

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.08.031

引用格式:柳思博,郑翔,何莹莹,等.森林与草地生态系统外生菌根呼吸与丛枝菌根呼吸对土壤呼吸的相对贡献及影响因子—基于数据整合分析[J].草地学报,2026,34(8):3091–3102

LIU Si-bo, ZHENG Xiang, HE Ying-ying, et al. Relative Contributions and Influencing Factors of Ectomycorrhizal Respiration and Arbuscular Mycorrhizal Respiration to Soil Respiration in Forest and Grassland Ecosystems-Based on Data Integration Analysis[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(8):3091–3102

森林与草地生态系统外生菌根呼吸与丛枝菌根呼吸对土壤呼吸的相对贡献及影响因子—基于数据整合分析

柳思博¹, 郑翔^{1*}, 何莹莹¹, 虎娟¹, 胡东月¹, 姜姜², 邱开阳¹, 海旭莹¹, 薛斌¹

(1. 宁夏大学林业与草业学院, 林木资源高效生产全国重点实验室, 宁夏银川 750021;

2. 南方现代林业协同创新中心, 南京林业大学江苏省水土保持与生态修复重点实验室, 江苏南京 210037)

摘要:菌根呼吸(Mycorrhizal respiration, R_{Myc})是土壤呼吸的重要组成部分,显著影响陆地生态系统碳循环过程。然而,不同生态系统中 R_{Myc} 的贡献潜力及主要影响因子尚不明确。本文整合分析了41篇文献中的105组数据,采用网格排除法区分土壤呼吸组分,量化了 R_{Myc} 对土壤自养呼吸(R_{Auto})、土壤总呼吸(R_T)的平均贡献,并比较丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhizal, AM)呼吸和外生菌根(Ectomycorrhizal, ECM)呼吸贡献的差异及其影响因子。研究发现: R_{Myc} 对 R_{Auto} 、 R_T 的平均贡献率分别为38.55%和16.87%。其中AM、ECM的平均贡献分别为16.78%(2.48%~32.00%)和16.73%(3.00%~54.47%)。 R_{Myc} 速率与绝对经度、年降雨量、土壤总氮、土壤总磷显著负相关,与土壤pH值、细根生物量显著正相关。总体而言, R_{Myc} 是 R_{Auto} 和 R_T 的重要组成部分,受环境因子、土壤养分供给、共生关系的影响。本研究从全球尺度表明菌根呼吸对土壤碳通量的贡献,为完善土壤碳循环提供科学依据。

关键词:土壤呼吸;菌根呼吸;网格排除法;土壤性质;生态系统

中图分类号:S714.2

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)08-3091-12

Relative Contributions and Influencing Factors of Ectomycorrhizal Respiration and Arbuscular Mycorrhizal Respiration to Soil Respiration in Forest and Grassland Ecosystems-Based on Data Integration Analysis

LIU Si-bo¹, ZHENG Xiang^{1*}, HE Ying-ying¹, HU Juan¹, HU Dong-yue¹, JIANG Jiang²,

QIU Kai-yang¹, HAI Xu-ying¹, XUE Bin¹

(1. College of Forestry and Prataculture, State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China; 2. Co-Innovation Center of Sustainable Forestry in Southern China, Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Ecological Restoration in Jiangsu Province, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu Province 210037, China)

Abstract: Mycorrhizal respiration (R_{Myc}) significantly affects the carbon cycling in terrestrial ecosystems, yet its contribution potential and main influencing factors remain unclear. In this study, a meta-analysis was conducted by using 105 datasets from 41 publications. By employing a mesh exclusion method to distinguish soil respiration components, we quantified the average contribution of R_{Myc} to soil autotrophic respiration (R_{Auto}) and total soil respiration (R_T), and compared the differences between arbuscular mycorrhizal (AM) and ectomycorrhizal (ECM) contributions. The results showed that the average contribution rates of R_{Myc} to R_{Auto} and R_T were 38.55% and

收稿日期:2025-09-25;修回日期:2026-01-30

基金项目:宁夏重点研发项目引才专项(2024BEH04098);国家自然科学基金项目(42407340)资助

作者简介:柳思博(1998-),女,汉族,宁夏银川人,硕士研究生,主要从事森林生态方向研究,E-mail:15809516935@163.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail: xiangzheng@nxu.edu.cn

16.87%, respectively. Specifically, the average contributions of AM and ECM to R_T were 16.78% (ranging from 2.48% to 32.00%) and 16.73% (ranging from 3.00% to 54.47%), respectively. Correlation analysis indicated that the R_{Myc} rate was significantly negatively correlated with absolute longitude, mean annual precipitation, soil total nitrogen, and soil total phosphorus, while it was significantly positively correlated with soil pH and fine root biomass. Over all, R_{Myc} is an important component of soil respiration, and is affected by environmental factors, soil nutrient supply, and symbiotic relationships. This study revealed the contribution of mycorrhizal respiration to soil carbon fluxes at a global scale, providing a scientific basis for improving soil carbon cycle models.

Key words: Soil Respiration; Mycorrhiza Respiration; Grid Exclusion Method; Soil Properties; Ecosystem

土壤是陆地生态系统中最主要的碳库,占陆地总碳储量的60%以上^[1]。植物光合作用是大气CO₂输入陆地生态系统的关键途径^[2],土壤有机碳在微生物分解和根系呼吸作用下以土壤呼吸的形式释放CO₂返回大气。每年通过土壤呼吸输入到大气CO₂的量占大气CO₂总输入量20%~40%^[3]。土壤呼吸在决定陆地生态系统碳循环中至关重要^[4]。全球变暖及人类活动均会引起土壤呼吸速率发生变化,而这种变化可能在很大程度上改变大气CO₂浓度,其贡献约占全球CO₂浓度上升的18%~60%^[5]。即便是土壤呼吸微小的变化,也可能会影响大气CO₂浓度^[6,7]。土壤呼吸作为生态系统碳库中CO₂输出的主要途径之一,对全球碳循环和气候变化具有重要影响^[8]。土壤呼吸主要包括两个部分:根系呼吸(由植物根系及其共生微生物释放的CO₂)和微生物呼吸(由土壤微生物分解有机质释放的CO₂)^[9]。菌根真菌(Mycorrhizal fungi)广泛分布在土壤中,并可与绝大多数陆地植物形成共生体^[10]。植物通过光合作用固定的碳(光合产物)分配给与其共生的菌根真菌,菌根真菌通过根外菌丝促进植物吸收土壤水分和养分(如氮、磷),以维持共生关系。

