

不同优势菌根类型转变对土壤团聚体组成及性状的影响

马行聪^{1,2}, 金文豪^{1,2}, 屠嘉莹^{1,2}, 盛卫星³, 陈俊辉^{1,2}, 秦 华^{1,2}

(1. 浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江农林大学 环境与资源学院/碳中和学院, 浙江 杭州 311300; 3. 浙江省建德市林业局, 浙江 建德 311600)

摘要: 【目的】马尾松 *Pinus massoniana* 林向阔叶林转变驱动优势菌根类型由外生菌根 (ectomycorrhiza, ECM) 转向丛枝菌根 (arbuscular mycorrhiza, AM)。不同类型菌根由于其菌丝生物量和分泌物的不同, 对土壤团聚体的影响可能存在差异, 研究优势菌根类型转变对土壤团聚体组成的影响具有重要的生态学意义。【方法】通过野外调查采样, 分析了不同优势菌根类型林分土壤不同粒级团聚体的占比及碳氮质量分数、菌根真菌生物量和胞外酶活性等。【结果】与 ECM 占优势的马尾松林相比, AM 占优势的阔叶林在土壤团聚体的组成、稳定性及碳氮质量分数上存在显著差异, 大团聚体 (直径 $d > 250 \mu\text{m}$) 比例和平均质量直径显著升高 ($P < 0.05$), 而粉黏粒 ($d < 53 \mu\text{m}$) 占比显著降低 ($P < 0.05$)。此外, 大团聚体碳氮比显著降低 ($P < 0.05$), 所有粒级团聚体中 β -葡萄糖苷酶活性与 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性均显著降低 ($P < 0.05$)。大团聚体中易提取态球囊霉素相关土壤蛋白和总球囊霉素相关土壤蛋白趋于升高, 微团聚体 (d 为 $53 \sim 250 \mu\text{m}$) 和粉黏粒中易提取态球囊霉素相关土壤蛋白、总球囊霉素相关土壤蛋白和麦角固醇质量分数则显著降低 ($P < 0.05$)。随机森林结果显示: 团聚体有机碳质量分数主要与易提取态球囊霉素相关土壤蛋白、总球囊霉素相关土壤蛋白、ECM 生物量和酶活性的变化有关 ($P < 0.05$)。【结论】在 ECM 占优势的马尾松林转变为 AM 占优势的阔叶林的过程中, 土壤团聚体的稳定性显著升高, 菌根生物量是团聚体有机碳质量分数变异的重要影响因子。图 5 参 35

关键词: 丛枝菌根; 外生菌根; 土壤有机碳; 酶活性; 球囊霉素相关土壤蛋白

中图分类号: S718.8 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2023)06-1149-09

Impact of shifts among mycorrhizal types on soil aggregate composition and characteristics

MA Xingcong^{1,2}, JIN Wenhao^{1,2}, TU Jiaying^{1,2}, SHENG Weixing³, CHEN Junhui^{1,2}, QIN Hua^{1,2}

(1. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. College of Environment and Resources/College of Carbon Neutrality, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 3. Jiande Forestry Bureau of Zhejiang, Jiande 311600, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] It's been observed that the transition of masson pine (*Pinus massoniana*) forest to broad-leaved forest generally contributes to the shift of the dominant mycorrhizal type from ectomycorrhiza (ECM) to arbuscular mycorrhiza (AM). Therefore, it's of ecological significance to investigate the varying impact of different dominant mycorrhizal types on soil aggregate composition due to the changes in mycelial biomass and exudate, hence the current study. [Method] With data collected from a field experiment, analyses were conducted of soil aggregate composition as well as carbon (C) and nitrogen (N) content, mycelial biomass, and extracellular enzyme activities of three aggregate fractions. [Result] The conversion from masson pine forest (MF) to broad-leaved forest (BF) changed the composition and stability of soil aggregates and their

收稿日期: 2023-06-26; 修回日期: 2023-09-28

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31971631)

作者简介: 马行聪 (ORCID: 0009-0000-9654-0447), 从事土壤健康与微生物调控研究。E-mail: mxc@stu.zafu.edu.cn。通信作者: 秦华 (ORCID: 0000-0002-8485-6345), 教授, 博士, 从事土壤微生物生态及功能研究。E-mail: qinhua@zafu.edu.cn

carbon and nitrogen content. The proportion of macroaggregates (diameter $d > 250 \mu\text{m}$) and the mean weight diameter (MWD) in BF were significantly higher than those in MF ($P < 0.05$), while the proportion of clay ($d < 53 \mu\text{m}$) and C:N in macroaggregates showed an opposite result ($P < 0.05$). β -glucosidase activity (BG) and β -N-acetylglucosaminidase (NAG) activity were significantly higher in the MF aggregates than in the BF aggregates ($P < 0.05$). The content of easily extractable glomalin-related soil proteins (EE-GRSP) and total glomalin-related soil proteins (T-GRSP) in macroaggregates were higher in the BF than in the MF, while in microaggregates and clay, the EE-GRSP and T-GRSP content was significantly lower in the BF ($P < 0.05$), compared with that in MF. Soil organic carbon in aggregates was mainly related to EE-GRSP, T-GRSP, ECM biomass, and enzyme activities. [Conclusion] The transition of ECM-dominated masson pine forests to AM-dominated broad-leaved forests was accompanied with a significant increase in the stability of soil aggregates, and mycorrhizal biomass was associated with the content of organic C in soil aggregates. [Ch, 5 fig. 35 ref.]

