, the biodiversity indices associated with ECM trees did not display similar correlations. Moreover, the ratio of AM tree AGB to total AGB ($R_{AM/total}$) showed a positive correlation with soil nitrate nitrogen (NO_3^- -N) and available phosphorus (AP). The analysis further indicated that increased diversity indices for both mycorrhizal types contributed to enhanced levels of soil fertility; However, it is noteworthy that $R_{AM/total}$ did not exhibit significant correlations with soil fertility metrics. [Conclusion] In subtropical forests, both the diversity and biomass dominance of mycorrhizal trees have an impact on soil nutrients. Moreover, mycorrhizae influence this process by altering the above-ground biomass of symbiotic tree species rather than the diversity of mycorrhizal tree species. Although the diversity of mycorrhizal trees can affect soil fertility, it does not have a significant impact on this process.

Keywords: endomycorrhiza; ectomycorrhiza; tree diversity; community structure; soil nutrients

【研究意义】在亚热带森林生态系统中,树木和土壤作为其核心组成部分,承担着重要的物质循环与能量流动的功能。其中树木的多样性和生物量影响土壤的形成和发展,土壤则为树木的生长提供必要的水分和养分^[1-2]。两者相互作用是生态系统演化的重要驱动力。因此,深入研究植物与土壤养分之间的耦合关系,对于土壤养分循环与土壤肥力维持等科学问题有重要理论和实践意义。【前人研究进展】当前相关研究主要集中于树木多样性与生物量对土壤养分的调控研究。例如,树木多样性可以通过多种途径影响土壤肥力,不同树木根系在土壤中分布的广度和深度往往不同^[3],这种差异增加了植物吸收养分的面积,提高整体的养分获取效率,同时改变不同区域土壤养分情况;根系还会向土壤分泌多种有机化合物(有机酸、酶等),可以促进土壤微生物的活动,改善土壤生态环境,提高土壤养分的可用性^[4];高度多样化的森林群落能够改变土壤微生物群落的组成与功能^[5],进而增强土壤养分的循环;此外,树木多样性较高的森林生态系统在应对环境压力(如气候变化和土壤侵蚀)时,能够更好地保持土壤养分的稳定性与可持续性^[6]。另一方面,生物量越大的树木个体,其生物量上的优势往往能够生产更多凋落物,为土壤提供更多有机物输入,从而维持土壤肥力^[7];同时,树木生物量较大的个体往往竞争能力较强,可以抑制竞争植物生长^[8],使优势树种能更有效地利用特定养分,影响土壤养分的分布。因此,作为影响土壤的养分 2 种方式(树种多样性和树种生物量),究竟哪种方式主导了土壤肥力的变化还存在争议,仍需进一步研究。菌根作为植物根系与土壤真菌之间形成的共生体,展现出多重生态功能。这些功能不仅包括调节养分循环、改变土壤微生物活性,还能影响植物的环境适应策略^[9-10]。菌根真菌与树木根系的共生关系一直是科学家关注的热点。以往研究发现菌根真菌能够促进植物对水分和养分的吸收,增强植物之间的共生关系,从而提升整个生态系统的稳定性。根据真菌与植物根系接触的方式及形态特征的不同,菌根可分为外生菌根(ectomycorrhizas, ECM)和内生菌根(endomycorrhizal)^[11]。ECM 真菌的细胞通常在根系表面和细胞壁之间扩展生长,形成一个密厚交织的根套,并不进入细胞内部;而内生菌根真菌能够深入植物根细胞内部,这类真菌的代表是丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM),其在植物根细胞中形成“丛枝状”结构^[11]。根系与菌根真菌之间的不同接触方式导致树木在养分运输和分配上的差异。不同类型的菌根树木在土壤养分循环中发挥不同的作用。研究^[12]表明,菌根类型通过调控树种竞争格局,进一步影响土壤肥力动态。例如,AM 树种可能在养分丰富的环境中更具竞争优势,而 ECM 树种通常在资源匮乏的环境中表现出更高的生物量优势,能够更有效地利用有限的土壤资源,因此 ECM 树种对养分的利用比 AM 树种更加保守^[13]。在氮和磷获取上,ECM 和 AM 树也存在显著差异^[14]。ECM 真菌通过分泌大量胞外水解酶和氧化酶来获取土壤有机氮^[15];而 AM 菌根分泌物能够促进溶磷细菌将不溶性磷转化为可溶性磷,增强树木对土壤磷的吸收^[16]。此外,菌根真菌与根系的共生关系会导致树木根和叶的形态差异^[17]。ECM 树的光合作用所合成的有机物主要用于叶片构建,以提高其对环境的适应性,而用于植物生长的养分相对较少^[18]。相对而言,AM 树的细根生物量和凋落物动态通常高于 ECM 树,这一现象有助于土壤碳固存^[19]。尽管菌根类型显著影响树木的生长及其对土壤养分吸收策略,但树木多样性和地上生物量与土壤养分及肥力之间的关系是否受到菌根类型的调控仍不清楚。

【本研究切入点】深入开展不同菌根树木的多样性及地上生物量对森林土壤养分和肥力影响研究将有助于更好地理解亚热带森林生态系统的结构与功能,以及土壤肥力的维持机制,也可为全球气候变化下森林生态系统的管理提供科学依据。【拟解决的关键问题】以江西九连山国家级自然保护区典型的亚热带森林为研究对象,利用其高树木多样性和复杂的群落结构,通过系统的野外调查和室内土壤样品测定,分析样方内 AM 和 ECM 树的多样性指数、地上生物量和土壤养分数据。采用独立样本 t 检验、协方差分析和相关性分析等统计方法,着重探讨不同菌根类型树种的多样性和生物量优势($R_{AM/总}$ 、 $R_{ECM/总}$)对土壤养分和土壤肥力的影响,拟解决以下 2 个科学问题:(1)AM 和 ECM 真菌对其共生树种多样性的影响;(2)AM 和 ECM 真菌如何通过树木的多样性和生物量优势($R_{AM/总}$ 、 $R_{ECM/总}$)调控土壤养分和土壤肥力。本研究进一步深化对森林生态系统中植物与土壤养分关系的理解,并为生态恢复与管理实践提供重要的理论基础。

