

陈亮,蔡咏欣,雷惠敏,齐晓旭,林俊均,廖伟,黄子玄. 2022. 亚热带丛枝菌根与外生菌根森林对土壤氮循环的影响. 生态学杂志, 41(2): 218–226.

Chen L, Cai YX, Lei HM, Qi XX, Lin JJ, Liao W, Huang ZX. 2022. Comparison of soil nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests in a subtropical region. *Chinese Journal of Ecology*, 41(2): 218–226.

亚热带丛枝菌根与外生菌根森林对土壤氮循环的影响

陈亮* 蔡咏欣 雷惠敏 齐晓旭 林俊均 廖伟 黄子玄

(中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004)

摘要 菌根真菌能促进植物获取氮素从而调节土壤氮循环过程,但不同类型菌根影响土壤氮循环的特征尚待更多研究。本试验选择中国亚热带典型次生林植被,设置丛枝菌根(AM)和外生菌根(ECM)树种优势样地,对比分析两种菌根类型森林土壤氮状态的差异,以探究菌根类型影响土壤氮循环的可能作用机制。结果表明,AM与ECM森林的土壤总氮和铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)含量均无显著差异($P>0.05$),但AM森林土壤可溶性有机氮和硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)含量都显著高于ECM森林土壤($P<0.001$),其中AM森林表层有机和下层矿质土的 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 分别是ECM森林的2.2和2.3倍。AM森林土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}/\text{NH}_4^+\text{-N}>1$,而ECM的 $\text{NO}_3^-\text{-N}/\text{NH}_4^+\text{-N}<1$,表明AM森林土壤可利用氮饱和而ECM不足。氮转化速率测定表明,AM森林有机土层的净氮硝化速率是ECM的3.2倍,且与硝态氮含量呈显著正相关($P<0.01$)。AM森林的叶凋落物质量、土壤pH和含水量都显著高于ECM森林,是导致其土壤氮循环相对快速的主要原因。本研究发现,AM森林土壤硝态氮淋失风险高于ECM森林,证实了“菌根养分经济理论”同样适用于亚热带森林,这对于全球变化下该区域森林土壤氮循环模型预测与发展,以及科学指导森林植被恢复具有理论意义。

关键词 菌根养分经济; 无机氮; 净氮转化速率

Comparison of soil nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests in a subtropical region. CHEN Liang*, CAI Yong-xin, LEI Hui-min, QI Xiao-xu, LIN Jun-jun, LIAO Wei, HUANG Zi-xuan (Faculty of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China).

Abstract: Mycorrhizae can enhance plant nitrogen (N) acquisition and affect soil N cycling. Because tree species differ in mycorrhizae types they associated with, stand-scale soil N cycling could be influenced by tree species composition via their association with different types of mycorrhizae. We investigated the effects of arbuscular mycorrhizal (AM) and ectomycorrhizal (ECM) forests on soil N cycling in subtropical forests. Total soil N and ammonium ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) contents did not differ between AM and ECM forests, whereas dissolved organic N (DON) and nitrate ($\text{NO}_3^-\text{-N}$) were significantly higher in AM than in ECM forests ($P<0.001$). In particular, soil $\text{NO}_3^-\text{-N}$ was more than twice as high in AM as in ECM forests in both the organic horizon and mineral horizon. Soil $\text{NO}_3^- : \text{NH}_4^+$ ratio was greater than 1 in AM forest soil but less than 1 in ECM forest soil, indicating that plant-available N was abundant in AM forest soil. Soil net nitrification was 2.2 times higher in the AM forest than in the ECM forest and positively correlated with soil $\text{NO}_3^-\text{-N}$ content. The relatively fast soil N cycling in AM forests was attributed to the higher aboveground litter quality, soil pH, and water contents. We found that more nitrate was leached in AM forests than ECM stands, suggesting that the “mycorrhizal-associated nutrient economy” framework can also apply to subtropical forests. These results will improve our prediction of soil N cycling, aid the development of soil N cycling models under global change, and facilitate forest restoration in this subtropical region.

Key words: mycorrhizal-associated nutrient economy; inorganic nitrogen; net nitrogen transformation rate.

湖南省大学生创新实验项目(S201910538029)、国家自然科学基金项目(31971457)和湖南省教育厅优秀青年项目(19B611)资助。

收稿日期: 2021-06-08 接受日期: 2021-10-28

* 通讯作者 E-mail: lc52416@163.com

土壤氮(N)循环是氮素生物地球化学循环的重要组成部分,也是森林生态系统物质循环中最重要的功能过程之一(陈伏生等,2004; Huygens *et al.*, 2008)。一方面,氮可利用性常成为许多地区森林树木生长及生产力的重要限制因素(LeBauer *et al.*, 2008)。另一方面,土壤氮饱和则会明显影响森林生态系统的正常结构和功能,引发生态环境的恶化如温室效应、地下水硝态氮污染以及生物多样性丧失等(Wolf *et al.*, 2011; Xiao *et al.*, 2018)。因此,研究和阐明土壤氮循环的影响因素及其作用机制一直是森林生态学研究热点问题。