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)和外生菌根(Ectomycorrhiza, ECM)是陆地生态系统中最主要的两类菌根类型。丛枝菌根真菌可与约72%的陆地植物形成共生关系^[10],宿主植被覆盖全球陆地面积的55%以上^[11],广泛分布于世界各地,尤其在低纬度森林和草原生态系统中最为常见;相比之下,ECM主要分布于中高纬度和高山森林生态系统中,虽然其共生植物仅有陆地植物种类的2%,但其共生植被覆盖了全球陆地面积25%以上^[11]。值得注意的是,植物分配给菌根的碳并非全部被菌根真菌利用,其中一部分也能以CO₂的形式通过根外菌丝进入大气。Johnson等^[12]利用¹³C同位素标记,首次在野外表明根外菌丝体是土壤到大气碳通量快速而重要的途径,并将这一过程定义为菌根呼吸(Mycorrhizal respiration, R_{Myc})。土壤呼吸各组分涉及不同的生物学和生态学过程,对环境变化的响应可能也

不同,因此,准确区分土壤呼吸的各种组分,对于深入理解其机制及其对环境变化的反馈具有重要意义^[13]。以往研究主要关注自养呼吸(Autotrophic respiration, R_{Auto})和异养呼吸(Heterotrophic respiration)对生态系统中生物和非生物因素的响应。菌根呼吸通常被作为土壤自养呼吸的组分^[14]。近年来,随着技术手段的发展,学者将菌根呼吸从自养呼吸中分离并量化,通过网格(孔径< 2 μm)物理隔离根外菌丝,解决了同位素标记法的高成本与灭菌实验的生态干扰问题^[15]。

菌根呼吸在不同生态系统中对土壤呼吸存在显著差异。在亚热带杉木人工林中,AM呼吸贡献了12%的土壤呼吸,占自养呼吸的25%,土壤水分是主要影响因素^[16]。在针叶林中,ECM呼吸贡献不足10%的土壤呼吸,且受到氮沉积的抑制作用,但对温度变化不敏感^[17]。在温带山地草原中AM呼吸贡献了约23%的土壤呼吸,且对温度变化敏感,水分供应和养分可利用性是其主导因子^[18]。在热带山地草原中,AM呼吸贡献了约7%的土壤呼吸,模拟增温处理对其影响有限,而水分变化可能是主导因素^[19]。菌根呼吸在土壤呼吸中的占比和影响因子在不同生态系统存在较大差异和不确定性。近年来,Han等^[20]利用网格排除法对生态系统中的菌根呼吸速率及其对土壤呼吸的占比进行了综合分析,然而,该研究并未分析菌根呼吸影响因子,且研究数量相对有限,仅纳入30项研究。基于此,本研究利用数据整合,构建不同生态系统类型和不同菌根类型呼吸的数据集,综合评估不同生态系统AM和ECM呼吸对土壤呼吸的贡献及其影响因子,对于揭示不同菌根类型调控土壤碳循环过程和精确量化土壤碳损失具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 菌根呼吸测定方法与原理

网格排除法常用于量化和分离土壤呼吸的不同组分,其原理是利用不同孔径的筛网对根系和菌

丝进行物理分离。具体方法为:0.45~2 μm 孔径的筛网能有效阻隔根系和根外菌丝进入,允许水、养分通过筛网与外界土壤进行交换,从其测量的 CO₂ 排放量(—RM)只有土壤微生物呼吸;20~40 μm 孔径的筛网可排除根系,但允许根外菌丝进入,从其测量的 CO₂ 排放量(M)是由菌根呼吸和土壤微生物呼吸共同组成;无筛网覆盖或较大孔径的筛网可允许根系和根外菌丝进入,从其测量的土壤 CO₂ 排放量(RM)认为是由菌根呼吸、根呼吸和土壤微生物呼吸组成的土壤总呼吸(R_T)(图 1)。

本研究中菌根呼吸(R_{Myc})为通过网格排除法测定的根外菌丝代谢释放的 CO₂。自养呼吸为菌根真菌呼吸和根系呼吸(R_{Root})之和(R_{Root}+R_{Myc}),采用 R_{Myc}/(R_{Root}+R_{Myc})衡量菌根在自养呼吸中的贡献,土壤总呼吸由菌根真菌呼吸、根系呼吸(R_{Root})、微生物呼吸(R_{Mic})共同组成(R_T=R_{Root}+R_{Myc}+R_{Mic}),不同呼吸组分通过网格排除法进行区分和量化。

1.2 数据来源与筛选标准

本文使用“Web of Science”(科学引文索引数据

库)和“China National Knowledge Infrastructure CNKI”(中国知网)检索,检索词 TS=(“Mycorrhiza” or “Arbuscular mycorrhiza” or “Ectomycorrhiza” or “AM fung” or “ECM fung” and “carbon dioxide” or “oil CO₂” or “soil respiration” or “soil carbon flux” or “soil carbon outflow”)和 TS=(“菌根”或“丛枝菌根”或“外生菌根”或“丛枝菌根真菌”或“外生菌根真菌”和“CO₂”或“土壤二氧化碳”或“土壤呼吸流出”或“土壤碳通量”或“土壤碳输出”),对 2002 年至 2024 年间的研究数据进行。初步检索出 739 篇文献,根据文献中的摘要、材料与方法将文献按照以下标准进行筛选:(1)研究至少进行了一个生长季节,并对土壤呼吸组分进行分离和量化;(2)使用网格排除法或类似网格排除法原理,用来量化菌根呼吸;(3)排除利用灭菌再接种和菌根缺陷突变体的方法等构建菌根处理与对照的研究;(4)若在同一试验中含有其它处理措施,例如增温、施肥、放牧、水分变化等,相关数据不纳入数据库。根据以上标准,共筛选出 41 篇(英文文献 40 篇、中文文献 1 篇)(表 1),共计 105 组数据。其中森林(n=67)、草

表 1 本研究所用菌根呼吸的数据文献来源汇总

Table 1 Summary of the literature sources of mycorrhizal respiration data used in this study