Key words: arbuscular mycorrhiza; ectomycorrhiza; soil organic carbon; enzyme activities; glomalin-related soil protein

马尾松 *Pinus massoniana* 广泛分布于中国南部和东南部, 种植面积超过 200 万 hm^2 , 具有重要的经济价值和生态功能^[1]。近年来, 马尾松林植物多样性较低, 受病虫害严重, 大面积马尾松逐渐被砍伐或被其他树种自然替代, 从而转变为阔叶林以提升森林的生态效益^[2]。然而, 阔叶林和马尾松林的凋落物数量和质量、根系性状、土壤微生物等均存在较大差异^[1, 3], 影响土壤碳循环过程, 造成不同林分固碳能力差异显著。土壤团聚体和土壤有机碳之间关系密切, 两者相互促进。有研究表明: 土壤有机碳可以作为一种胶结剂参与大团聚体的形成过程, 而土壤团聚体产生的空间隔离则会对有机碳产生物理保护作用, 进而提高有机碳的稳定性^[4-6]。土壤有机碳和土壤团聚体与菌根真菌关系密切, 而林分转变引起的重要变化之一, 是与根系共生的菌根真菌类型的改变^[7], 但是目前关于林分转变导致的优势菌根类型变化如何影响土壤团聚体特性及稳定性的影响还不清楚。

外生菌根 (ectomycorrhiza, ECM) 真菌和丛枝菌根 (arbuscular mycorrhiza, AM) 真菌是重要的陆地植物共生真菌, 能够与陆地 80% 以上的植物形成菌根共生体^[8], 它们对植物生长、植物群落和生态系统过程的影响已经被广泛研究^[8-9]。菌根能够通过根外菌丝缠绕土壤颗粒从而形成团聚体, 进而影响土壤结构^[6, 10-13]。THORNTON 等^[14] 研究发现: ECM 真菌对土壤团聚体具有促进作用。相比于 ECM, AM 根外菌丝数量较少^[6], 因此对土壤颗粒的缠绕聚集作用可能较弱。除了菌丝的缠绕作用, 菌丝代谢物是土壤团聚体的重要黏合剂。研究表明: ECM 真菌菌丝分泌的疏水化合物是重要的土壤团聚体的黏合剂^[14], AM 真菌则通过其细胞壁组分球囊霉素相关土壤蛋白 (glomalin-related soil protein, GRSP) 胶结团聚土壤颗粒^[15], 其在土壤中能稳定存在 3~12 a, 对土壤团聚体具有深远影响^[4, 16]。QIN 等^[4] 研究发现: 阔叶林转变为毛竹 *Phyllostachys pubescens* 林过程中, AM 促进了土壤大团聚体形成。但是, 目前关于不同菌根类型转变对土壤团聚体组成影响的研究还较少, 不同类型菌根对土壤团聚体组成及稳定性的影响研究还不够深入。

土壤团聚体主要通过对微生物的空间隔离, 从物理层面保护土壤有机碳^[5]。微生物则主要通过分泌胞外水解酶获取土壤中的碳、氮、磷等养分^[17]。有研究表明: 水解酶活性与有机质的分解与矿化过程具有显著相关性^[18]。例如, β -葡萄糖苷酶和 β -纤维二糖苷酶可以将土壤有机质中的纤维素和半纤维素分解为纤维素二糖、果糖等低分子量糖^[19]。因此, 通过酶活性可以体现微生物对团聚体中有机碳的利用与转化过程。菌根真菌对水解酶活性的影响已被广泛报道^[20], 在不同养分条件下, 菌根真菌可能促进或抑制微生物分泌水解酶^[2, 7], 但是不同类型菌根对团聚体中水解酶活性的影响还不清楚。

马尾松林是典型的 ECM 优势林, 而阔叶林为 AM 优势林。本研究以中国亚热带 2 种典型林分马尾松林和阔叶林为对象, 通过湿筛分离土壤团聚体, 测定 2 种林分不同粒级的土壤团聚体有机碳质量分数、麦角固醇质量分数、GRSP 以及土壤水解酶活性, 进而探讨不同菌根类型对土壤团聚体组成和特征的影响及其可能的作用机制, 为评估不同菌根类型对亚热带森林土壤碳汇的影响提供参考依据。

1 研究地区与方法

1.1 研究区概况

研究区位于浙江省建德市杨村桥镇十里埠村、白云亭以及玉泉寺后山 (29°54'~29°58' N, 119°43'~119°48' E)。该区位于浙江省西部, 温暖湿润, 四季分明, 雨热同期, 属于亚热带北缘季风区, 年均气温为 17.4 °C, 年均降水量为 1 600.0 mm, 年均日照总时数为 1 760.0 h。土壤类型为红壤, 植被类型主要有常绿阔叶林、落叶阔叶林、针叶林以及针阔混交林。本研究选择亚热带森林演替过程中的初级和终级阶段, 分别为马尾松林和阔叶林。

阔叶林主要树种有白栎 *Quercus fabri*、枫香 *Liquidambar formosana*、栲树 *Castanopsis fargesii*, 林下植被有连蕊茶 *Camellia cuspidata*、芒萁 *Dicranopteris dichotoma* 等。马尾松林下植被主要为芒萁等蕨类植物。

1.2 试验设计

于 2021 年 8 月在建德市杨村桥镇十里埠村、白云亭以及玉泉寺后山分别建立样地, 样地之间分别间隔 8~10 km, 每个样地均包括相互接壤的马尾松林和阔叶林样地。根据建德市林业局记录的信息, 所选阔叶林的地点原本均生长马尾松, 在 20~25 a 前部分马尾松林砍伐后被阔叶林替代。在每个样地的马尾松林和阔叶林中分别选择 3 个样方 (10 m×10 m), 每个样方之间距离为 20 m 以上, 利用五点取样法采集 0~20 cm 表层原状土壤 (3 个样地共计 18 个样方), 保存于塑料盒内置于冰上带回实验室分析。