菌根是真菌与植物营养根系形成的互惠共生体,在森林生态系统中几乎所有树木根系都能与真菌形成丛枝菌根(AM)或外生菌根(ECM)(van der Heijden *et al.*, 2015; Brundrett *et al.*, 2018)。近年来,菌根引起了植物学家和生态学家的广泛兴趣,它不仅对森林生产力及树种多样性具有重要影响,而且是树种根系与土壤连接的重要桥梁,通过菌丝网络实现营养物质和信息在不同树种间传递,对土壤碳(C)、N和磷(P)养分循环具有重要的影响作用(郭良栋等,2013; Phillips *et al.*, 2013; Averill *et al.*, 2014; Rosling *et al.*, 2016; Lin *et al.*, 2017; Craig *et al.*, 2018)。菌根的形成使得植物能够最大程度地获取土壤氮素,但不同的菌根类型其作用方式有所差异(van der Heijden *et al.*, 2015)。AM真菌水解和氧化能力有限,主要帮助植物获取土壤中的无机养分和游离的氨基酸氮(Smith *et al.*, 2011)。而ECM真菌则能通过产生大量的胞外酶分解复杂有机质并直接从中获取有机氮(如几丁质、蛋白质和氨基酸等),从而缓解自身及寄主植物受到的氮限制(Courty *et al.*, 2010)。基于AM和ECM不同的养分利用特点以及在温带森林树种分布与土壤养分关系的实验结果,Phillips等(2013)在前人的基础上首次提出了菌根养分经济(myco-rhizal-associated nutrient economy, MANE)理论,即认为AM树种占优势的森林其土壤为无机养分经济,而ECM树种占优势的森林其土壤则为有机养分经济。在AM主导的无机养分经济下,土壤中的自由微生物(free-living microbes, 非共生的细菌和腐生真菌等)占主导,它们将有机氮快速转化为无机氮形式,无机氮成为植物可利用及流失的主要氮形态,AM的主要作用就是挖掘自由微生物分解凋落物和有机质释放的无机氮。而ECM主导的有机养分经济下,土壤微生物群落则以真菌(包括ECM真菌)为主导,植物通过分

配更多碳源给ECM以交换获取有机氮,这种保守的氮循环降低了硝化速率以及硝态氮的淋溶损失。总的来说,MANE判定AM相比ECM森林土壤氮循环呈更加快速和开放状态。该理论陆续得到了许多研究的支持,如在温带地区普遍发现AM和ECM森林土壤中铵态氮差异较小,但AM土壤硝态氮显著高于ECM(Midgley *et al.*, 2014; Brzostek *et al.*, 2015)。在热带森林研究中,Corrales等(2016)发现无机与有机氮之比受菌根真菌群落结构影响较大,而在某山地森林中ECM对氮的吸收与转化是ECM树种成为单一优势种的重要机制。

目前对菌根氮吸收策略的认识大多都是基于温带森林生态系统的研究结果上获得的(Phillips *et al.*, 2013; Midgley *et al.*, 2014; Brzostek *et al.*, 2015)。与温带地区的结果普遍一致不同,在热带或亚热带地区的研究结论则并不一致(Tedersoo *et al.*, 2012; Mayor *et al.*, 2015)。温带地区森林主要受氮限制,而热带地区养分周转相对较快,氮通常并非限制因素(Kuyper, 2012),那么树种的菌根类型对土壤氮循环的影响差异是否依然存在?另外,热带或亚热带地区以AM菌根为主,且ECM树种的类群也与温带不同(Wurzburger *et al.*, 2017)。因此,MANE在温带地区以外的生态系统中仍需更多的验证。本研究以中国亚热带典型次生林为对象,通过野外菌根调查确定AM和ECM树种优势样地,然后对土壤氮指标及理化性质进行对比分析,从而探讨不同菌根类型对土壤氮循环的影响及其可能的作用机制。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地与样地设置

试验样地设置在湖南省长沙县大山冲森林公园(28°23'58"N—28°24'58"N, 113°17'46"E—113°19'08"E)。该森林公园原为国有林场,位于长沙县路口镇,地处幕连九山脉中支云山山脉的余脉,林场南北长3.5 km,东西宽2.8 km,总面积419.4 km²,地势东北高、西南低,海拔52~228 m。该地区属中亚热带湿润大陆性季风气候,年均气温16.5℃,年均降水量1420 mm(大多集中在3—6月),年蒸发量1382.2 mm,地带性土壤为红黄壤。该地区地带性植被为常绿阔叶林,但由于20世纪50年代的大规模人为干扰破坏,原生植被已受到破坏,林场保有大面积自然恢复的次生林和人工林,森林树种多样性丰富,主要有壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)、松科(Pinaceae)、漆树科(Anacardiaceae)和金缕梅科(Hamamelidaceae)等。

本研究前期已建立了 1.0 hm² 的固定大样地, 在植被群落调查的基础上(项文化等, 2018; Chen *et al.* 2019), 基于文献法(Wang *et al.*, 2006; Gao *et al.* 2015; Lin *et al.* 2017 等), 这些文献列出了大量植物种类的菌根类型) 和菌根形态解剖镜观察法(即疑似或不明确的则取样检测: 外生菌根的营养根粗短且肥大, 有些有各种形态的分枝, 表面有菌套包裹, 没有根冠和根毛; 而丛枝菌根在镜检下具有丛枝和泡囊结构) 对样地内树种进行菌根类型判定。参照 Phillips 等(2013) 和 Cheeke 等(2017) 设置样地和区分菌根树种优势样地的方法, 最终选择了 18 块 10 m × 10 m 的小样地, 其中 AM 树种占优势($R_{BA-AM} \geq 70\%$, 即 AM 菌根树种的总基径断面积与样地内所有树种总基径断面积之比大于 70% 的样地, 其中 BA 为基径断面积) 的样地 9 块, 以及 ECM 树种优势样地($R_{BA-ECM} \geq 70\%$) 9 块(图 1 和表 1)。这些样地含有不同的树种组成, 且在同一区域保证了相似的土壤母质、气候和地形条件。

样地内 AM 树种主要有南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、楠竹(*Phyllostachys pubescens*) 和杉木(*Cunninghamia lanceolata*); ECM 树种主要有石栎(*Lithocarpus glaber*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*) 和马尾松(*Pinus massoniana*)。林下植被主要有红淡比(*Cleyera japonica*)、格药铃(*Eurya muricata*) 等灌木, 以及蕨(*Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*)、淡竹叶(*Lophatherum gracile*) 等草本, 其他林分特征信息见表 1。