寄主植物 Host plants(AM)	生态系统 Ecosystems	参考文献 Referencs	寄主植物 Host plants(ECM)	生态系统 Ecosystems	参考文献 Referencs
<i>Hordeum vulgare</i>	草地 Grassland	Moyano et al 2007 ^[21]	<i>Betula pendula</i>	森林 Forest	Heinemeyer et al 2007 ^[22]
<i>Acer pseudoplatanus</i>	森林 Forest	Fenn et al 2010 ^[23]	<i>Fagus sylvatica</i>	森林 Forest	Moyano et al 2008 ^[17]
<i>Holcus lanatus</i>	草地 Grassland	Heinemeyer et al 2012 ^[18]	<i>Tsuga heterophylla</i>	森林 Forest	Subke et al 2011 ^[24]
<i>Rubiaceae et al</i>	森林 Forest	Fisher et al 2013 ^[25]	<i>Pinus sylvestris</i>	森林 Forest	Hasselquist et al 2012 ^[26]
<i>Festuca pseudovina</i>	森林 Forest	Balogh et al 2016 ^[27]	<i>Quercus robur</i>	森林 Forest	Heinemeyer et al 2012 ^[28]
<i>Malus domestica</i>	森林 Forest	Tomè et al 2016 ^[29]	<i>Pinus sylvestris</i>	森林 Forest	Vallack et al 2012 ^[30]
Mixed forest	森林 Forest	Metcalfe et al 2018 ^[31]	<i>Pinus sylvestris</i>	森林 Forest	Matvienko et al 2014 ^[32]
<i>Festuca pseudovina et al</i>	草地 Grassland	Papp et al 2018 ^[33]	<i>Picea abies</i>	森林 Forest	Neumann et al 2014 ^[34]
<i>Stipa grandis</i>	草地 Grassland	Li et al 2018 ^[35]	<i>Pinus sylvestris</i>	森林 Forest	Barba et al 2016 ^[36]
<i>Festuca pseudovina et al</i>	草地 Grassland	Balogh et al 2019 ^[37]	<i>Pinus contorta</i>	森林 Forest	Subke et al 2018 ^[38]
C ₃ grass	草地 Grassland	Tiruvaimozhi et al 2019 ^[19]	<i>Pinus sylvestris et al</i>	森林 Forest	Zeng et al 2018 ^[39]
Mixed forest	森林 Forest	Riutta et al 2021 ^[40]	mixed forest	森林 Forest	Yan et al 2019 ^[41]
<i>Phyllostachys pubescens</i>	森林 Forest	Ge et al 2020 ^[42]	<i>Pinus sylvestris</i>	森林 Forest	Zeng et al 2020 ^[43]
ribwort	草地 Grassland	Heinemeyer et al 2006 ^[44]	<i>Pinus sylvestris</i>	森林 Forest	Ryhti et al 2021 ^[45]
cedarwood	森林 Forest	Zheng et al 2022 ^[16]	<i>Pinus tabulaeformis</i>	森林 Forest	Liu et al 2012 ^[46]
C ₄ grass	草地 Grassland	Gui et al 2018 ^[47]	<i>Lodgepole</i>	森林 Forest	Heinemeyer et al 2007 ^[22]
<i>Phyllostachs Pubescens</i>	森林 Forest	Jin et al 2023 ^[48]	<i>Pinus contorta</i>	森林 Forest	Yan et al , 2019 ^[49]
<i>Schima superba</i>	森林 Forest	Liu et al 2021 ^[50]	<i>Castanopsis fargesii</i>	森林 Forest	Liu et al 2021 ^[50]
<i>Festuca pseudovina et al</i>	草地 Grassland	De Luca et al 2024 ^[51]	<i>Larix kaempferi</i>	森林 Forest	Hagenbo et al 2019 ^[52]
C ₄ grass	草地 Grassland	Yue et al 2024 ^[53]	<i>Pinus sylvestris L</i>	森林 Forest	Makita et al 2021 ^[54]
cedarwood	森林 Forest	Xia et al 2024 ^[55]			
C ₃ grass	森林 Forest	刘燕英 2012 ^[56]			

注:AM,丛枝菌根;ECM,外生菌根
Note: AM, Arbuscular mycorrhizal; ECM, Ectomycorrhizal

原($n=38$); AM($n=55$)、ECM($n=50$)。相较于 Han 等^[20]数据集(2007—2021年共30篇文献),本文补充了热带草原、高纬度针叶林和部分干旱区草地研究样点,显著扩展了菌根呼吸数据的空间代表性和生态系统多样性。

1.3 数据库建立及数据分析

基于筛选文献构建数据库,提取了土壤呼吸(R_T)、微生物呼吸(R_{Mic})、根系呼吸(R_{Root})和菌根呼吸(R_{Myc})。综合考虑了生态系统类型(森林、草地)、气候因子(年平均温、年平均降雨量)、土壤理化性质(土壤温度、土壤湿度、土壤总氮(TN)、土

壤总碳(TC)、土壤总磷(TP)、土壤pH)及生物因子(细根生物量),以及植物物种组成及研究地点的地理坐标。其中,森林生态系统主要分布于北美洲东部(纽芬兰拉布拉多省)、南美洲中部(巴西、秘鲁)、南美洲西北部(巴拿马)、欧洲(挪威、瑞典、塔林)、欧洲西部(荷兰、比利时)、亚洲东部(日本)和东南部(中国浙江省、福建省),涵盖了温带、亚热带和热带森林生态系统(图2)。草地生态系统则主要分布于欧洲(奥地利、克罗地亚)、亚洲南部(斯里兰卡)、亚洲中部(中国河北省)地区。这些地区多为温带草原和热带草原,气候条件以干旱和半干旱为主。

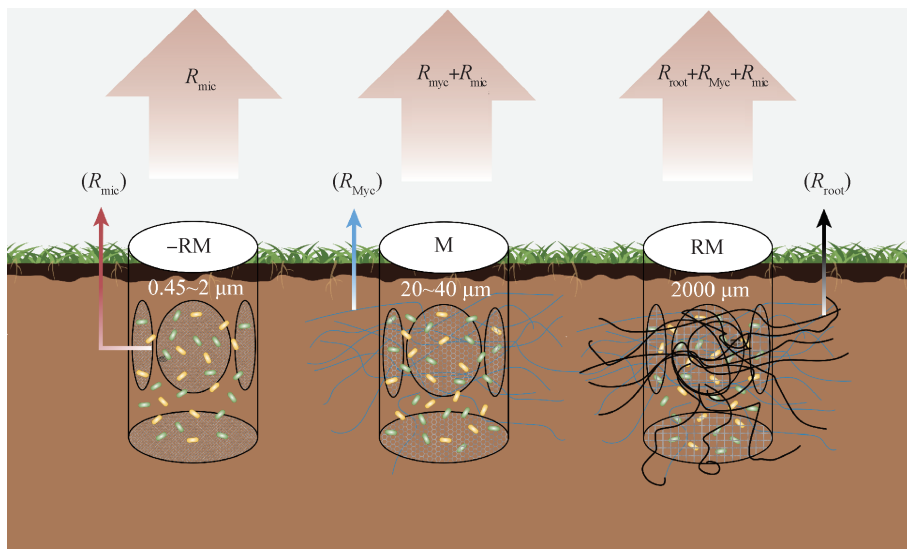


图1 土壤呼吸组分划分示意图

Fig. 1 A schematic diagram of soil respiration component division



审图号:GS(2024)0650号

图2 全球范围研究样地分布图

Fig. 2 A global distribution map of research site

注:黑色实心圆代表森林,红色实心三角形代表草地

Note: The black solid circle represents the forest and the red solid triangle represents the grassland