1.3 土壤团聚体筛分与粒级测定

土壤团聚体的筛分按照 ELLIOTT^[21] 的方法, 通过土壤团聚体分析仪分离出不同粒级的水稳性团聚体, 主要包括直径 (d) > 250 μm 的大团聚体、 d 为 53~250 μm 的微团聚体以及 d < 53 μm 的粉黏粒。选择 2000、250、53 μm 的筛子 (由上往下), 形成套筛, 每个样品称取 25 g, 置于最上层筛子中, 去除根和石头, 将套筛放置在水桶中, 水桶中装去离子水至一定高度。筛子浸入水中放置 30 min, 后开启土壤团聚体分析仪, 上下振荡 10 min, 振幅 3~4 cm。最后依次获得不同粒径的团聚体, 将筛子上的团聚体在 50 °C 烘干, 记录每个样品的各粒径团聚体的质量。重复上述操作, 将样品冻干, 用于团聚体性质和酶活性测定。

平均质量直径 (mean weight diameter, D_{MW}) 作为水稳性团聚体稳定性的指标^[22], 计算公式为 $D_{\text{MW}} = \sum_{i=1}^n XW_i$ 。其中: X 是团聚体每个部分的平均直径, W_i 是 i 团聚体在整个样本中所占的比例, n 是团聚体分级的数量 ($n=3$)。

1.4 团聚体粒级中有机碳、全氮及酶活性测定

土壤各粒级团聚体有机碳采用重铬酸钾-浓硫酸外加热法测定, 全氮采用凯式定氮法测定^[23]。此外, 测定 5 种土壤酶活性, 分别为与微生物碳获取相关的 β -葡萄糖苷酶 (β -glucosidase, BG)、 β -纤维二糖苷酶 (β -D-cellobiosidase, CEL), 与微生物氮获取相关的 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 (N-acetyl- β -glucosaminidase, NAG)、亮氨酸氨基肽酶 (leucineaminopeptidase, LEU) 以及与微生物磷获取相关的酸性磷酸酶 (phosphatase, PHOS)。土壤酶活性测定参照 CHEN 等^[18] 荧光微孔板检测法, 称取 2 g 鲜土于离心管中, 加入 30 mL pH 5.0 的乙酸钠缓冲液, 在 25 °C、180 r·min⁻¹ 振荡 30 min, 用磁力搅拌器搅拌 1 min, 吸取 200 μL 土壤悬液于 96 孔板中, 立即加入底物, 于 25 °C 黑暗培养 3 h, 在 365 nm 激发波长和 450 nm 发射波长下进行荧光定量, 计算酶活性。5 种酶活性的单位均为 $\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

使用酶活性向量角 (vector angle, V_A) 和向量长度 (vector length, V_L)^[24] 评估不同土壤团聚体粒级中微生物碳、氮、磷代谢限制, 计算公式为: $V_A = \text{Degrees}[\text{ATAN2}(x, y)]$, $V_L = \sqrt{x^2 + y^2}$ 。其中: x 为碳磷获取酶的比值, y 为碳氮获取酶的比值, x 用 (BG+CEL)/(BG+CEL+PHOS) 表示, y 用 (BG+CEL)/(BG+CEL+NAG+LEU) 表示。土壤向量角表示微生物受到相对氮或磷限制, 向量角越大, 受到磷限制越大, 向量角越小, 受到氮限制更强; 向量长度越大表示微生物受到碳限制越大。Degrees 为将弧度转换成角度函数, ATAN2 表示将根据给定的 x 轴及 y 轴坐标, 返回正切值。

1.5 团聚体中球囊霉素和麦角固醇测定

AM 真菌生物量以球囊霉素相关土壤蛋白表示, 分别测定易提取态球囊霉素相关土壤蛋白 (easily

extractable glomalin-related soil protein, EE-GRSP) 和总球囊霉素相关土壤蛋白 (total glomalin-related soil protein, T-GRSP)^[22]。称取 1 g 土壤, 用柠檬酸钠溶液提取 EE-GRSP 和 T-GRSP, EE-GRSP 在高温高压下提取 1 次, T-GRSP 多次提取, 直至浸提液无色透明。以牛血清蛋白为标线, 采用考马斯亮蓝法显色, 在分光光度计上测定。

根据 AWAD 等^[25]使用的方法, 首先测定鲜土中的麦角固醇质量分数, 然后称取 30 g 鲜土于塑料瓶中, 将其置于 25 °C、恒定湿度的生物培养箱中培养 5 个月, 在此期间, 外生菌根真菌死亡, 5 个月后再测定土壤中的麦角固醇质量分数, ECM 生物量即为培养前的麦角固醇质量分数减去培养后的麦角固醇质量分数。麦角固醇提取与测定参考曹梦等^[26]的方法。称取鲜土 4 g, 加入 4 mL 色谱级甲醇, 涡旋振荡后离心, 吸取上清液于 2 mL 装有 50 mg N-丙基-乙二胺键合硅胶和 100 mg 无水硫酸镁的离心管中, 涡旋后离心, 取上清液过 0.22 μm 有机系滤膜, 采用液相色谱法上机测定, 同时制作麦角固醇的标准曲线。使用的色谱柱为 Agilent HC-C18 (250.0 mm × 4.6 mm, 5 μm), 以色谱级甲醇为流动相, 流速为 1 mL·min⁻¹, 进样量为 20 μL, 柱温为 25 °C, 波长为 280 nm。

1.6 数据分析

采用双因素方差分析 (two-way ANOVA) 比较 ECM 优势林和 AM 优势森林中不同粒级土壤团聚体之间的有机碳质量分数、胞外酶活性、GRSP 和 ECM 真菌生物量差异。采用独立样本 *t* 检验分析 ECM 真菌占优势森林和 AM 真菌占优势森林同一粒级团聚体的占比与团聚体稳定性, 运用 SPSS 21.0 进行分析。采用 Origin 2021 作图。基于随机森林的回归分析通过 R 语言 rfPermute 包进行。

2 结果与分析

2.1 土壤不同粒级团聚体占比及碳氮质量分数

如图 1A 所示: 阔叶林土壤中大团聚体 ($d > 250 \mu\text{m}$) 占比显著高于马尾松林土壤 ($P < 0.05$), 而微团聚体 (d 为 53~250 μm) 和粉黏粒 ($d < 53 \mu\text{m}$) 呈现相反趋势, 其中粉黏粒占比的下降达到显著水平 ($P < 0.05$)。此外, 马尾松林土壤团聚体平均质量直径显著低于阔叶林土壤 ($P < 0.05$) (图 1B)。