1 研究地概况及研究方法

1.1 研究区概况

江西九连山国家级自然保护区(24°29'18"~24°38'55" N, 114°22'50"~114°31'32" E)位于南岭山麓赣

粤边境的龙南市境内。保护区南北长约 17.5 km, 东西宽约 15 km, 保护区总面积 13 411.6 hm²。该区域地形复杂, 呈现南高北低的地势, 最高海拔为 1 430 m, 最低海拔为 280 m。保护区受大陆和海洋气候的双重影响, 属典型的中低纬度带山地型气候, 年平均气温为 16.4 °C, 其中 1 月和 7 月的平均气温分别为 6.8 °C 和 24.4 °C, 年均降水量达 2 155.6 mm。土壤呈明显的垂直分布规律, 有以下特征: 海拔 500~600 m 以下为红壤, 海拔 500~800 m 之间为黄红壤, 海拔 800~1 200 m 之间为黄壤, 土壤 pH 为酸性或强酸性^[20]。

九连山保护区地处我国中亚热带和南亚热带过渡地带, 人为干扰较少, 生物多样性丰富。植被类型主要包括常绿阔叶林、针叶林和竹林。常绿阔叶林主要分布在 280~1 000 m 的低丘沟谷至山脊之间, 主要林型有木荷 (*Schima superba*) 林、南岭栲 (*Castanopsis fordii*) 林和甜槠 (*Castanopsis eyrei*) 林等; 针叶林主要分布在 280~1 000 m 的山脊和沟谷缓坡常绿阔叶林中, 主要林型有马尾松 (*Pinus massoniana*) 林、杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 林和南方红豆杉 (*Taxus wallichiana* var. *mairei*) 林等; 竹林主要是毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 林, 分布在低海拔的阳坡地段^[19]。

1.2 研究方法

1.2.1 群落调查与多样性指数和地上生物量估算

在 2021 年 8 月, 在保护区内的亚热带森林群落中以全站仪 (Leica TS16) 随机设置 116 个 20 m×20 m 的样地 (图 1), 并用 GPS (MAP 66i) 测定样地中心的海拔。样方海拔范围从 410.92 m 至 1 239 m, 平均海拔为 685.96 m。调查涵盖所有胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物, 包括树种识别、胸径测量和树高记录。为排除幼树对树种多样性评估的干扰, 选取胸径 (DBH) ≥ 5 cm 的木本植物进行分析。

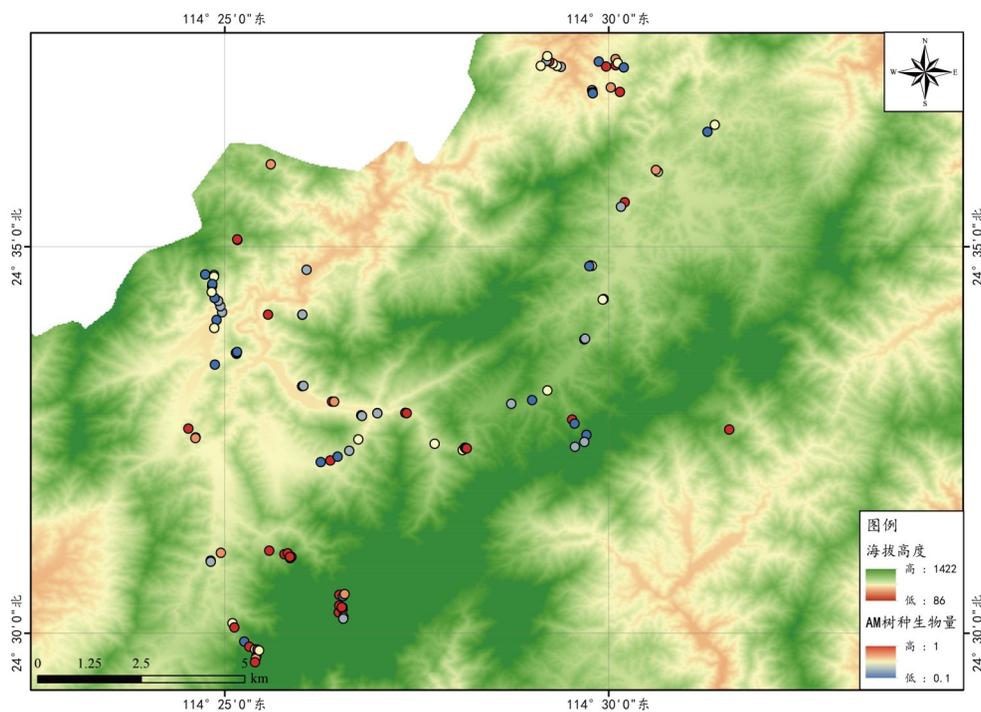


图 1 样点示意

Fig. 1 Sample Point Diagram

根据全球植物菌根数据库 (fungal root database)^[21], 将树木按其共生的菌根真菌类型分为不同的菌根树种。调查结果显示, 丛枝菌根 (AM) 和外生菌根 (ECM) 树分别有 116 和 27 种, 共占树木总数的 85.19%, 这 2 类树木具有代表性。