1.2 样品采集与测定

1.2.1 样品采集 在每块样地中央布设 1 m × 1 m ×

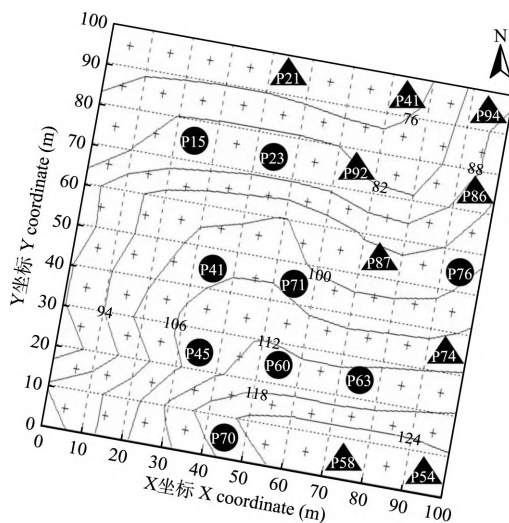


图 1 样地分布平面示意图

Fig.1 The distribution of the plots

0.25 m 的凋落物承接器, 并每月定时对承接器内叶凋落物进行收集, 带回实验室在用牛皮纸袋在 70 °C 下进行烘干, 连续收集 12 个月以计算年凋落物量并通过测定碳氮比含量反映叶凋落物质量。

于 2020 年 8 月, 采用 5 点混合法分别采集各样地内土壤表层的有机土(0~5 cm) 和上层的矿质土(5~15 cm)。新鲜土壤样品低温运回实验室, 过 2 mm 筛后分成 2 份, 一份土壤保存于 4 °C 冰箱并尽快测定包括土壤含水量、铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)、硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)、微生物量氮, 以及净氨化和硝化速率等指标。另一部分土样则风干后用于测定包括总氮、pH、有机碳等其他土壤理化性质。

1.2.2 样品测定 叶凋落物烘干磨碎成粉过 0.25 mm 筛后采用元素分析仪测定碳氮含量。土壤含水量采用 105 °C 烘干称重法测定。土壤 pH 采用 1:2.5 土水比混合后用 pH 计测定。土壤有机碳采用重铬酸钾-浓硫酸氧化法测定, 总氮采用半微量凯氏定氮法, 全磷采用 NaOH 熔融-钼锑抗比色法, 速效磷(Olsen-P) 采用磷酸苯-氯化铵法。总溶解性氮用过硫酸盐将溶解性有机氮和 NH_4^+ 氧化成 NO_3^- 后测定, 可溶性有机氮含量通过计算总溶解氮和总无机氮($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) 的差值得到。土壤无机氮的测定采用 0.5 M 的 K_2SO_4 溶液震荡浸提 1 h, 滤液立即用流动注射分析仪测定铵态氮和硝态氮含量。土壤净氨化速率和硝化速率采用新鲜土样 25 °C 恒温室内培养 24 h, 通过计算培养前后 NH_4^+ 和 NO_3^- 浓度差值来获得(Xiao *et al.* 2018)。土壤微生物生物量碳和氮采用氯仿熏蒸浸提法, 氯仿熏蒸和未熏蒸土壤用 0.5 mol · L⁻¹ K_2SO_4 溶液浸提, 浸提液立即用总有机碳/总氮分析仪进行碳和氮测定, 转化系数取值 0.45(Vance *et al.*, 1987)。

1.3 数据分析

采用单因素方差分析(ANOVA) 对 AM 和 ECM 菌根树种优势样地($n = 9$) 之间土壤氮循环指标及理化性质差异进行了比较分析。在 $\alpha = 0.05$ 水平上用最小显著性差异法(LSD) 进行多重比较。采用线性回归对土壤氮循环指标与其他理化指标间进行相关性分析。所有统计分析采用 R3.6.3 完成, 作图均使用 SigmaPlot 软件进行。

2 结果与分析

2.1 AM 与 ECM 森林土壤不同形态氮含量差异

AM 与 ECM 森林表层有机土和上层矿质土的总氮(TN) 含量都无显著差异($P > 0.05$, 图 2a)。表

表 1 本研究选取的 18 个样地的林分特征

Table 1 Stand characteristics of the 18 plots selected in this study

样地 Plot	主要优势树种 Dominant tree species	平均胸径 DBH (cm)	平均树高 H (m)	林分密度 Stand density (株·100 m ⁻²)	总基径断面积 BA (m ²)	ECM 树种占比 Percentage ECM trees(%)	AM 树种占比 Percentage AM trees(%)
P21	南酸枣(<i>Choerospondias axillaris</i>), 柏木(<i>Cupressus funebris</i>)	7.62	5.70	29	2954.8	7.45	89.5
P58	南酸枣(<i>Choerospondias axillaris</i>), 冬青(<i>Ilex purpurea</i>)	4.97	4.89	54	2549.7	4.13	92.7
P87	楠竹(<i>Phyllostachys pubescens</i>)	9.17	10.0	32	2731.4	2.01	95.5
P54	南酸枣(<i>Choerospondias axillaris</i>), 冬青(<i>Ilex purpurea</i>), 石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>)	4.67	5.42	35	1354.1	10.9	85.6
P86	杉木(<i>Cunninghamia lanceolata</i>), 楠竹(<i>Phyllostachys pubescens</i>)	5.49	5.58	53	2749.7	16.0	75.6
P98	楠竹(<i>Phyllostachys pubescens</i>)	11.0	10.7	25	2796.3	13.2	80.4
P74	杜英(<i>Elacocarpus japonicus</i>), 南酸枣(<i>Choerospondias axillaris</i>)	6.56	5.26	39	2199.8	25.2	73.2
P92	楠竹(<i>Phyllostachys pubescens</i>), 杉木(<i>Cunninghamia lanceolata</i>)	7.73	7.41	46	3158.6	27.6	70.4
P94	楠竹(<i>Phyllostachys pubescens</i>)	12.3	10.3	30	3958.2	20.5	76.7
P63	石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>), 马尾松(<i>Pinus massoniana</i>)	5.16	5.93	43	3189.8	76.5	19.8
P70	石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>)	5.93	6.63	45	2782.4	75.5	21.5
P76	石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>)	5.58	6.68	32	1696.0	79.8	16.6
P23	石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>), 青冈(<i>Cyclobalanopsis glauca</i>)	5.13	4.77	39	1749.2	86.0	10.9
P61	石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>), 马尾松(<i>Pinus massoniana</i>)	6.88	7.73	46	3874.2	87.9	8.46
P71	石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>)	5.36	5.20	45	2297.5	88.5	11.5
P15	石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>)	5.55	4.99	40	2014.3	95.7	1.23
P41	石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>), 青冈(<i>Cyclobalanopsis glauca</i>)	5.22	5.46	51	2447.7	99.1	0.90
P45	石栎(<i>Lithocarpus glaber</i>), 青冈(<i>Cyclobalanopsis glauca</i>), 马尾松(<i>Pinus massoniana</i>)	4.69	4.94	52	3277.5	99.3	0.00