采用 T 检验分析比较土壤呼吸不同组分及不同组分对土壤呼吸的占比在不同生态系统(森林、草地)和菌根类型(AM、ECM)的差异。采用 Pearson 相关系数进行相关性分析。数据由 Excel 2011 软件进行初步整理分析,运用 SPSS17.0 软件进行统计分析。图均使用 Origin2021 进行绘制。

表 2 土壤呼吸不同组分及不同组分对土壤呼吸的占比在不同生态系统(森林、草地)和菌根呼吸(ECM、AM)对土壤呼吸平均贡献的差异性分析

Table 2 The average contribution of different components of soil respiration and the proportion of different components to soil respiration in different ecosystems (forest, grassland) and mycorrhizal respiration (ECM, AM) to soil respiration The difference analysis of the average contribution of soil respiration in different ecosystems (forest, grassland) and mycorrhizal respiration (ECM, AM)

因素 Factor	森林 Forest	草地 Grassland	T-Value	P-Value
土壤呼吸速率(R_T)	2.30	2.26	-2.79	0.02
微生物呼吸速率(R_{Mic})	1.28	1.23	-5.79	<0.01
根系呼吸速率(R_{Root})	0.63	0.63	-1.64	0.13
菌根呼吸速率(R_{Myc})	0.47	0.38	-1.99	0.07
R_{Myc}/R_T	16.87	16.67	-0.05	0.96
R_{Root}/R_T	28.21	28.78	0.96	0.34
R_{Mic}/R_T	53.89	54.87	-0.72	0.47
R_{Myc}/R_{Root}	87.00	84.00	-0.18	0.86
$R_{Myc}/(R_{Myc}+R_{Root})$	38.57	42.34	-0.79	0.43
因素 Factor	外生菌根 ECM	丛枝菌根 AM	T-Value	P-Value
土壤呼吸速率(R_T)	2.25	2.32	-0.51	0.61
微生物呼吸速率(R_{Mic})	1.23	1.29	0.60	0.55
根系呼吸速率(R_{Root})	0.63	0.63	-1.60	0.11
菌根呼吸速率(R_{Myc})	0.38	0.47	0.25	0.80
R_{Myc}/R_T	16.73	16.78	1.64	0.11
R_{Root}/R_T	28.72	28.43	-3.83	<0.01
R_{Mic}/R_T	54.92	53.77	2.84	0.01
R_{Myc}/R_{Root}	85.67	84.00	2.69	0.01
$R_{Myc}/(R_{Myc}+R_{Root})$	44.60	38.17	3.03	<0.01

注:土壤呼吸速率,微生物呼吸速率,根系呼吸速率,菌根呼吸速率的单位为 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$; R_{Myc}/R_T , R_{Root}/R_T , R_{Mic}/R_T , R_{Myc}/R_{Root} , $R_{Myc}/(R_{Myc}+R_{Root})$ 的单位为百分比(%)

Note: The unit of soil respiration rate, microbial respiration rate, root respiration rate and mycorrhizal respiration rate is $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$; The units of R_{Myc}/R_T , R_{Root}/R_T , R_{Mic}/R_T , R_{Myc}/R_{Root} , $R_{Myc}/(R_{Myc}+R_{Root})$ are expressed as percentages (%)

2 结果与分析

2.1 不同生态系统中不同菌根呼吸的贡献差异

菌根呼吸(R_{Myc})的年平均通量为 $0.42\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$,变化范围为 $0.03\sim4.32\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$ 。森林和草地生态系统的 R_{Myc} 差异不显著,森林生态系统的 R_{Myc} 平均呼吸速率($0.47\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$)略高于草地生态系统的 R_{Myc} ($0.38\mu\text{mol}\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (图 3a,表 2)。 R_{Myc} 对土壤呼吸(R_T)的平均贡献率为 16.87%;其中,森林生态系统为 16.87%,草地生态系统为 16.67%,两者差异不显著(图 3c 和表 1)。 R_{Myc} 占自养呼吸的比值平均为 38.55%,范围为 4%~86%,森林生态系统为 38.57%,草地生态系统为 42.34%(图 3d)。

在 AM 和 ECM 两种菌根类型中, R_{Root}/R_T , $R_{Mic}/$

R_T , R_{Myc}/R_{Root} , $R_{Myc}/(R_{Myc}+R_{Root})$ 存在显著性差异 ($P<0.05$),其中 ECM 在 R_{Root}/R_T , R_{Mic}/R_T , R_{Myc}/R_{Root} , $R_{Myc}/(R_{Myc}+R_{Root})$ 上均显著高于 AM。在所有生态系统中 ECM 呼吸速率平均为 $0.38\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$, AM 呼吸速率平均为 $0.47\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$ (图 4a)。AM 对土壤呼吸的平均贡献率略高于 ECM,分别为 16.78% 和 16.73% (图 4b); ECM 在 R_{Myc}/R_{Root} , $R_{Myc}/(R_{Myc}+R_{Root})$ 中的比例则高于 AM (图 4c,4d)。土壤呼吸速率和微生物呼吸速率在森林中显著高于草地,而根系呼吸速率、菌根呼吸速率在森林与草地生态系统之间无显著性差异(表 2)。在森林生态系统中,ECM 呼吸和 AM 呼吸的平均速率分别为 $0.38\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$, $0.48\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$, 分别占土壤呼吸的 16.73%, 17.11%; 占自养呼吸的 38.17%, 38.85% (图 4e-4h)。在草地生态系