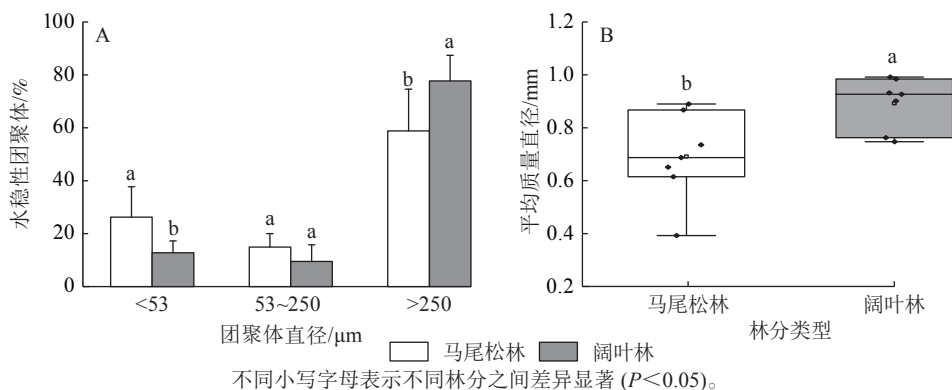


图 1 不同菌根类型森林土壤团聚体粒级占比及平均质量直径

Figure 1 Proportion of soil aggregate size and mean weight diameter in forests dominated by different mycorrhizal types

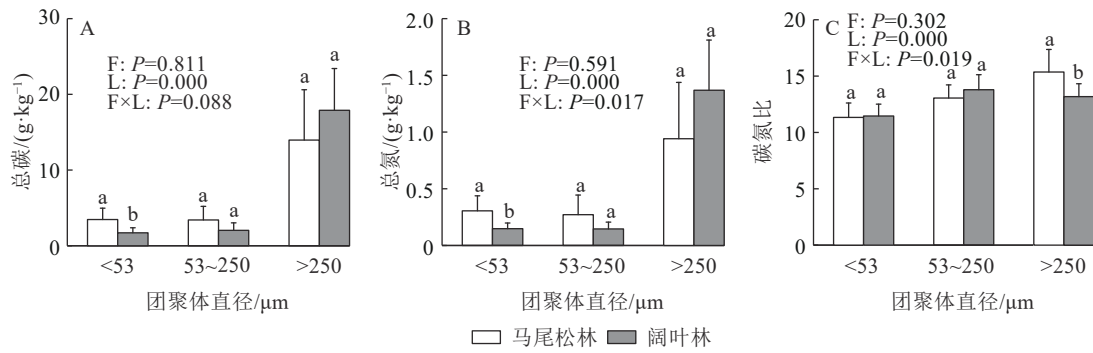
如图 2 所示: 阔叶林土壤仅粉黏粒的土壤有机碳和全氮显著低于马尾松林土壤 ($P < 0.05$)。此外, 大团聚体的有机碳和全氮质量分数均高于其他 2 个粒级。阔叶林土壤大团聚体的碳氮比显著低于马尾松林土壤 ($P < 0.05$)。

2.2 球囊霉素及麦角固醇质量分数

如图 3 所示: EE-GRSP、T-GRSP 和麦角固醇均主要存在于土壤大团聚体中, 大团聚中的 EE-GRSP 和 T-GRSP 呈现出阔叶林高于马尾松林的趋势, 而麦角固醇呈现相反的趋势。阔叶林土壤的微团聚体和粉黏粒中的 EE-GRSP、T-GRSP 和麦角固醇质量分数均显著低于马尾松林土壤 ($P < 0.05$)。

2.3 团聚体酶活性及化学计量特征

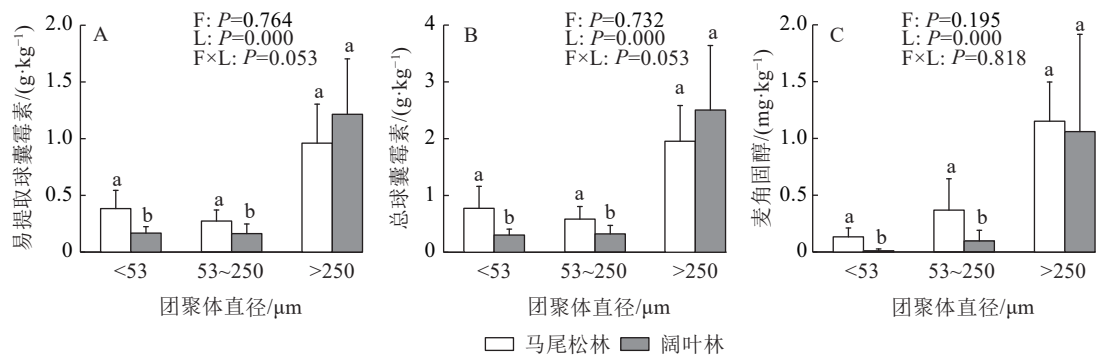
由图 4 可见: 阔叶林土壤 3 个粒级团聚体的 β-葡萄糖苷酶 (BG) 和 β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG) 活性均低于马尾松林 ($P < 0.05$)。t 检验结果表明: 仅粉黏粒的 β-纤维二糖苷酶 (CEL) 活性与微团聚体的