层有机土壤的微生物生物量氮(MBN)在ECM森林中要显著高于AM森林($P=0.032$),而矿质土壤微生物生物量氮在两种森林类型中并无显著差异(图2b)。AM森林可溶性有机氮(DON)含量显著高于ECM森林(图2c),无论是在有机还是矿质土壤中,分别为2.15和1.79倍。土壤铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)含量在两种森林类型中并无显著差异(图1d),但硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)差异显著($P<0.001$,图2e)。AM森林中有机和矿质土壤硝态氮含量平均值分别为7.72和3.50 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,而ECM森林的平均值分别为3.83和1.64 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。尽管ECM森林中土壤有机氮与无机氮之比($N_{\text{org}}/N_{\text{inorg}}$)高于AM森林,但差异并不显著(图2f)。

此外,利用不同形态氮含量之比作为指标可侧面反映土壤氮可利用状况(图3)。AM森林土壤硝态氮与铵态氮之比($\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$)无论是在有机土还是矿质土中,其平均值都大于1且都显著高于ECM森林($P<0.001$),分别为2.14和3.28倍(图3a)。而微生物生物量氮与总无机氮之比(MBN/

TIN)的趋势则相反,无论是在有机土还是矿质土层,ECM森林都要显著高于AM森林(图3b),分别为2.04和2.08倍。

2.2 不同菌根类型森林对土壤氮矿化速率的影响

土壤氮的矿化包括氨化(有机氮转化为铵态氮)和硝化(铵态氮转化为硝态氮)两个过程。AM与ECM森林的净氨化速率在有机土和矿质土中都没有显著差异(图4a),而净硝化速率则表现为AM森林高于ECM森林(仅在有机土壤中有显著差异 $P<0.001$,图4b)。同时,对土壤氮矿化速率与无机氮含量作线性回归分析发现净氨化速率与土壤铵态氮含量无显著相关性(图4c),而净硝化速率与土壤硝态氮含量呈显著正相关(图4d)。

2.3 AM与ECM森林凋落物及土壤其他理化指标的差异

AM森林的年凋落物量平均为4.95 $\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$,小于ECM森林的5.60 $\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$,但差异不显著(表2)。然而,AM森林的叶凋落物质量(C/N比)为37.7,远小于ECM森林的51.4,二者差异显著

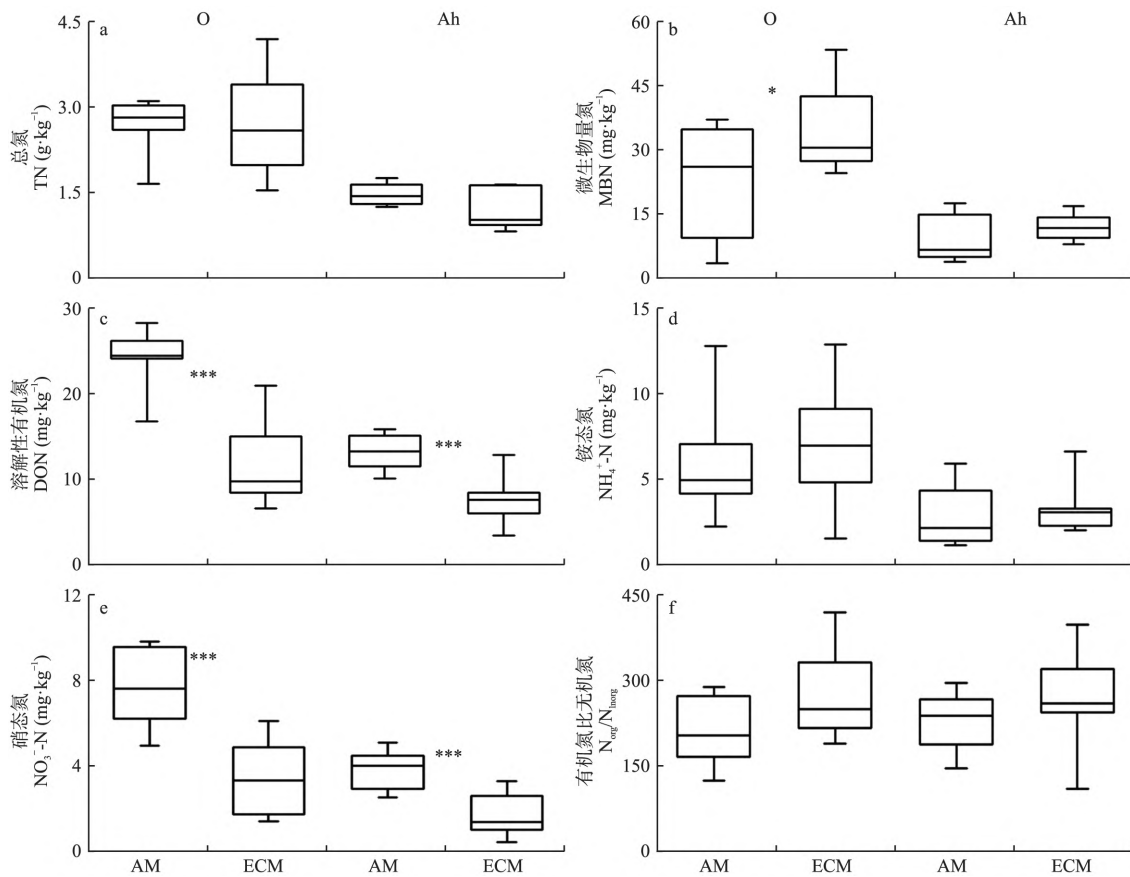


图2 丛枝菌根(AM)与外生菌根(ECM)森林土壤氮含量差异

Fig.2 Differences between AM and ECM forests in the soil N contents

注: 图中O表示有机土壤, Ah表示矿质土壤。星号(*)表示差异显著性, 其中* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。Note: The "O" and "Ah" means organic soil and mineral soil, respectively. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