基于调查获取的数据, 采用 Simpson 指数 (D)、Pielou 指数 (J) 和 Margalef 指数 (Ma), 分别评估 AM、ECM 树木, 以及样方内全部树种的优势度、均匀度和丰富度^[22], 计算公式如下:

$$D=1-\sum(P_i)^2 \quad (1)$$

$$J=\sum P_i \ln(P_i) / \ln S \quad (2)$$

$$Ma=(S-1) / \ln N \quad (3)$$

上式中, S 为该菌根的树种个数; N 为该菌根的所有树木个体总数; $P_i = N_i / N$, N_i 为该菌根的第 i 个种类树木的个体数。

共采用 33 种来自中国森林生态系统碳储量-生物量方程中异速生长模型的生物量方程^[23], 来估算不同树种的地上生物量(aboveground biomass)。此外, 通过计算每块样地内不同菌根树木的地上生物量与样地内总树木地上生物量的比值($R_{AM/总}$ 、 $R_{ECM/总}$), 确定该菌根树木的生物量占比。

1.2.2 土壤样品采集与测定

采用五点采样法, 在每个样地的 4 个角落及中心区域使用直径为 5 cm 的土钻采集 0~20 cm 深度的土壤样品。在采集土壤样品之前, 需移除土壤表面的凋落物和腐殖质。每个样方内的土壤混合为一份样品, 并在低温(4 °C)条件下带回实验室。回到实验室后, 剔除石块、根系等杂物, 并通过 2 mm 筛网筛分。样品分为 2 份保存: 一份经自然风干后用于测定土壤有机质(SOM)、全氮(TN)、全磷(TP)和有效磷(AP); 另一份则在低温(4 °C)下保存, 用于测定土壤中的铵态氮($NH_4^+ - N$)和硝态氮($NO_3^- - N$)。

SOM 采用重铬酸钾-浓硫酸外加加热法($K_2Cr_2O_7 - FeSO_4$)。土壤 TN 和 TP 以高氯酸-浓硫酸($HClO_4 - H_2SO_4$)消煮, 土壤 $NH_4^+ - N$ 和 $NO_3^- - N$ 用 2 mol/L 氯化钾(KCl)浸提后过滤, 土壤 AP 以 0.03 mol/L NH_4F 和 0.025 mol/L HCl 浸提, 消解液和浸提液均使用全自动间断化学流动分析仪测定(SmartChem210)^[24]。

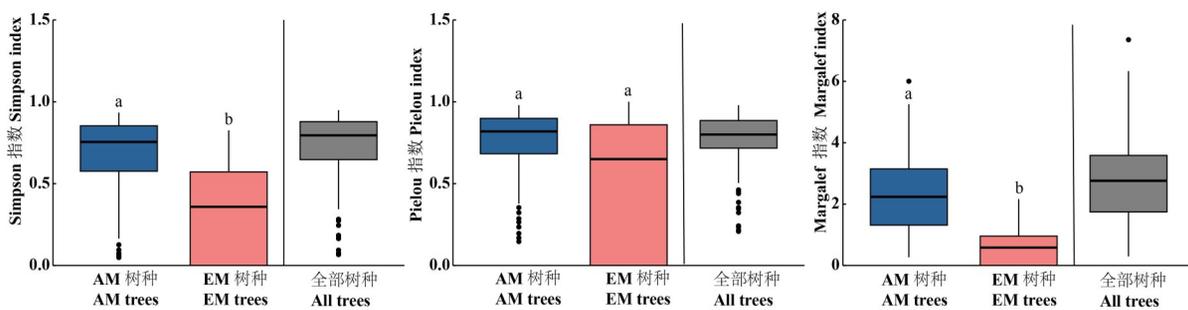
1.2.3 数据处理与分析

所有数据采用 SPSS 25.0 软件进行统计分析, 数据均符合正态性, 显著性水平设定为 $P < 0.05$, 结果以平均值±标准差的形式呈现。采用独立样本 t 检验评价 AM 树和 ECM 树的多样性指数差异以及 AM 和 ECM 树生物量占比大于 0.5 的土壤养分的差异。通过 Pearson 相关性分析探讨不同菌根树木的多样性指数与土壤养分之间的关系。使用一般线性模型分析 AM 和 ECM 树的多样性指数和生物量优势及土壤肥力的关联性。使用 R(4.3.3) 软件的 psych 包对土壤养分进行主成分分析, 并将每个样本在主成分 1(PC1) 上的荷载值作为该样地的土壤肥力指标^[25]。采用协方差分析检验 2 种菌根树木与土壤肥力的回归曲线斜率的差异。制表和绘图则分别使用 WORD2019 和 R(4.3.3) 软件中的 ggplot2 和 ggpubr 包进行。

2 结果与分析

2.1 不同菌根树种的多样性差异及其与土壤养分的关系

t 检验结果(图 2)显示, AM 树的 Simpson 指数和 Margalef 指数的平均值均显著高于 ECM 树($P < 0.05$), 而 Pielou 指数则未表现出显著差异($P > 0.05$)。其中 AM 树的 Simpson 指数较 ECM 树高 7%, Margalef 指数则高 58%。这表明菌根类型对树木的优势度和丰富度有显著影响。