不同小写字母表示同一粒级不同林分之间差异显著 ($P < 0.05$)；F 表示林分因素，L 表示粒级因素，F×L 表示林分和粒级因素的交互作用。

图 2 不同优势菌根类型森林土壤团聚体各粒级碳氮质量分数及碳氮比

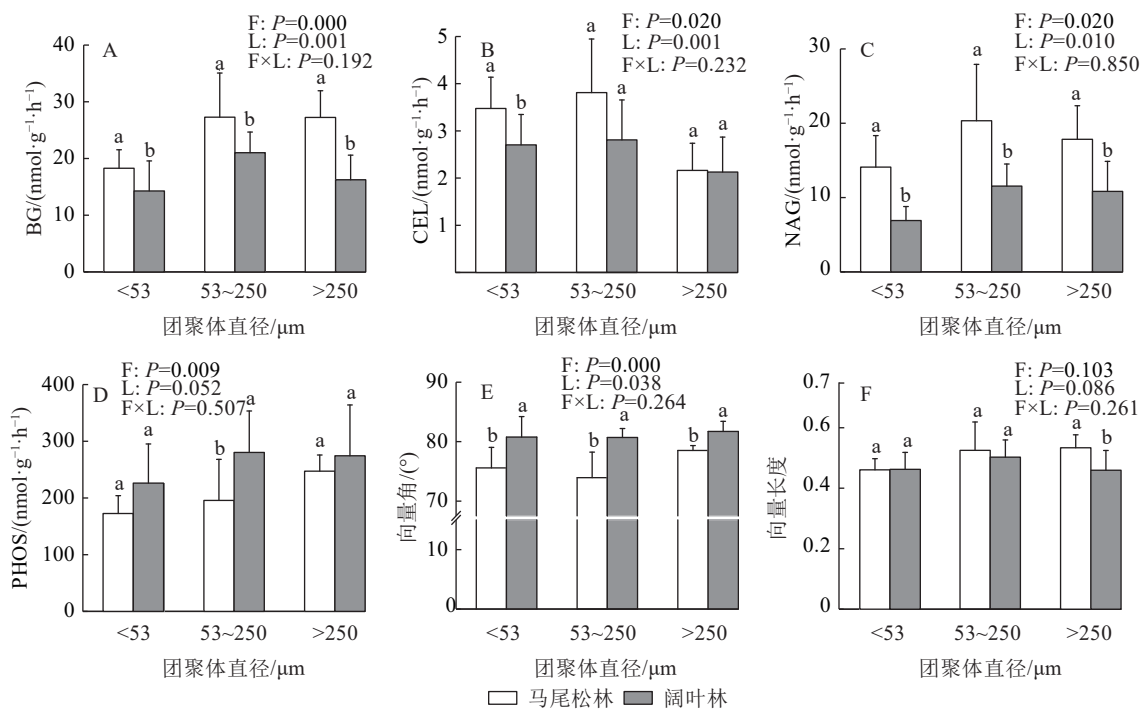
Figure 2 Soil organic C, total N and the ratio of C to N of three aggregate fractions in forests dominated by different mycorrhizal types



不同小写字母表示同一粒级不同林分之间差异显著 ($P < 0.05$)；F 表示林分因素，L 表示粒级因素，F×L 表示林分和粒级因素的交互作用。

图 3 各粒级土壤团聚体易提取态球囊霉素、总球囊霉素和麦角固醇质量分数

Figure 3 Contents of EE-GRSP, T-GRSP and ergosterol of three aggregate fractions in forests dominated by different mycorrhizal types



不同小写字母表示同一粒级不同林分之间差异显著 ($P < 0.05$)；F 表示林分因素，L 表示粒级因素，F×L 表示林分和粒级因素的交互作用。

图 4 各粒级土壤团聚体胞外酶活性

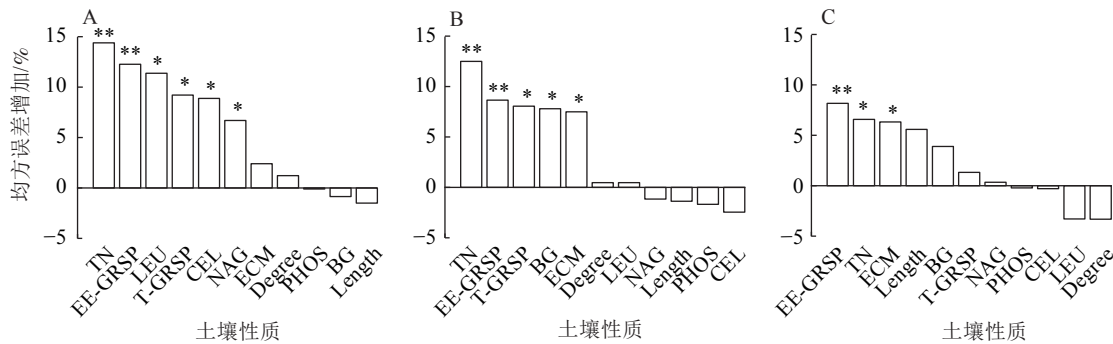
Figure 4 Extracellular enzyme activities of three soil aggregate fractions

PHOS 活性在 2 个林分之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 但双因素分析表明: 阔叶林团聚体中 CEL 活性低于马尾松林, PHOS 活性高于马尾松林。

向量分析发现: 3 个粒径团聚体的向量角都大于 45° , 且阔叶林显著低于马尾松林 ($P < 0.05$); 阔叶林土壤大团聚体的向量长度显著高于马尾松林大团聚体, 微团聚体和粉黏粒的向量长度在 2 个林分之间差异不显著。

2.4 GRSP、麦角固醇和酶活性与团聚体有机碳的关系

土壤大团聚体有机碳与总氮、EE-GRSP、LEU、T-GRSP、CEL 和 NAG 紧密相关 ($P < 0.05$, 图 5A); 微团聚体有机碳与总氮、EE-GRSP、T-GRSP、BG 和 ECM 生物量显著相关 ($P < 0.05$, 图 5B); 粉黏粒中的有机碳变异主要与 EE-GRSP、总氮和 ECM 相关 ($P < 0.05$, 图 5C)。



TN. 总氮; EE-GRSP. 易提取态球囊霉素; T-GRSP. 总球囊霉素; BG. β -葡萄糖苷酶; CEL. β -纤维二糖苷酶; LEU. 亮氨酸氨基肽酶; NAG. β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶; PHOS. 酸性磷酸酶; Degree. 向量角度; Length. 向量长度。
*、**分别表示其重要性在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。