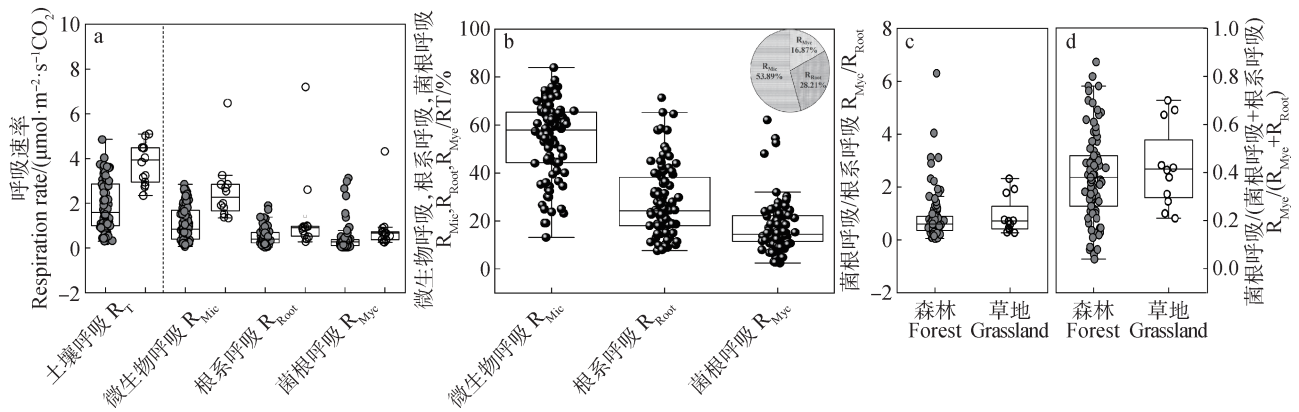


图3 (a)土壤呼吸(R_T)中不同组分的呼吸速率,(b) R_{Mic} , R_{Root} , R_{Myc} 在 R_T 中的比值,(c) R_{Myc} 与 R_{Root} 的比率,(d) R_{Myc} 在自养呼吸($R_{Myc}+R_{Root}$)中的占比

Fig. 3 (a) Respiration rates of various components within total soil respiration (R_T) in forest and grassland ecosystems. (b) Proportions of microbial respiration (R_{Mic}), root respiration (R_{Root}), and mycorrhizal respiration (R_{Myc}) in R_T . (c) The ratio of mycorrhizal respiration (R_{Myc}) to root respiration (R_{Root}). (d) the contribution of R_{Myc} to autotrophic respiration ($R_{Myc}+R_{Root}$).

注:(a) R_T :森林 $n=81$,草地 $n=14$; R_{Mic} :森林 $n=79$,草地 $n=12$; R_{Root} :森林 $n=77$,草地 $n=12$; R_{Myc} :森林 $n=86$,草地 $n=14$;(b) R_{Mic} : $n=92$; R_{Root} : $n=90$; R_{Myc} : $n=101$;(c) $R_{Myc}+R_{Root}$:森林 $n=87$,草地 $n=12$;(d) $R_{Myc}/(R_{Myc}+R_{Root})$:森林 $n=87$,草地 $n=12$ 。实心圆代表森林,空心圆代表草地
Note:(a) R_T : Forest $n=81$, Grassland $n=14$; R_{Mic} : Forest $n=79$, Grassland $n=12$; R_{Root} : Forest $n=77$, Grassland $n=12$; R_{Myc} : Forest $n=86$, Grassland $n=14$;(b) R_{Mic} : $n=92$; R_{Root} : $n=90$; R_{Myc} : $n=101$;(c) $R_{Myc}+R_{Root}$: forest $n=87$, Grassland $n=12$;(d) $R_{Myc}/(R_{Myc}+R_{Root})$: forest $n=87$, Grassland $n=12$. Solid circles represent forests, and open circles represent grasslands