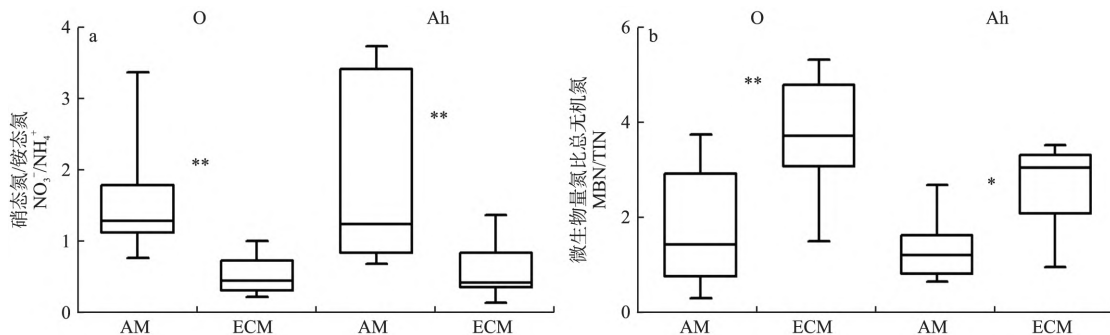


图3 不同形态氮含量之比反映丛枝(AM)与外生菌根(ECM)森林土壤氮可利用状况的差异

Fig.3 Ratios of (a) $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ and (b) MBN/TIN reflected the soil N availability between AM and ECM forests

注: 图中O表示有机土壤, Ah表示矿质土壤。星号(*)表示差异显著性, 其中* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

Note: The "O" and "Ah" means organic soil and mineral soil, respectively. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

($P < 0.001$)。

ECM森林土壤pH和含水量都显著低于AM森林, 无论是在有机土层还是矿质土中(表2)。两种菌根类型森林土壤有机碳在有机土层中差异不明显, 而在矿质层中AM森林则要显著高于ECM森林(为1.49倍), 微生物生物量碳的结果类似, 但可溶性有机碳则在两层土壤都没有显著差异。尽管AM森

林土壤碳氮比在有机土层中要低于ECM森林, 而在矿质土中则高于ECM森林, 但都没有显著差异。两种菌根类型森林土壤总磷(除矿质土中AM显著高于ECM森林外)和有效磷也都没有显著差异。

3 讨论

本研究通过野外样地调查及树种菌根类型鉴

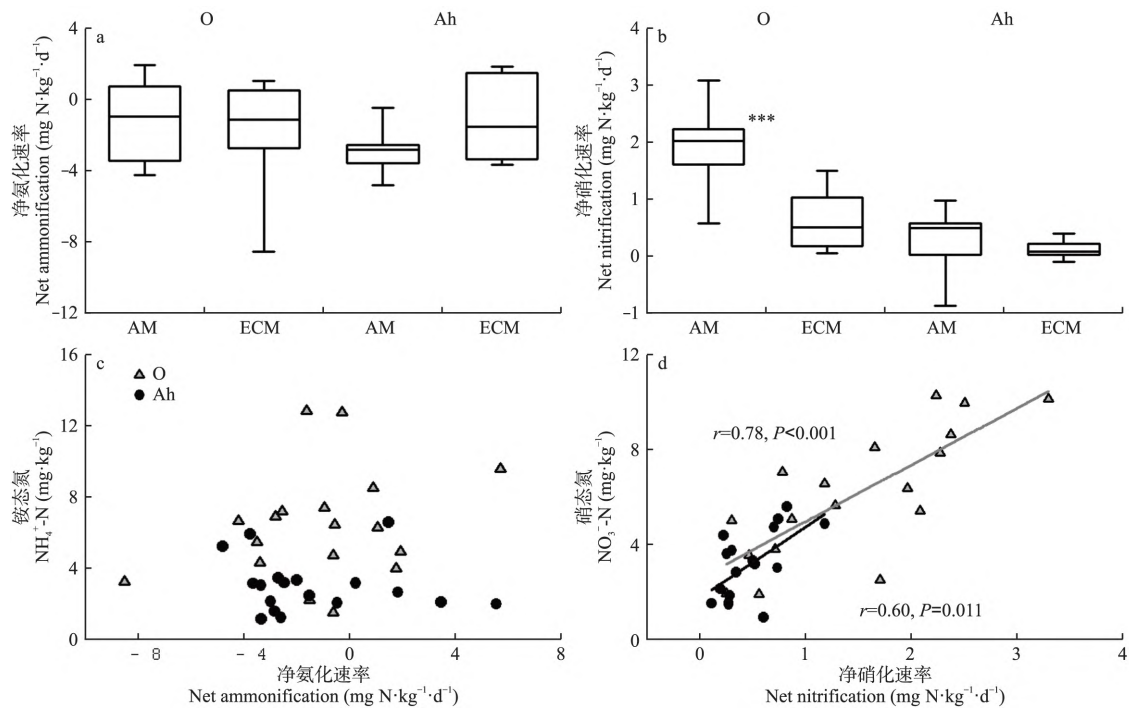


图 4 丛枝 (AM) 与外生菌根 (ECM) 森林土壤氮矿化速率的差异

Fig.4 Differences between AM and ECM forests in the soil

注: 图中 O 表示表层有机土壤, Ah 表示上层矿质土壤。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

Note: Only significant regression lines are presented at $P < 0.05$. The “O” and “Ah” means organic soil and mineral soil, respectively.