图 5 基于随机森林预测的各粒径土壤团聚体有机碳变异的相关因子

Figure 5 Random forest predicted factors associated with soil organic carbon of three soil aggregate fractions

3 讨论

3.1 优势菌根类型对土壤团聚体组成及稳定性的影响

相比于 ECM 优势马尾松林, AM 优势阔叶林土壤大团聚体占比更高, 粉黏粒占比更低, 因此推测 ECM 有利于微团聚体和粉黏粒的产生, AM 可能与土壤大团聚体的形成具有更加紧密的关系。叶思源等^[27]研究表明: ECM 真菌显著升高了土壤团聚体中粉黏粒比例, 相应降低了大团聚体比例, 该结论与本研究结果基本相同。本研究中, 阔叶林土壤微团聚体和粉黏粒中 ECM 生物量低于马尾松林, 可能在马尾松林中, ECM 分泌胶结物质形成大团聚体的比例较少, 导致其在微团聚体和粉黏粒中较高。随机森林分析表明: ECM 生物量与微团聚体和粉黏粒中的有机碳变异显著相关, 但对大团聚体有机碳没有显著贡献。可能是 ECM 促进大团聚体形成的能力较差, 而 AM 在促进土壤大团聚体形成方面的作用已经被广泛报道, 例如 QIN 等^[4]研究发现: AM 生物量与土壤大团聚体占比显著相关。AM 真菌菌丝在土壤中广泛延伸, 通过对土壤颗粒的缠绕作用, 促进土壤大团聚体产生^[9]。而 ECM 真菌在植物根系表面形成“哈氏网”, 主要在根系表面聚集, 通过缠绕作用形成大团聚体的能力相对较差^[6]。此外, AM 真菌的代谢产物 GRSP 是促进土壤大团聚体的重要机制之一。GRSP 作为“胶水”将土壤粉黏粒和微团聚体黏结成团聚体, 导致其在大团聚体中较高, 这与 SITU 等^[22]的研究结果一致。本研究表明: 土壤团聚体中大团聚体的 EE-GRSP 和 T-GRSP 质量分数明显高于微团聚体和粉黏粒, 印证了 GRSP 对土壤大团聚体形成的重要作用。综上表明: 与 ECM 相比, 阔叶林中 AM 占优势, 更有利于促进土壤大团聚体的形成。

本研究表明: 马尾松林转变为阔叶林显著提升了土壤团聚体的平均质量直径。平均质量直径表征土壤团聚体大小分布状况, 值越大表明团聚体的平均粒径团聚度越高, 稳定性越强^[28]。一般来说, 大团聚体占比越多, 土壤平均质量直径越大, 土壤团聚体稳定性越高。因此, 本研究中阔叶林土壤团聚体的稳定性比马尾松林更高, 主要是由于阔叶林中的大团聚体比例显著高于马尾松林, 增加了土壤团聚体的稳定性, 其机制可能与 GRSP 有关。LIU 等^[29]研究表明: GRSP 在大团聚体中显著增加, 平均质量直径也

随之增加，土壤团聚体稳定性增加。GRSP 被认为是稳定存在的胶黏剂，可以在土壤中存在 3~12 a^[29]，因此对土壤团聚体的稳定性具有深远影响。本研究随机森林分析表明：EE-GRSP 和 T-GRSP 均与土壤团聚体有机碳显著相关。此外，有机质与土壤团聚体的平均质量直径存在正向相关^[30-31]，较高平均质量直径有利于土壤有机质质量分数的提升。因此推测 AM 通过提高土壤团聚体稳定性，促进有机碳固存，这与屠嘉莹等^[2]的研究结果一致，阔叶林土壤的有机质质量分数显著高于马尾松林。总的来说，相比于 ECM 优势林，AM 优势林可促进土壤大团聚体的形成，提高团聚体的稳定性，有利于土壤有机碳固存。

3.2 不同优势菌根类型对土壤团聚体酶活性及化学计量比的影响

土壤团聚体通过对微生物的空间隔离，稳定土壤有机碳^[5]，而微生物通过分泌胞外酶获取土壤中的有机碳^[17]，因此水解酶活性在一定程度上体现了团聚体中有机碳的转化过程。本研究 3 个粒级的土壤团聚体碳氮循环相关酶活性在 2 种不同优势菌根类型森林中的趋势总体一致，均表现为阔叶林显著低于马尾松林。有研究表明：ECM 优势马尾松林土壤整体受到强烈的氮限制^[2,6]。本研究也表明：马尾松林土壤大团聚体中的碳氮比显著高于阔叶林，一方面说明马尾松林中土壤氮有效性较低，为了植物更好生长，需要增强氮循环酶活性，从而获得更多的氮素。ECM 真菌可以分泌特异性胞外酶^[7,32]，进而分解有机质获取有效氮源，因此氮相关酶活性较高。然而微生物不能单一获取土壤中的氮素，而是进行对复杂有机质的共同代谢过程，因此提高了微生物碳获取相关酶活性^[33]。相较于 ECM，AM 直接分泌胞外酶的能力十分有限^[34]，其更多通过与微生物的相互作用提高水解酶活性^[4,34]，但是其正负影响效应受到土壤养分等因素影响。有研究报道了 AM 通过与微生物竞争氮，抑制胞外酶活性^[7]。因此，相比于 ECM，AM 对水解酶活性可能存在负向影响。此外，WANG 等^[19]研究了不同林型对于土壤团聚体酶活性的影响，表明不同林型凋落物质量的差异是驱动土壤团聚体中酶活性变化的主要因素。ECM 优势生态系统凋落物碳氮比较高，凋落物质量较低^[2,6]，而 AM 优势生态系统中含有相对丰富的氮源，凋落物质量较高。由于本研究中马尾松林的凋落物质量较低，导致了氮循环酶活性较高，这与 WANG 等^[19]的研究结果一致。因此，ECM 优势林向 AM 优势林转变，通过降低水解酶活性更有利于土壤团聚体对有机碳的保护。向量长度分析表明：阔叶林土壤大团聚体中的碳限制较弱，因此微生物对获取碳源的投入更少^[35]，这可能是阔叶林土壤大团聚体中碳循环相关酶 (BG) 活性相较于马尾松林较低的原因之一。以往的研究证实微生物碳获取酶活性与有机碳损失显著相关^[20]，随机森林结果也显示酶活性与团聚体中有机碳变异显著相关。因此，马尾松林向阔叶林转变可能降低了团聚体碳循环相关酶活性，减少了微生物对有机碳的利用和转化。