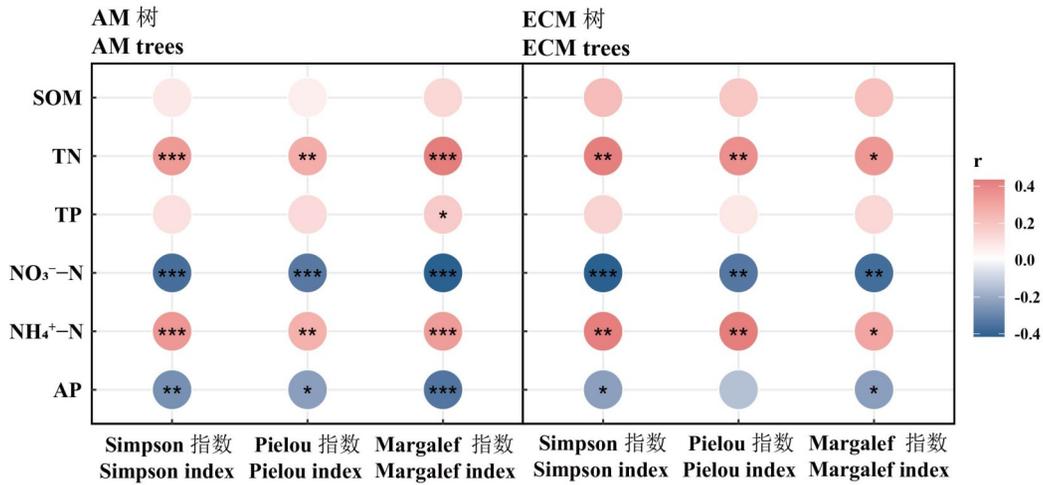
同组不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Different letters in the same group meant significant difference at 0.05 level.

图 2 不同菌根树木多样性特征

Fig.2 Correlation between tree diversity and soil nutrients under different mycorrhizas

相关性分析结果(图 3)显示, AM 和 ECM 树的多样性指数与土壤养分存在显著的相关性。具体而言, AM 和 ECM 树的多样性指数与土壤 $NH_4^+ - N$ 和 TN 均呈显著正相关, 与 $NO_3^- - N$ 呈显著负相关, 与 SOM 则无显著相关。AM 树的 Pielou 指数与 AP 呈显著负相关, Margalef 指数与 TP 显著正相关, 而 ECM 树的 Pielou 指数和 Margalef 指数分别与 AP 和 TP 无显著相关性, 但呈现与 AM 树一致的趋势。这表明树木的多样性与土壤养分的关系不受菌根类型的影响。



SOM:土壤有机质;TN:全氮;TP:全磷;NH₄⁺-N:铵态氮;NO₃⁻-N:硝态氮;AP(mg·kg⁻¹):有效磷。

SOM: Soil organic matter; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; NH₄⁺-N: Ammonium nitrogen; NO₃⁻-N: Nitrate nitrogen;

AP: Available phosphorus. *P<0.05; **P<0.01; ***P<0.001.

图 3 AM 和 ECM 树的多样性指数与土壤养分的相关性

Fig.3 Correlation between the diversity indices of AM and ECM trees and soil nutrients

2.2 不同菌根树木的地上生物量对土壤养分的影响

相关性分析结果(表 1)表明,2种菌根树木的生物量优势与土壤 N、P 含量的关系存在显著差异。具体来说,AM 树的生物量优势与土壤 NO₃⁻-N 和 AP 含量(P<0.01)显著正相关,ECM 树则与这 2 种土壤成分呈显著负相关(P<0.01)。这种截然相反的现象同样在土壤 SOM、TN、TP 和 NH₄⁺-N 含量中得以体现,虽然这些指标差异没有统计学意义,但仍然反映了 2 类菌根树木生物量优势与土壤养分之间的相对关系。这表明树木的生物量优势与土壤养分的关系受菌根类型的影响。

表 1 土壤养分含量及其与 AM 和 ECM 树的生物量优势的相关性

Tab.1 Soil nutrient content and its correlation with the dominance of biomass of AM and ECM trees

变量 Variant	含量 Content	生物量优势 Dominance of biomass	
		R _{AM/总}	R _{ECM/总}
土壤有机质/(g·kg ⁻¹)SOM	64.95±20.88	0.073	-0.072
全氮/(g·kg ⁻¹)TN	2.46±0.78	0.002	-0.003
全磷/(g·kg ⁻¹)TP	0.83±0.22	0.096	-0.096
铵态氮/(mg·kg ⁻¹)NH ₄ ⁺ -N	41.00±20.16	0.273**	-0.268**
硝态氮/(mg·kg ⁻¹)NO ₃ ⁻ -N	7.24±6.75	-0.084	0.084
有效磷/(mg·kg ⁻¹)AP	3.27±1.72	0.316**	-0.320**

*P<0.05; **P<0.01; ***P<0.001.

2.3 不同菌根树木的多样性和生物量优势与土壤肥力的关系

主成分分析(图 4)结果显示,第一主成分的解释度为 34.46%,第二主成分为 25.39%。采用第一主成分来表征土壤肥力状况。

通过对不同菌根树木的多样性指数和生物量优势进行线性回归分析(图 5)发现,AM 树和 ECM 树的 Simpson 指数、Pielou 指数以及 Margalef 指数均与土壤肥力呈正相关。这表明,土壤肥力随着树木多样性指数的增加而提升,且 2 种菌根类型树木的优势度、均匀度和丰富度均对土壤肥力产生正向影响。协方差分析结果显示 2 种菌根树木的优势度、均匀度和丰富度与土壤肥力的回归曲线的斜率无显著差异,表示菌根类型不影响树木多样性对土壤肥力的调控过程。此外,2 类树木的生物量优势与土壤肥力之间并未表现出显著相关性。