表 2 AM 和 ECM 森林地上凋落物和土壤主要理化性质及差异分析

Table 2 Litterfall and soil physicochemical properties in AM and ECM forests and the significance of differences based on *t*-tests

指标 Index	AM 森林 AM forest		ECM 森林 ECM forest		<i>t</i> -tests (<i>P</i> 值)	
	有机土	矿质土	有机土	矿质土	有机土	矿质土
	Organic soil	Mineral soil	Organic soil	Mineral soil	Organic soil	Mineral soil
年叶凋落物量 Annual leaf litter ($t \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	4.95		5.60		0.622	
叶凋落物 C/N 比 Leaf litter C/N	37.7		51.4		<0.001	
土壤 pH 值 Soil pH	4.60±0.13	4.63±0.16	4.40±0.08	4.42±0.09	0.002	0.004
含水率 Water content (%)	20.1±1.0	18.2±1.4	16.2±2.9	14.3±2.0	0.003	<0.001
SOC ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	39.7±6.0	20.8±2.9	43.5±16.1	14.0±2.8	0.522	<0.001
DOC ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	311±43	237±38	279±20.3	209±19	0.072	0.070
MBC ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	506±371	265±83	529±142	177±53	0.104	0.018
TN ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	2.70±0.44	1.48±0.18	2.71±0.84	1.20±0.34	0.981	0.053
C/N	14.8±2.1	14.1±1.1	15.8±2.9	12.2±2.8	0.454	0.085
TP ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	0.28±0.05	0.42±0.15	0.28±0.07	0.19±0.04	0.937	0.002
Olsen P ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	0.91±0.31	0.42±0.13	0.78±0.18	0.54±0.24	0.304	0.228

别, 在亚热带典型次生林分别选取了 AM 和 ECM 树种优势样地各 9 块, 并研究了这两种不同菌根类型森林土壤氮状况的差异。结果发现, 菌根类型对土壤氮状态具有显著的影响和规律性, AM 树种占优势的森林相较 ECM 树种占优势的森林, 其土壤氮循环相对更快速, 具有更高的净硝化速率和硝态氮含量。这与温带森林的研究结果一致, 表明该亚热带森林土壤氮循环符合 Phillips 等(2013)提出的“菌

根养分经济理论”。

两种菌根类型森林土壤氮状况的差异主要体现在土壤可利用氮和微生物生物量氮含量上, 土壤可溶性有机氮和硝态氮含量 AM 森林显著高于 ECM 森林(图 2)。森林生态系统中通常 80% 以上的氮是以有机态形式存在, 而由微生物矿化作用转化成无机氮(主要为铵态氮和硝态氮)才是植物和微生物吸收的主要形式(LeBauer *et al.*, 2008; Wang *et al.*,

2010;毛超等,2016)。一般来说,土壤中无机氮含量可以反映植物氮可利用状况及其与微生物的氮竞争激烈程度(Kuzyakov *et al.*, 2013)。在土壤氮可利用性相对不足的生态系统中,植物与微生物对氮的竞争会限制铵态氮进一步转化成硝态氮(即没有更多的铵态氮提供给硝化细菌),此时土壤中无机氮以铵态氮为主,硝态氮含量较低;如果微生物矿化有机氮释放铵态氮的速率超过了植物和微生物对氮的需求,那么土壤中累积的铵态氮则会经硝化作用更多地转化成硝态氮,此时土壤中无机氮以硝态氮为主(Schimel *et al.*, 2004)。因此,当无机氮库中硝态氮累积量超过铵态氮时(即 $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+ > 1.0$)则表明土壤可利用氮充足,氮循环较快速(Davidson *et al.*, 2007; Xia *et al.*, 2021)。本研究中AM森林土壤中 $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ 值显著大于1.0,而ECM森林则远小于1.0(图3),表明AM森林土壤氮循环较ECM森林更快速。微生物生物量氮与总无机氮之比(MBN/TIN)是另一个能侧面反映土壤氮循环状况的指标,通常微生物比植物更能竞争无机氮,优先满足微生物氮需求后土壤中才会有更多的无机氮累积,因此MBN/TIN的比值越低则表明土壤中可利用氮越充足(Xia *et al.*, 2021)。本研究发现,AM森林的MBN/TIN比显著低于ECM森林(图3)。总之,本研究在亚热带地区有力地证实了AM与ECM树种分别占优势的森林其土壤氮循环状况具有明显差异性。

不同菌根类型森林对土壤氮循环的影响有差异,其中一个主要原因就是从枝菌根真菌和外生菌根真菌的养分获取特点不一样(Phillips *et al.*, 2013)。具体来说,ECM真菌能够产生大量胞外水解酶和氧化酶来分解有机质直接从中获取小分子有机氮(如几丁质、蛋白质和氨基酸等)提供给植物以交换碳,但AM真菌则缺乏这种胞外酶分泌能力需依赖土壤自由微生物矿化有机质成无机氮后再吸取(Read *et al.*, 2003; Talbot *et al.*, 2008)。氮获取方式的不同导致了这两种菌根真菌对有机质矿化分解的影响效应不一样,ECM真菌的这种获取方式阻碍了有机质的进一步矿化,从而限制了土壤中自由微生物的氮可利用性,自由微生物的活性被抑制,导致有机质的分解进程变得更慢(Averill *et al.*, 2014; Corrales *et al.*, 2016; Wurzbürger *et al.*, 2017)。这种菌根真菌与自由微生物间的相互作用对有机质分解产生的消极影响在生态学上被称为“加吉尔效应”(“Gadgil effect”)。本研究发现,土壤硝化速率

ECM森林显著低于AM森林,但并未发现氨化速率在两种菌根类型森林中有显著差异(图4)。氨化过程没有出现抑制这也是与温带地区结果不一致的地方,这可能是由于亚热带地区土壤氮周转相对较快(非限制性养分),植物对氮的获取具有弹性(氮获取策略多元)而导致的(Andersen *et al.*, 2017)。因此,亚热带地区不同类型菌根帮助树种氮吸收而影响土壤有机氮矿化的内在机理有必要深入研究和验证。