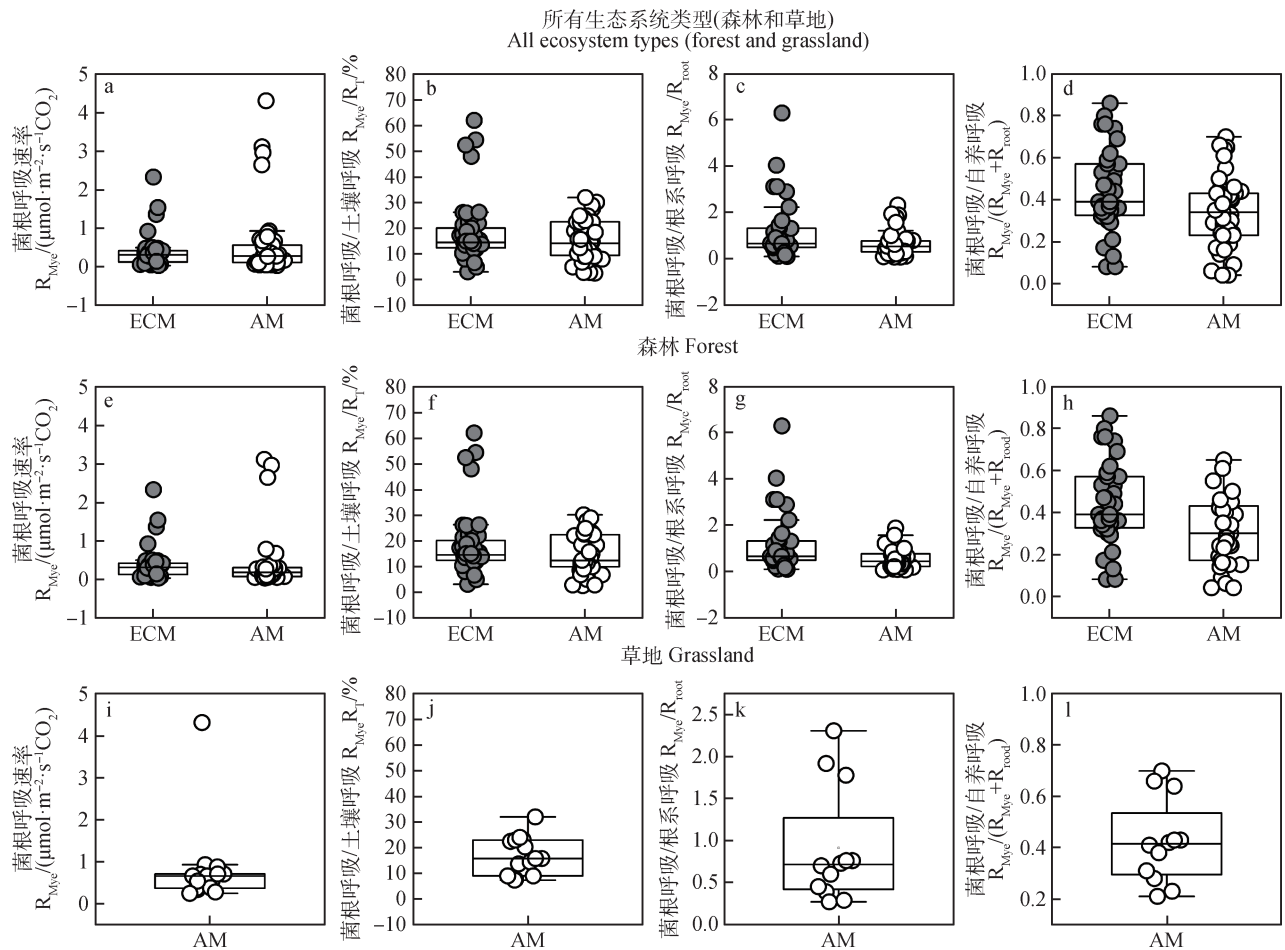


图4 外生菌根(ECM)和丛枝菌根(AM)在森林、草地生态系统中的菌根呼吸速率(R_{Myc})、菌根呼吸(R_{Myc})与土壤呼吸(R_T)的占比、 R_{Myc} 与根系呼吸(R_{Root})的比率以及 R_{Myc} 与自养呼吸($R_{Myc}+R_{Root}$)的比率

Fig. 4 The mycorrhizal respiration rate (R_{Myc}), the contribution of R_{Myc} to total soil respiration (R_T), the ratio of R_{Myc} to root respiration (R_{Root}), and the proportion of R_{Myc} in autotrophic respiration ($R_{Myc}+R_{Root}$) compared between ectomycorrhizal (ECM) and arbuscular mycorrhizal (AM) associations forest and grassland ecosystems

统中以 AM 主导,其平均呼吸速率为 $0.47 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;占土壤呼吸的 16.68%(图 4i-4j)。

2.2 土壤呼吸组分与生物、非生物因子的相关性

土壤呼吸、菌根呼吸、微生物呼吸、根系呼吸速率均与细根生物量呈正相关。菌根呼吸/自养呼吸

的比值与绝对纬度、土壤 pH 值呈正相关,与土壤总磷呈负相关(图 5)。

菌根呼吸速率与绝对经度(图 6b)、年均降雨量(图 6d)、土壤总氮呈负相关(图 7b)。菌根呼吸速率与土壤 pH 值正相关(图 7)。菌根呼吸/自养呼吸的比值分别与年均温、年均降雨量呈负相关(图 6g、图 6h)。

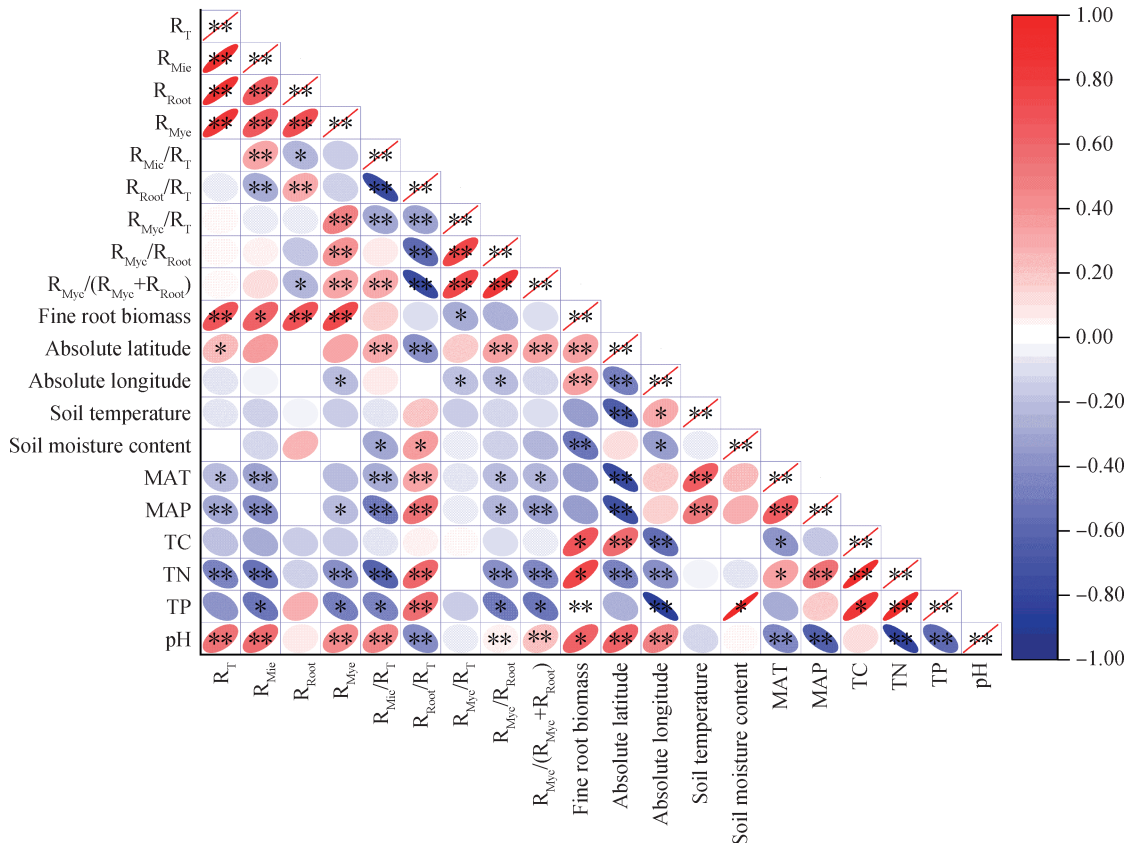


图 5 土壤呼吸各组分与生物、非生物因子的相关性

Fig. 5 Correlation of soil respiration components with biological and abiotic factors

注: $R_{\text{Myc}}/R_{\text{Root}}$, 菌根呼吸/根系呼吸; $R_{\text{Myc}}/(R_{\text{Root}} + R_{\text{Myc}})$, 菌根呼吸/自养呼吸; $R_{\text{Myc}}/R_{\text{T}}$, 菌根呼吸/土壤呼吸; $R_{\text{Mic}}/R_{\text{T}}$, 微生物呼吸/土壤呼吸; $R_{\text{Root}}/R_{\text{T}}$, 根系呼吸/土壤呼吸; MAP, 年均降雨量; MAT, 年均温; TC, 土壤总碳; TN, 土壤总氮; TP, 土壤总磷; 土壤 pH, Soil pH; $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$ **