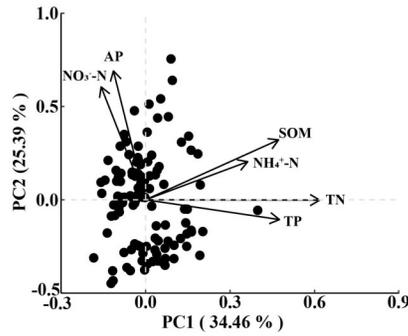
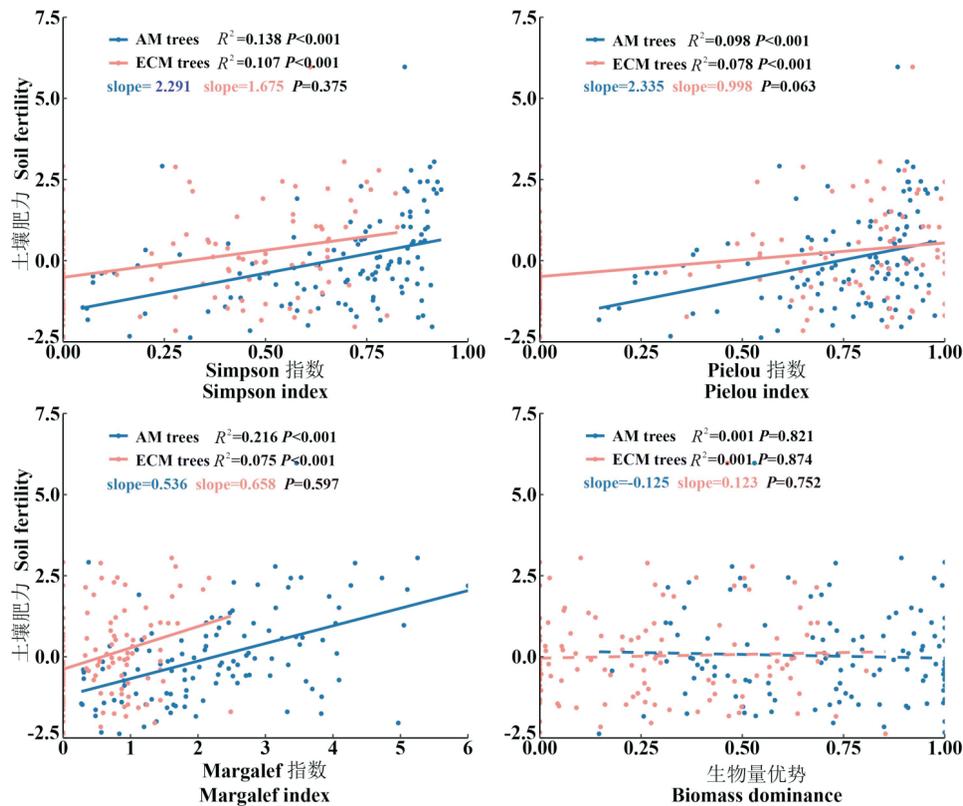


图4 土壤养分PCA分析

Fig.4 PCA analysis of soil nutrients



图中实线表示相关性显著 ($P < 0.05$), 虚线表示相关性不显著 ($P > 0.05$)。

Solid line indicates significant correlation ($P < 0.05$), dashed line indicates no significant correlation ($P > 0.05$).

图5 AM和ECM树的多样性指数与生物量优势与土壤肥力的相关性

Fig.5 Correlation of AM and ECM tree diversity index with biomass dominance and soil fertility.

3 讨论

3.1 菌根真菌对树木的多样性与土壤养分的调控

从AM树种和ECM树种多样性角度,评估二者对土壤养分的影响。结果发现,AM树的Simpson指数和Margalef指数显著高于ECM树,表明树木菌根真菌类型显著影响共生树种的优势度和丰富度,揭示了菌根类型参与了亚热带森林树种多样性对土壤养分的调控过程。与Liu等^[26]的研究结果相似,该研究认为,2类树种多样性存在差异的原因可能是AM树具有较高的养分再吸收效率和较低的菌根真菌相对丰度,会采取更为主动的养分获取策略,从而增加AM树多样性;与之相反,ECM树通常生长在土壤养分相对贫瘠的条件下,养分再利用效率较高,使其养分利用策略趋于保守,这种特性可能增强宿主植物个体在贫瘠环境下的竞争力,最终反而降低了ECM树多样性^[12]。然而,菌根类型不同造成树种优势度和丰富度差异的影响机制还不够清楚,还有待深入研究。

另外,树种的多样性对土壤N的影响与其共生菌根的类型无显著相关,随树木多样性指数的增加,土壤 NO_3^- -N含量减少, NH_4^+ -N和TN含量显著提高,但是共生菌根类型AM和ECM并没有改变这种变化趋势,故树种多样性是影响土壤N矿化的关键因素,而共生菌根类型可能不是。这与Chen等^[27]研究结果一致,树种通过增加均匀度和功能性状多样性显著提高土壤N含量。Zhu等^[28]发现树种多样性主要是通过提高土壤中微生物生物量和细菌基因丰度促进N矿化,最终导致土壤N含量上升;值得注意的是,土壤 NO_3^- -N含量与 NH_4^+ -N和TN含量随树木多样性增加而表现出相反的效应与包涛涛等^[29]的研究结果吻合,树种多样性增加,氨化作用增强,土壤 NH_4^+ -N含量增加刺激异养微生物生长,进而加剧其他异养微生物与硝化细菌之间的竞争关系,从而减缓了土壤的硝化过程。土壤自由微生物在调控土壤N矿化过程中具有重要作用,而植物共生菌根类型并不主导该过程。

对土壤P而言,AM(优势度、均匀度和丰富度)和ECM(优势度和丰富度)树的多样性指标均与土壤AP呈显著负相关,一方面可能是由于树木的多样性较高样方主要集中在中低海拔区,而该区域的土壤类型为红壤,酸性红壤中富含游离态铁铝氧化物,可能对土壤P的有效性产生负面影响^[30];另一方面,可能是因为树木多样性更多通过增强树木根系与土壤养分的联系增强对土壤P的吸收^[31],从而使得土壤AP含量降低。