不同菌根类型树种自身的功能性状是导致土壤氮循环差异的另一个主要因素。森林地上凋落物的输入与分解是土壤氮的主要来源,不同菌根类型树种对这一过程的影响目前尚存争议。Lin等(2017)在全球尺度的整合分析发现,AM和ECM森林叶凋落物年产量差异不显著,但ECM森林其叶凋落物碳氮比显著高于AM森林。另一个整合分析表明,森林叶凋落物分解速率只在温带地区不同而热带地区无显著差异(Keller *et al.*, 2019)。凋落物碳氮比是影响其分解的重要指标,研究发现ECM树种叶凋落物质量普遍较低(C/N较高),导致其分解速率也普遍低于AM树种(Midgley *et al.*, 2015; Taylor *et al.*, 2016; Jacobs *et al.*, 2018)。另外,AM森林土壤中自由的腐生微生物占主导,所以其凋落物分解速率也更快(Phillips *et al.*, 2013)。本研究中ECM森林的叶凋落物质量显著低于AM森林(表2),其凋落物更难分解而可能加剧了土壤可利用氮供给不足。尽管AM和ECM凋落物质量存在差异,但凋落物分解速率受温湿度等影响较大,不同土壤小气候可能差异较大,因此我们的研究仍需更多的直接证据来表明凋落物质量不同是引起土壤氮差异的原因之一(Midgley *et al.*, 2015; Cheeke *et al.*, 2017)。

不同菌根类型森林也会通过影响土壤其他理化性质而间接影响土壤氮循环过程。本研究结果发现,ECM森林土壤pH和含水量都显著低于AM森林(表1)。在ECM森林中土壤pH较低,这与其凋落物质量低以及根系丰富的有机酸分泌有关(Phillips *et al.*, 2013)。土壤酸化会抑制氨氧化细菌的活性从而降低硝化速率(Stempfhuber *et al.*, 2015; Tatum *et al.*, 2019),从而加剧了“加吉尔效应”。线性回归分析表明,土壤pH与净硝化速率及硝态氮含量都呈显著正相关(图5)。此外,ECM森林中凋落物难分解也会使地被层凋落物累积从而增加持水率,进而导致下层土壤含水量下降,从而抑制了土壤自由微生物的增殖(Cheeke *et al.*, 2017)。

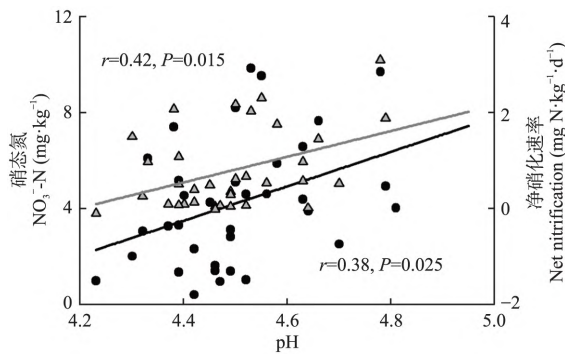


图5 土壤 pH 与净氮矿化速率和硝态氮含量的相互关系
Fig.5 Correlations of soil pH with net N nitrification (triangle) and NO_3^- -N (circle) content ($n=36$)

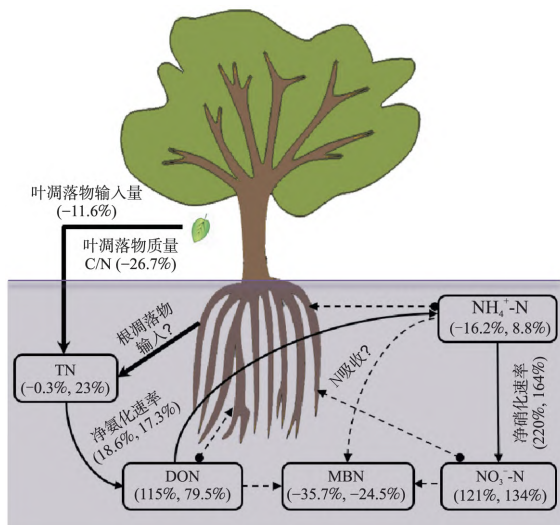


图6 示意图显示 AM 和 ECM 森林对土壤氮循环的影响差异

Fig.6 Conceptual graphs shows the percentage differences between AM and ECM forests in the soil N cycling ($(\text{AM/ECM} - 1) \times 100\%$)

注: 括号内的数字为二者氮含量的差异值, 为用 $(\text{AM/ECM} - 1) \times 100\%$ 计算的百分率。前面数字为有机土壤, 后面数字为矿质土壤的差异值。数字加粗表示有显著差异。

Note: The former is the value of organic soil and the latter is mineral soil. Bold numbers represent significant values.

4 结论

本研究中森林菌根类型对土壤氮循环的影响被证实适合基于温带地区试验研究提出的“菌根养分经济理论”, AM 森林相较 ECM 森林土壤具有较高的可溶性有机氮和硝态氮含量, 二者土壤氮循环转化过程差异明显(图6)。导致 AM 与 ECM 森林土壤氮循环差异的主要原因可能是菌根真菌的氮获取方式、叶凋落物质量、以及菌根树种通过改变土壤 pH 和含水量影响土壤氮转化功能和微生物活性等方面的共同作用。亚热带地区人为活动剧烈, 对森

林的干扰较大, 同时也是氮沉降最为严重的地区之一(Liu *et al.* 2013; Chen *et al.* 2021)。本研究结果对于在全球变化、物种入侵和人为活动加剧背景下导致该区域森林树种群落改变时合理预测土壤氮循环过程, 进而科学管理和维持森林生态系统功能稳定具有重要意义。在生态工程领域, 可以用于指导退化地的植被恢复管理, 育林时充分考虑菌根树种搭配比率是有必要的。通过不同的菌根树种搭配比率来更好地控制森林土壤氮淋失风险, 这可能成为一种新的育林模式, 但这种方法还需更多的实践来验证。