4 结论

马尾松林向阔叶林转变，其优势菌根类型由 ECM 转变为 AM。同时，这个过程增加了大团聚体的占比，提高了土壤团聚体稳定性，大团聚体中有机碳呈上升趋势，微团聚体和粉黏粒中的有机碳显著降低。此外，相比于 ECM 优势马尾松林，AM 优势阔叶林土壤团聚体中具有较低的碳氮循环相关酶活性。碳循环相关酶活性、GRSP 以及 ECM 生物量是影响团聚体中有机碳变异的重要因子。综上，以 ECM 为优势的马尾松林转变为以 AM 为优势的阔叶林时，提高了土壤团聚体对有机碳的保护作用，降低了土壤团聚体中酶活性，有利于土壤有机碳固存。

5 参考文献

- [1] 梅孔灿, 陈岳民, 范跃新, 等. 凋落叶和磷添加对马尾松林土壤碳激发效应的影响[J]. 土壤学报, 2022, 59(4): 1089 - 1099.
MEI Kongcan, CHEN Yuemin, FAN Yuexin, *et al.* Effects of litters and phosphorus addition on soil carbon priming effect in *Pinus massoniana* forest [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(4): 1089 - 1099.
- [2] 屠嘉莹, 金文豪, 盛卫星, 等. 林分改变驱动的优势菌根真菌类型变化影响土壤有机碳积累[J/OL]. 土壤学报, 2022-09-23 [2023-06-01]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20220922.0908.004.html>.
- TU Jiaying, JIN Wenhao, SHENG Weixing, *et al.* The change in dominant mycorrhizal fungi type induced by stand transformation affects soil organic carbon accumulation[J/OL]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022-09-23 [2023-06-01].

<https://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20220922.0908.004.html>.

- [3] CHEEKE T E, PHILLIPS R P, BRZOSTEK E R, *et al.* Dominant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function [J]. *New Phytologist*, 2017, **214**(1): 432 – 442.
- [4] QIN Hua, CHEN Junhui, WU Qifeng, *et al.* Intensive management decreases soil aggregation and changes the abundance and community compositions of arbuscular mycorrhizal fungi in Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, **400**: 246 – 255.
- [5] 刘满强, 胡锋, 陈小云. 土壤有机碳稳定机制研究进展[J]. *生态学报*, 2007, **27**(6): 2642 – 2650.
LIU Manqiang, HU Feng, CHEN Xiaoyun, *et al.* A review on mechanisms of soil organic carbon stabilization [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(6): 2642 – 2650.
- [6] 金文豪, 邵帅, 陈俊辉, 等. 不同类型菌根对土壤碳循环的影响差异研究进展[J]. *浙江农林大学学报*, 2021, **38**(5): 953 – 962.
JIN Wenhao, SHAO Shuai, CHEN Junhui, *et al.* Research progress in the impact of different mycorrhizal types on soil carbon cycling [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2021, **38**(5): 953 – 962.
- [7] LIU Ruiqiang, HE Yanghui, ZHOU Guiyao, *et al.* Mycorrhizal effects on decomposition and soil CO₂ flux depend on changes in nitrogen availability during forest succession [J]. *Journal of Ecology*, 2021, **109**(11): 3929 – 3943.
- [8] SMITH S E, READ D. *Mycorrhizal Symbiosis* [M]. London: Academic Press, 2008.
- [9] QIN Hua, NIU Liming, WU Qifeng, *et al.* Bamboo forest expansion increases soil organic carbon through its effect on soil arbuscular mycorrhizal fungal community and abundance [J]. *Plant and Soil*, 2017, **420**: 407 – 421.
- [10] TISDALL J M, OADES J M. Organic matter and water-stable aggregates in soils [J]. *Journal of Soil Science*, 1982, **33**: 141 – 163.
- [11] SIX J, BOSSUYT H, DEGRYZE S, *et al.* A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics [J]. *Soil & Tillage Research*, 2004, **79**(1): 7 – 31.
- [12] RILLIG M C, MUMMEY D L. Mycorrhizas and soil structure [J]. *New Phytologist*, 2006, **171**(1): 41 – 53.
- [13] ZHENG Weishuang, MORRIS E K, RILLIG M C. Ectomycorrhizal fungi in association with *Pinus sylvestris* seedlings promote soil aggregation and soil water repellency [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, **78**: 326 – 331.
- [14] THORNTON R H, COWIE J D, MCDONALD D C. Mycelial aggregation of sand soil under *Pinus radiata* [J]. *Nature*, 1956, **177**(4501): 231 – 232.
- [15] WANG Qiong, JIN Taotao, FU Yao, *et al.* Spatial change in glomalin-related soil protein and its relationships with soil enzyme activities and microbial community structures during urbanization in Nanchang, China [J/OL]. *Geoderma*, 2023, **434**: 116476[2023-06-01]. doi: 10.1016/j.geoderma.2023.116476.
- [16] 钟思远, 张静, 褚国伟, 等. 南亚热带森林丛枝菌根真菌与土壤结构的关系[J]. *生态科学*, 2018, **37**(5): 16 – 24.
ZHONG Siyuan, ZHANG Jing, CHU Guowei, *et al.* The relationship between arbuscular mycorrhizal fungi and soil structure in southern subtropical forest [J]. *Ecological Science*, 2018, **37**(5): 16 – 24.
- [17] CHEN Junhui, WU Qifeng, LI Songhao, *et al.* Diversity and function of soil bacterial communities in response to long-term intensive management in a subtropical bamboo forest [J/OL]. *Geoderma*, 2019, **354**: 113894[2023-06-01]. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.113894.
- [18] CHEN Junhui, CHEN De, XU Qiufang, *et al.* Organic carbon quality, composition of main microbial groups, enzyme activities, and temperature sensitivity of soil respiration of an acid paddy soil treated with biochar [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, **55**(2): 185 – 197.
- [19] WANG Shanshan, WANG Zhongqian, FAN Bo, *et al.* Litter inputs control the pattern of soil aggregate-associated organic carbon and enzyme activities in three typical subtropical forests [J/OL]. *Forests*, 2022, **13**(8): 1210[2023-06-01]. doi: 10.3390/f13081210.
- [20] JIN Wenhao, TU Jiaying, WU Qifeng, *et al.* Moso bamboo expansion decreased soil heterotrophic respiration but increased arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a subtropical broadleaved forest [J/OL]. *Forest Ecosystems*, 2023, **10**: 100116[2023-06-01]. doi: 10.1016/j.fecs.2023.100116.
- [21] ELLIOTT E T. Aggregate structure and carbon, nitrogen, and phosphorus in native and cultivated soils [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1986, **50**(3): 627 – 633.