3.2 不同菌根树木的生物量优势对土壤养分的调控

不同菌根树木的生物量优势对土壤养分的调控主要体现在土壤 NO_3^- -N和AP上。通常土壤中80%以上的N以有机态形式存在,而植物只能吸收由微生物矿化作用转化的无机N^[32]。AM树的生物量占比越大的样地土壤 NO_3^- -N含量越高,而ECM树的生物量占比越大的样地中土壤 NO_3^- -N含量越低。土壤无机N的含量通常与植物和微生物对N的需求密切相关^[33]。2种菌根真菌在获取N源的方式上存在的差异可能是导致其生物量优势与土壤 NO_3^- -N含量关系不同的原因之一。LEI等^[34]发现,与ECM森林相比,AM森林中有机质净氮矿化速率更高,土壤可溶性有机N和 NO_3^- -N的含量也更高。该研究认为,ECM真菌通过分泌胞外酶分解有机质获取无机氮,而这类胞外酶可能抑制土壤中其他自由微生物活性,进而阻碍了有机质的进一步矿化,最终反而降低有机质分解速率。相比之下,AM真菌不具备分泌胞外酶的功能,其更加依赖土壤微生物来矿化有机质释放无机氮,从而提高土壤N含量^[35]。研究区内样地的土壤有机质、土壤全氮和铵态氮并未随着AM和ECM树种生物量占比的变化而呈现类似硝态氮的变化趋势,其可能的原因是,2种类型树种主导的样地凋落物输入量均较大,土壤有机质和土壤氮总量往往不是限制氮素循环因子,而且相对于有机N矿化的后程—硝化作用,其前程—氨化作用更易完成,因此才使得二者对应的产物(硝态氮和铵态氮)含量表现相异的结果。此外,凋落物质量和土壤pH也可能影响N矿化速率,在以ECM树为主导的森林中,由于土壤低pH和低质量凋落物(高C:N)抑制氢氧化剂的生成,从而降低了净硝化率^[34],这也可以解释为何在ECM树生物量越多的地方,土壤 NO_3^- -N的含量越低。

与土壤N相似,AM树的生物量占比越大的地方土壤AP含量越高,ECM树的生物量占比越大的地方土壤AP含量越低。这种差异可能与2种菌根真菌获取和利用P的效率有关。AM真菌能够利用分泌的酶(如磷酸酶)有效地将土壤中的有机P和无机P转化为植物可以吸收的形式^[36];同时,AM真菌还能够分泌有机酸(苹果酸、醋酸和柠檬酸)帮助溶解土壤中的有机P^[37]。AM高效获取和利用的方式使P元素在AM树根部聚集,提升AM树的生物量优势区P元素的可利用性。相比之下,ECM对有机P的水解能力有限^[38],形成菌丝网络与植物根系直接接触的结构^[11],可能会限制菌丝与植物的能量和营养交换,降低土壤AP含量。此外,ECM树的生物量优势会降低土壤pH,酸性土壤会导致某些矿物质(例如铁、铝)与P的结合增加^[30],使它们形成难溶性化合物,降低土壤AP的含量。ECM树的低质量凋落物也可能使P无法快速回归土壤,也可能是导致ECM树生物量优势区土壤AP含量下降的原因。

3.3 树木多样性对土壤肥力的提升

土壤肥力与AM和ECM树的多样性指数呈正相关,与AM和ECM树的生物量优势无显著相关,表明不同菌根树木主要通过多样性而非生物量优势调控土壤肥力,而且该调控过程可能与菌根类型无关。土壤肥力作为土壤化学特性的综合性指标,通常受到外界多种因素调控,Mao等^[25]的研究采用主成分分析(PCA)来评估土壤养分对肥力的表征作用。Chen等^[27]的研究发现树种多样性能够提高养分的周转效率,增强土壤碳(C)和氮(N)的积累,树木多样性通过影响土壤真菌的组成与功能,对土壤肥力产生积极

影响;宋战超等^[39]发现,树种丰富度通过增加土壤真菌的 α 多样性,促进有机质的分解,最终增加土壤的肥力。在高树木多样性的森林中,不同树种的根系能够利用土壤中不同层次和位置的水分和养分^[40]。表明树木多样性可以促使生物在资源获取渠道上发生分化,从而减少同类之间的竞争,增加整体的营养物质吸收效率,养分归还途径的多样化也增加土壤有机质含量,最终提高土壤肥力;而且从生态系统的角度,较高的树木多样性能够增加生态系统稳定性^[41],从而维持土壤肥力。

以生物量优势评估菌根类型其对土壤肥力的影响,发现生物量优势与土壤肥力之间不存在显著的关系。一方面可能是生物量优势较大的样地通常生物多样性低,基于前文多样性对土壤养分的影响,可以推断生物量优势大的样地,土壤肥力可能较小;另一方面,生物量优势大的样地通常存在生物量高的树种(优势种单一),其特点就是凋落物的质量较低(C:N较高),导致单位质量的植物向土壤输入养分的速度较慢^[42],但由于生物量优势较大的样地单位时间内输入土壤的凋落物总量通常更大,这可能抵消其对土壤肥力贡献效率较小的特点,最终表现为生物量优势对土壤肥力影响不显著。

本研究为了解植物对土壤养分的影响提供了重要见解,但仍存在一些局限性。主要数据基于大面积植被调查和土壤取样结果,实际上可能受较大的空间异质性的影响,其次由于样地较多,土壤测定参数数量和监测的次数都较少,建议未来的研究增加土壤酶活性和土壤微生物群落结构2类指标,通常进行多次取样监测,以验证本试验的预测并更全面地理解不同菌根类型调控林木多样性和生物量优势对土壤养分影响变化的机制。