参考文献

- 陈伏生, 曾德慧, 何兴元. 2014. 森林土壤氮素的转化与循环. *生态学杂志*, **23**(5): 126-133.
- 郭良栋, 田春杰. 2013. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展. *微生物学通报*, **40**(1): 158-171.
- 毛超, 漆良华. 2015. 森林土壤氮转化与循环研究进展. *世界林业研究*, **28**(2): 8-13.
- 项文化, 方晰. 2018. 亚热带次生林群落结构与土壤特征. 北京: 科学出版社.
- Andersen KM, Mayor JR, Turner BL. 2017. Plasticity in nitrogen uptake among plant species with contrasting nutrient acquisition strategies in a tropical forest. *Ecology*, **98**: 1388-1398.
- Averill C, Turner BL, Finzi AC. 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, **505**: 543-545.
- Brundrett MC, Tedersoo L. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, **220**: 1108-1115.
- Brzostek ER, Dragoni D, Brown ZA, *et al.* 2015. Mycorrhizal type determines the magnitude and direction of root-induced changes in decomposition in a temperate forest. *New Phytologist*, **206**: 1274-1282.
- Cheeke TE, Phillips RP, Brzostek ER, *et al.* 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.
- Chen L, Xiang WH, Ouyang S, *et al.* 2021. Tight coupling of fungal community composition with soil quality in a Chinese fir plantation chronosequence. *Land Degradation & Development*, **32**: 1164-1178.
- Chen L, Xiang WH, Wu HL, *et al.* 2019. Tree species identity surpasses richness in affecting soil microbial richness and community composition in subtropical forests. *Soil Biology and Biochemistry*, **130**: 113-121.
- Corrales MF, Mangan SA, Turner BL, *et al.* 2016. An ectomycorrhizal nitrogen economy facilitates monodominance in a neotropical forest. *Ecology Letters*, **19**: 383-392.
- Courty PE, Buée M, Diedhiou AG, *et al.* 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**: 679-698.

- Craig ME, Turner BL, Liang C, et al. 2018. Tree mycorrhizal type predicts within-site variability in the storage and distribution of soil carbon and nitrogen. *Global Change Biology*, **24**: 3317–3330.
- Davidson EA, de Carvalho CJR, Figueira AM, et al. 2007. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature*, **447**: 995–998.
- Gao C, Zhang Y, Shi NN, et al. 2015. Community assembly of ectomycorrhizal fungi along a subtropical secondary forest succession. *New Phytologist*, **205**: 771–785.
- Huygens D, Boechx P, Templer P, et al. 2008. Mechanisms for retention of bioavailable nitrogen in volcanic rainforest soils. *Nature Geoscience*, **1**: 543–548.
- Jacobs LM, Sulman BN, Brzostek ER, et al. 2018. Interactions among decaying leaf litter, root litter and soil organic matter vary with mycorrhizal type. *Journal of Ecology*, **106**: 502–513.
- Keller A, Phillips RP. 2019. Leaf litter decay rates differ between mycorrhizal groups in temperate, but not tropical forests. *New Phytologist*, **222**: 556–564.
- Kuyper TW. 2012. Ectomycorrhiza and the open nitrogen cycle in an afro-tropical rainforest. *New Phytologist*, **195**: 728–729.
- Kuzyakov Y, Xu X. 2013. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: Mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist*, **198**: 656–669.
- LeBauer DS, Treseder KK. 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, **89**: 371–379.
- Lin GG, McCormack ML, Ma CG, et al. 2017. Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests. *New Phytologist*, **213**: 1440–1451.
- Liu X, Zhang Y, Han W, et al. 2013. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, **494**: 459–463.
- Mayor J, Bahram M, Henkel T, et al. 2015. Ectomycorrhizal impacts on plant nitrogen nutrition: Emerging isotopic patterns, latitudinal variation and hidden mechanisms. *Ecology Letters*, **18**: 96–107.
- 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.
- 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.
- Read DJ, Perez-Moreno J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems: A journey towards relevance? *New Phytologist*, **157**: 475–492.
- Rosling A, Midgley MG, Cheeke T, et al. 2016. Phosphorus cycling in deciduous forest soil differs between stands dominated by ecto- and arbuscular mycorrhizal trees. *New Phytologist*, **209**: 1184–1195.
- Schimel JP, Bennett J. 2004. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. *Ecology*, **85**: 591–602.
- Smith SE, Smith FA. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, **62**: 227–250.
- Stempfhuber B, Engel M, Fischer D, et al. 2015. pH as a driver for ammonia-oxidizing archaea in forest soils. *Microbial Ecology*, **69**: 879–883.
- Talbot JM, Allison SD, Treseder KK. 2008. Decomposers in disguise: Mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. *Functional Ecology*, **22**: 955–963.
- Tatsumi C, Taniguchi T, Du S, et al. 2019. The steps in the soil nitrogen transformation process vary along an aridity gradient via changes in the microbial community. *Biogeochemistry*, **144**: 15–29.
- Taylor MK, Lankau RA, Wurzburger N. 2016. Mycorrhizal associations of trees have different indirect effects on organic matter decomposition. *Journal of Ecology*, **115**: 10392–10397.
- Tedersoo L, Naadel T, Bahram M, et al. 2012. Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afro-tropical rainforest. *New Phytologist*, **195**: 832–843.
- Van der Heijden MGA, Martin FM, Selosse MA, et al. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, **205**: 1406–1423.
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, **19**: 703–707.
- Wang B, Qiu YL. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, **16**: 299–363.
- Wang YP, Law RM, Pak B. 2010. A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. *Biogeosciences*, **7**: 2261–2282.
- Wolf K, Veldkamp E, Homeier J, et al. 2011. Nitrogen availability links forest productivity, soil nitrous oxide and nitric oxide fluxes of a tropical montane forest in southern Ecuador. *Global Biogeochemical Cycles*, **25**: 3633–3646.
- Wurzburger N, Brookshire ENJ. 2017. Experimental evidence that mycorrhizal nitrogen strategies affect soil carbon. *Ecology*, **98**: 1491–1497.
- Wurzburger N. 2017. Mycorrhizal fungi as drivers and modulators of terrestrial ecosystem processes. *New Phytologist*, **213**: 996–999.
- Xia Q, Chen L, Xiang WH, et al. 2021. Increase of soil nitrogen availability and recycling with stand age of Chinese-fir plantations. *Forest Ecology and Management*, **480**: 118643.
- Xiao KC, Li DJ, Wen L, et al. 2018. Dynamics of soil nitrogen availability during post-agricultural succession in a karst region, southwest China. *Geoderma*, **314**: 184–189.

作者简介 陈亮,男,1985年生,副教授,主要从事森林生态学研究。E-mail: lc52416@163.com
责任编辑 魏中青