- [22] SITU Gaoming, ZHAO Yuanlai, ZHANG Lei, *et al.* Linking the chemical nature of soil organic carbon and biological binding agent in aggregates to soil aggregate stability following biochar amendment in a rice paddy [J/OL]. *Science of the Total Environment*, 2022, **847**(15): 157460 [2023-06-01]. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.157460.
- [23] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
LU Rukun. *Analytical Methods for Soil and Agro-chemistry* [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000.
- [24] SINSABAUGH R L, HILL B H, FOLLSTAD SHAH J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment [J]. *Nature*, 2009, **462**(7274): 795 – 798.
- [25] AWAD A, MAJCHERCZYK A, SCHALL P, *et al.* Ectomycorrhizal and saprotrophic soil fungal biomass are driven by different factors and vary among broadleaf and coniferous temperate forests [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, **131**: 9 – 18.
- [26] 曹梦, 李勇, 孙忠祥, 等. QuEChERS-HPLC法测定土壤中麦角甾醇含量 [J]. 分析实验室, 2019, **38**(2): 162 – 166.
CAO Meng, LI Yong, SUN Zhongxiang, *et al.* A new QuEChERS-HPLC method for determining ergosterol in soil [J]. *Chinese Journal of Analysis Laboratory*, 2019, **38**(2): 162 – 166.
- [27] 叶思源, 陈展, 曹吉鑫, 等. 模拟酸雨和接种外生菌根真菌对马尾松土壤养分、土壤团聚体及有机碳组分的影响 [J]. *生态学杂志*, 2019, **38**(4): 1141 – 1148.
YE Siyuan, CHEN Zhan, CAO Jixin, *et al.* Effects of simulated acid rain and ectomycorrhizal fungi on soil nutrient, soil aggregate and organic carbon fraction under masson pine (*Pinus massoniana*) seedlings [J]. *Chineses Journal of Ecology*, 2019, **38**(4): 1141 – 1148.
- [28] SALAKO F K, HAUSER S. Influence of different fallow management systems on stability of soil aggregates in southern Nigeria [J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2007, **32**(9/10): 1483 – 1498.
- [29] LIU Hongfei, WANG Xiukang, LIANG Chutao, *et al.* Glomalin-related soil protein affects soil aggregation and recovery of soil nutrient following natural revegetation on the Loess Plateau [J/OL]. *Geoderma*, 2020, **357**(1): 113921 [2023-06-01]. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.113921.
- [30] 肖玖军, 邢丹, 毛明明, 等. AM真菌对桑树根围土壤团聚体的影响机制 [J]. 土壤学报, 2020, **57**(3): 773 – 782.
XIAO Jiujun, XING Dan, MAO Mingming, *et al.* Mechanism of arbuscular mycorrhizal fungal affecting soil aggregates in rhizosphere of mulberry (*Morus alba*) [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, **57**(3): 773 – 782.
- [31] 肖复明, 范少辉, 汪思龙, 等. 毛竹林地土壤团聚体稳定性及其对碳贮量影响研究 [J]. *水土保持学报*, 2008, **22**(2): 131 – 134.
XIAO Fuming, FAN Shaohui, WANG Silong, *et al.* Moso bamboo plantation soil aggregate stability and its impact on carbon storage [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2008, **22**(2): 131 – 134.
- [32] PELLITIER P T, ZAK D R. Ectomycorrhizal fungi and the enzymatic liberation of nitrogen from soil organic matter: why evolutionary history matters [J]. *New Phytologist*, 2018, **217**(1): 68 – 73.
- [33] FU Xianheng, SONG Qilong, LI Shiqing, *et al.* Dynamic changes in bacterial community structure are associated with distinct priming effect patterns [J/OL]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, **169**: 108671 [2023-06-01]. doi: 10.1016/j.soilbio.2022.108671.
- [34] BUNN R A, SIMPSON D T, BULLINGTON L S, *et al.* Revisiting the ‘direct mineral cycling’ hypothesis: arbuscular mycorrhizal fungi colonize leaf litter, but why? [J]. *The ISME Journal*, 2019, **13**(8): 1891 – 1898.
- [35] ZHAO Yingzhi, LIANG Chenfei, SHAO Shuai, *et al.* Linkages of litter and soil C:N:P stoichiometry with soil microbial resource limitation and community structure in a subtropical broadleaf forest invaded by Moso bamboo [J]. *Plant and Soil*, 2021, **465**(1/2): 473 – 490.