4 结 论

在亚热带森林中,菌根真菌影响与其共生树木的优势度和丰富度,但不参与树木多样性调控土壤养分的过程。具体表现为AM树的优势度和丰富度显著高于ECM树,AM树和ECM树的多样性与土壤养分的相关性表现一致。其次菌根类型影响树木地上生物量与土壤养分的关系,表现为AM树的地上生物量显著提高土壤 NO_3^- -N和AP含量,ECM树则相反。菌根类型影响土壤养分的内在机理还需要深入研究和验证。对土壤肥力而言,其主要受树木的多样性影响,与树木生物量优势无关。AM树和ECM树的多样性均正向影响土壤肥力,表明菌根类型不是影响树木多样性与土壤肥力关系的主要因素。这项研究填补了亚热带森林中不同菌根树木的多样性及生物量优势对森林土壤养分和肥力影响这一领域的知识空白,为区域森林土壤养分与肥力维持管理提供新的见解。然而,这项研究的局限性在于其样本的地理限制以及影响因素的复杂性,在推广结果时需谨慎针对这些局限性,未来研究应考虑更大范围内的样本以及其他可能影响土壤养分和肥力的自然因素,例如土壤类型和人类活动的干预。总之,菌根类型对树木多样性有重要影响,未来研究的方向应当围绕如何提高树木多样性维持土壤肥力展开,为森林生态恢复与管理实践提供更为深刻的科学依据。

参考文献 References:

- [1] CRAWFORD K M, BAUER J T, COMITA L S, et al. When and where plant-soil feedback may promote plant coexistence: a meta-analysis[J]. *Ecology letters*, 2019, 22(8): 1274-1284.
- [2] WARDLE D A, BARDGETT R D, KLIRONOMOS J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [3] FUJII K. Plant strategy of root system architecture and exudates for acquiring soil nutrients[J]. *Ecological research*, 2024, 39(5): 623-633.
- [4] 易艳灵, 吴丽英, 杨倩, 等. 柏木根系分泌物对盆栽香椿土壤养分和酶活性的影响[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(7): 2080-2086. YI Y L, WU L Y, YANG Q, et al. Effects of root exudates of *Cupressus funebris* on soil nutrients and enzyme activities of potted *Toona sinensis*[J]. *Chinese journal of ecology*, 2019, 38(7): 2080-2086.
- [5] QIAN Z, LI Y, DU H, et al. Increasing plant species diversity enhances microbial necromass carbon content but does not alter its contribution to soil organic carbon pool in a subtropical forest[J]. *Soil biology and biochemistry*, 2023, 187: 109183.
- [6] HISANO M, GHAZOU L J, CHEN X, et al. Functional diversity enhances dryland forest productivity under long-term climate change[J]. *Science advances*, 2024, 10(17): 4152.

- [7] ZHANG Y, TANG Z, YOU Y, et al. Differential effects of forest-floor litter and roots on soil organic carbon formation in a temperate oak forest[J]. *Soil biology and biochemistry*, 2023, 180: 109017.
- [8] 胡砚秋, 李文斌, 崔佳玉, 等. 亚热带常绿阔叶林优势种个体及生物量的点格局分析[J]. *生态学报*, 2016, 36(4): 1066-1072.
HU Y Q, LI W B, CUI J Y, et al. Spatial point patterns of dominant species by individual trees and biomass in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Acta ecologica Sinica*, 2016, 36(4): 1066-1072.
- [9] WANG B, QIU Y L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants[J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16(5): 299-363.
- [10] CHEN L, SWENSON N G, JI N, et al. Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest[J]. *Science*, 2019, 366(6461): 124-128.
- [11] GENRE A, LANFRANCO L, PEROTTO S, et al. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses[J]. *Nature reviews microbiology*, 2020, 18(11): 649-660.
- [12] 徐佳文, 罗晓敏, 涂运健, 等. 毛竹林下丛枝菌根类和外生菌根类树种幼树种内和种间竞争研究[J]. *江西农业大学学报*, 2021, 43(5): 1107-1115.
XU J W, LUO X M, TU Y J, et al. Intra-specific and inter-specific competition of arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal tree saplings in a subtropical *Phyllostachys edulis* forest[J]. *Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis*, 2021, 43(5): 1107-1115.
- [13] ZHANG H, LYU X, HARTMANN H, et al. Foliar nutrient resorption differs between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal trees at local and global scales[J]. *Global ecology and biogeography*, 2018, 27(7): 875-885.
- [14] MAO Z, van der PLAS F, CORRALES A, et al. Scale-dependent diversity-biomass relationships can be driven by tree mycorrhizal association and soil fertility[J]. *Ecological monographs*, 2023, 93(2): e1568.
- [15] 曹雨婷, 于水强, 邵慧妹, 等. 不同优势树种菌根类型差异对土壤胞外酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2023, 43(5): 1971-1980.
CAO Y T, YU S Q, SHAO H M, et al. Effects of different mycorrhizal types in dominant tree species on soil extracellular enzyme activity[J]. *Acta ecologica Sinica* 2023, 43(5): 1971-1980.
- [16] 高宁, 邢意警, 熊瑞, 等. 丛枝菌根真菌和溶磷细菌协调植物获取磷素的机制[J]. *浙江农林大学学报*, 2023, 40(6): 1167-1180.
GAO N, XING Y J, XIONG R, et al. Mechanisms of plant P acquisition coordinated by arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria[J]. *Journal of Zhejiang A&F university*, 2023, 40(6): 1167-1180.
- [17] 欧阳园丽, 张参参, 林小凡, 等. 中国亚热带不同菌根树种的根叶形态学性状特征与生长差异: 以江西新岗山为例[J]. *生物多样性*, 2021, 29(6): 746-758.
OUYANG Y L, ZHANG C C, LIN X F, et al. Growth differences and characteristics of root and leaf morphological traits for different mycorrhizal tree species in the subtropical China: a case study of Xingangshan, Jiangxi Province[J]. *Biodiversity science*, 2021, 29(6): 746-758.
- [18] WRIGHT I J, ACKERLY D D, BONGERS F, et al. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests[J]. *Annals of botany*, 2007, 99(5): 1003-1015.
- [19] ZHANG G, ZHOU G, ZHOU X, et al. Effects of tree mycorrhizal type on soil respiration and carbon stock via fine root biomass and litter dynamic in tropical plantations[J]. *Journal of plant ecology*, 2023, 16(1): 1.
- [20] 冯家媛. 江西省九连山国家级自然保护区生态系统服务功能权衡与协同关系研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2023.
FENG J Y. Trade-offs and synergies of ecosystem service functions in Jiulianshan National Nature Reserve, Jiangxi Province [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2023.
- [21] SOUDZILOVSKAIA N A, VAESSEN S, BARCELO M, et al. FungalRoot: global online database of plant mycorrhizal associations[J]. *New phytologist*, 2020, 227(3): 955-966.
- [22] 马克平. 生物群落多样性的测度方法: α 多样性的测度方法(上)[J]. *生物多样性*, 1994, 2(4): 231-239.
MA K P. Measurement of biotic community diversity I α diversity (Part 1)[J]. *Biodiversity science*, 1994, 2(4): 231-239.
- [23] 周国逸. 中国森林生态系统碳储量-生物量方程[M]. 北京: 科学出版社, 2018: 56-104.
ZHOU G Y. Carbon storage and biomass of forest ecosystems in China[M]. Beijing: Science Press, 2018: 56-104.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 69-73.
BAO S D. Soil agricultural chemistry analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 69-73.
- [25] MAO Z, CORRALES A, ZHU K, et al. Tree mycorrhizal associations mediate soil fertility effects on forest community structure in a temperate forest[J]. *New phytologist*, 2019, 223(1): 475-486.