Note: $R_{\text{Myc}}/R_{\text{Root}}$, Mycorrhizal respiration/root respiration; $R_{\text{Myc}}/(R_{\text{Root}} + R_{\text{Myc}})$, Mycorrhizal respiration/Autotrophic respiration; $R_{\text{Myc}}/R_{\text{T}}$, Mycorrhizal respiration/Soil respiration; $R_{\text{Mic}}/R_{\text{T}}$, Microbial respiration/Soil respiration; $R_{\text{Root}}/R_{\text{T}}$, Root respiration/Soil respiration; MAT, Mean annual temperature; MAP, Mean annual precipitation; TC, Soil total carbon; TN, Soil total nitrogen; TPm, Soil total phosphorus; Soil pH. $P \leq 0.05$, *, $P \leq 0.01$, **

3 讨论

基于全球数据整合分析发现菌根呼吸对土壤总呼吸的平均贡献率为 16.87%(2.48%~62.08%), 高于 Han 等^[20]菌根呼吸平均贡献率 15%(2%~48%), 表明菌根呼吸是土壤呼吸的重要组成部分。本研究揭示了土壤养分、土壤 pH、细根生物量等因子对菌根呼吸的调控作用, 以及菌根呼吸随绝对经度和降雨量的变化趋势, 拓展了对菌根呼吸空间分

布及其环境驱动机制的认识。

3.1 气候因子

菌根呼吸速率与绝对经度和年均降雨量均呈负相关, 表明在降水较多的地区, 菌根呼吸速率整体是减少的趋势; 然而, 菌根呼吸与绝对纬度和年均温不相关(图 5), 表示菌根呼吸速率在空间上并不完全受纬度或温度驱动, 可能受到区域的土壤性质或寄主植物碳供应等因子的影响。在土壤湿度

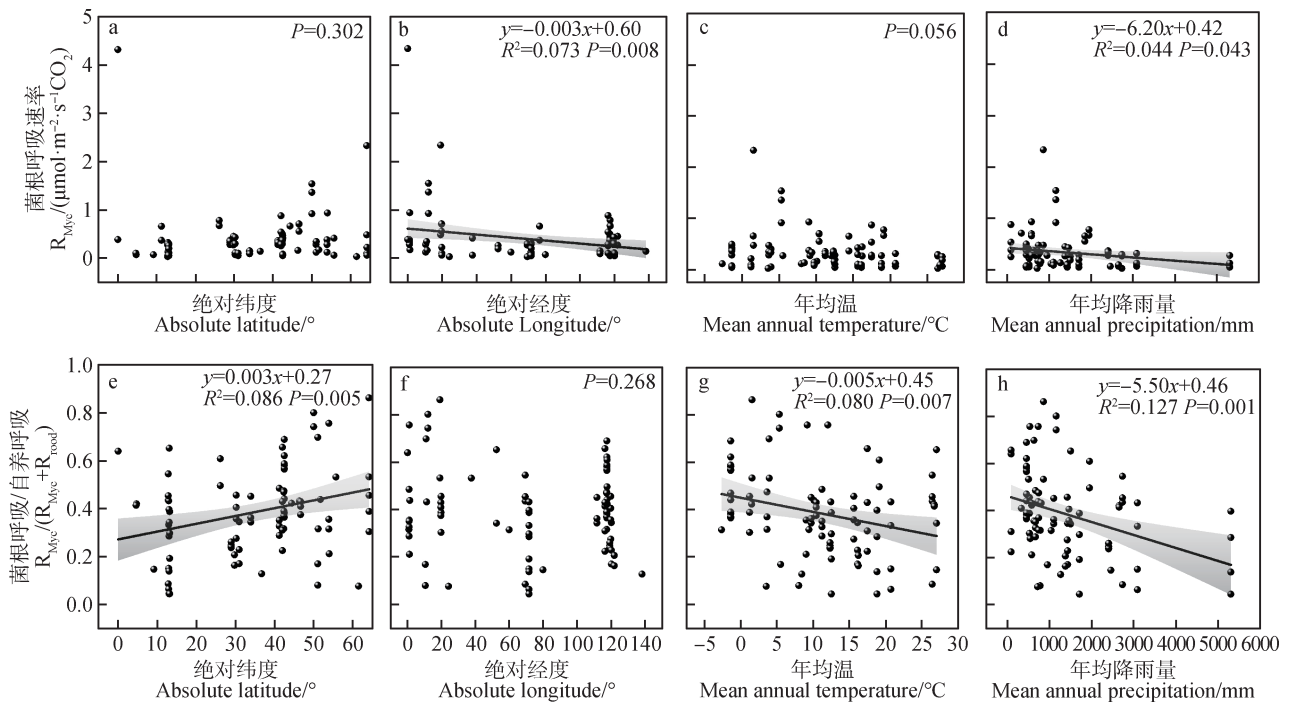


图6 菌根呼吸速率(R_{Myc})和菌根呼吸/自养呼吸($R_{Root}+R_{Myc}$)分别与绝对纬度、绝对经度、年均温和年均降雨量的相关性

Fig. 6 Relationships of mycorrhizal respiration rate (R_{Myc}) and the proportion of mycorrhizal respiration in autotrophic respiration

$R_{Myc}/(R_{Root}+R_{Myc})$ with absolute latitude, absolute longitude, mean annual temperature, and mean annual precipitation

注: 回归线周围的阴影区域代表了95%的置信区间, 下同

Note: The shaded area around the regression line represents the 95% confidence interval, the same applies below