- [26] LIU X, TAN N, ZHOU G, et al. Plant diversity and species turnover co-regulate soil nitrogen and phosphorus availability in Dinghushan forests, southern China[J]. *Plant and soil*, 2021, 464(1-2): 257-272.
- [27] CHEN X, TAYLOR A R, REICH P B, et al. Tree diversity increases decadal forest soil carbon and nitrogen accrual[J]. *Nature*, 2023, 618(7963): 94-101.
- [28] ZHU Z, DU H, GAO K, et al. Plant species diversity enhances soil gross nitrogen transformations in a subtropical forest, southwest China[J]. *Journal of applied ecology*, 2023, 60(7): 1364-1375.
- [29] 包涛涛, 李丝雨, 王一, 等. 根系-菌根-土壤微生物对毛竹林土壤氮矿化过程的贡献[J]. *生态学杂志*, 2024, 43(5): 1234-1242.
- BAO T T, LI S Y, WANG Y, et al. Contribution of roots-mycorrhizae-free-living microorganisms to soil nitrogen mineralization in moso bamboo forest[J]. *Chinese journal of ecology*, 2024, 43(5): 1234-1242.
- [30] YI C, ZHU J, CHEN L, et al. Speciation of iron and aluminum in relation to phosphorus sorption and supply characteristics of soil aggregates in subtropical forests[J]. *Forests*, 2023, 14(9): 1804.
- [31] WU H, XIANG W, OUYANG S, et al. Linkage between tree species richness and soil microbial diversity improves phosphorus bioavailability[J]. *Functional ecology*, 2019, 33(8): 1549-1560.
- [32] LEBAUER D S, TRESEDER K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed[J]. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [33] KUZYAKOV Y, XU X. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance[J]. *New phytologist*, 2013, 198(3): 656-669.
- [34] LEI H, CHEN L, WANG H, et al. Dominant mycorrhizal association of trees determines soil nitrogen availability in subtropical forests[J]. *Geoderma*, 2022, 427: 116135.
- [35] READ D J, PEREZ-MORENO J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems: a journey towards relevance?[J]. *New phytologist*, 2003, 157(3): 475-492.
- [36] LIU J, LIU X, ZHANG Q, et al. Response of alfalfa growth to arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria under different phosphorus application levels[J]. *AMB express*, 2020, 10(1): 200.
- [37] ANDRINO A G G K S. Production of organic acids by arbuscular mycorrhizal fungi and their contribution in the mobilization of phosphorus bound to iron oxides[J]. *Frontiers in plant science*, 2021, 12(15): 664842.
- [38] YUAN J, YAN R, ZHANG X, et al. Soil organic phosphorus is mainly hydrolyzed via phosphatases from ectomycorrhiza-associated bacteria rather than ectomycorrhizal fungi[J]. *Plant and soil*, 2024, 504(1): 659-678.
- [39] 宋战超, 王晖, 刘世荣, 等. 南亚热带混交人工林树种丰富度与土壤微生物多样性和群落组成的关系[J]. *生态学报*, 2020, 40(22): 8265-8273.
- SONG Z C, WANG H, LIU S R, et al. Relationship between tree species richness and soil microbial diversity and community composition in a mixed planted south subtropical forest[J]. *Acta ecologica Sinica*, 2020, 40(22): 8265-8273.
- [40] HUANG C, CHEN H Y H, CHANG S X, et al. Species mixtures increase fine root length to support greater stand productivity in a natural boreal forest[J]. *Journal of ecology*, 2023, 111(5): 1139-1150.
- [41] SCHNABEL F, LIU X, KUNZ M, et al. Species richness stabilizes productivity via asynchrony and drought-tolerance diversity in a large-scale tree biodiversity experiment[J]. *Science advances*, 2021, 7(51): 1-14.
- [42] LIAO C, LONG C, ZHANG Q, et al. Stronger effect of litter quality than micro-organisms on leaf and root litter C and N loss at different decomposition stages following a subtropical land use change[J]. *Functional ecology*, 2022, 36(4): 896-907.

(责任编辑: 刘俊峰)