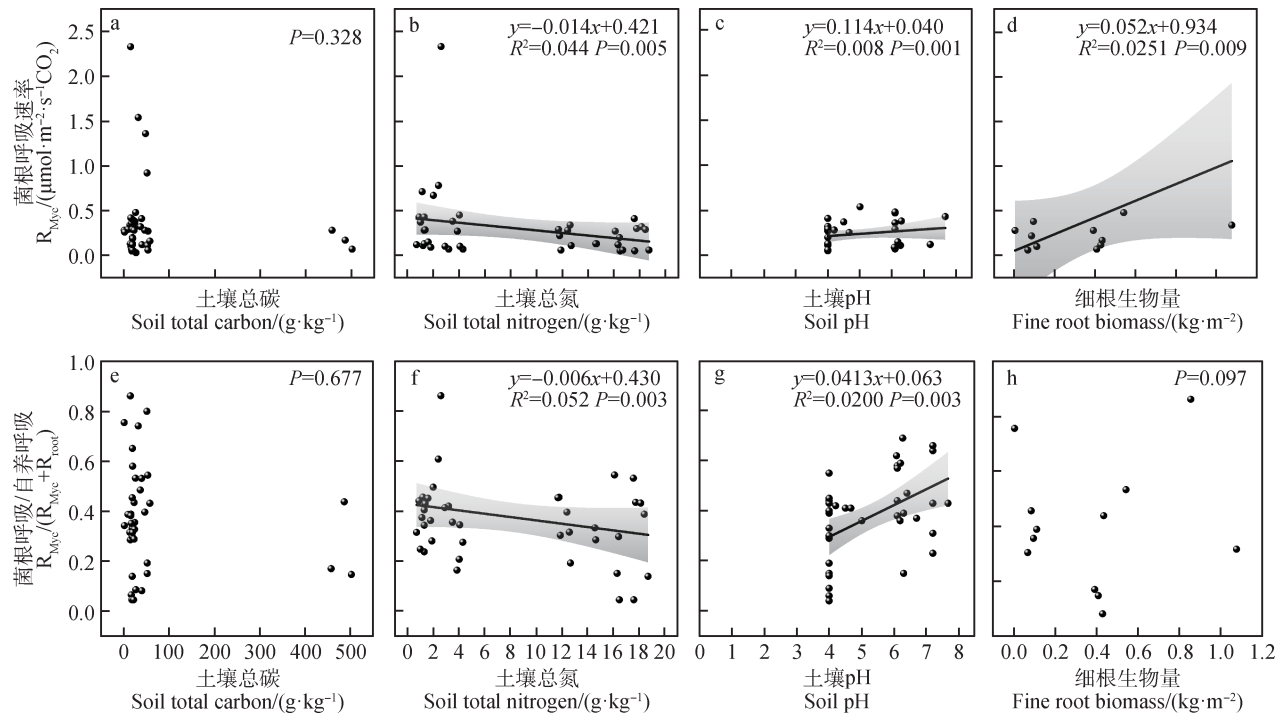


图7 菌根呼吸速率(R_{Myc})和菌根呼吸/自养呼吸($R_{Root}+R_{Myc}$)分别与土壤总碳、土壤总氮、土壤pH、细根生物量的相关性

Fig. 7 The correlations between mycorrhizal respiration rate (R_{Myc}) and autotrophic respiration ($R_{Root}+R_{Myc}$) and soil total carbon, soil total nitrogen, soil pH, and fine root biomass

方面,菌根呼吸对降雨引起的土壤湿度变化更为敏感,尤其是体积含水量过高可能限制土壤透气性,

从而抑制呼吸代谢。当土壤体积含水量(VWC)低于15%时,水分限制导致菌丝活性下降,AM呼吸

速率降低;当VWC超过30%时,缺氧环境限制土壤透气性,呼吸速率下降40%以上^[57]。在AM中表现可能更为明显,AM真菌广泛分布于低纬度、暖湿环境,对碳供应依赖度高,其代谢在过饱和土壤中易受限制^[58]。相比之下,ECM普遍分布于较高纬度和中低降雨量区域,具有较强的耐寒与耐旱能力,通常对湿度变化的敏感性较低。在土壤温度方面,Makita等^[54]发现,在落叶松林中,ECM呼吸对 R_T 的贡献率只有6%,但ECM呼吸速率随土壤温度的增加而上升,ECM的温度敏感性极高($Q_{10}=5.18$),几乎不受土壤湿度影响。在温带至寒带森林,尽管温度较低在2℃~10℃,但ECM呼吸依然活跃^[59]。然而,不同研究结果并不一致。Zeng等^[39]结果表明在温带针叶松林中,ECM呼吸变化主要受土壤含水量影响,但不受土壤温度影响。这表明ECM呼吸对环境因子的响应机制存在差异。

菌根呼吸在自养呼吸中的占比与年均温和年均降雨量负相关,而与绝对纬度正相关(图6),由于绝对纬度与年均温、年降雨量均呈负相关(图5),这表明在高纬度和寒冷干燥地区,植物更倾向于将有限的碳资源分配给菌根,以适应恶劣的生存环境,从而提高了菌根呼吸在自养呼吸中的占比^[60]。相反,在温暖湿润和低纬度地区,植物对菌根的依赖性减弱,向菌根分配的碳减少,导致菌根呼吸在自养呼吸中的占比降低^[22]。

3.2 土壤理化性质

研究表明,菌根呼吸速率、菌根呼吸/自养呼吸的比值分别与土壤总氮(TN)、土壤总磷(TP)负相关(图5),这可能是由于养分富集抑制了菌根共生。土壤养分有效性会直接影响植物养分获取策略。在高氮条件下,植物能够直接从土壤中获取氮素,减少与AM真菌的碳交换,进而降低AM呼吸^[61]。Johnson等^[62]在荒漠草原实验中发现施氮量100 kg·ha⁻¹·a⁻¹显著降低了AM真菌的根外菌丝长度密度和孢子体积,根外菌丝下降幅度约为25%~35%,AM活性受到抑制,菌根呼吸降低。Haselquist等^[26]结果表明在低氮添加水平(20 kg·ha⁻¹·a⁻¹)下,ECM真菌子实体的数量略高于对照组,进而促进了ECM呼吸和自养呼吸;而在高氮添加(100 kg·ha⁻¹·a⁻¹)条件下,ECM真菌的子实体几乎完全消失,导致ECM呼吸显著下降。植物更依赖于根系吸收氮,减少对菌根真菌的依赖性,使得菌根呼

吸下降^[63]。菌根呼吸/自养呼吸的比值随土壤总氮的增加而下降可能是由于氮输入增强了根系生长,抑制菌根共生。在中国北方地区进行了8年的田间控制试验,氮添加提高了38%的自养呼吸速率,促进了植物生长,而自养呼吸仅与细根生物量密切相关,从而增加了根呼吸^[41]。Zeng等^[39]在温带针叶林中发现,氮和磷添加显著提高了根呼吸速率,而对菌根呼吸和异养呼吸的影响相对较小。我们发现菌根呼吸速率、菌根呼吸/自养呼吸的比值随土壤总磷的增加而降低(图5)。这表明,在磷富集条件下,植物对菌根共生的依赖性下降,从而抑制了菌根呼吸对自养呼吸的贡献。Ji等^[64]的研究也支持这一观点,他们发现随着土壤磷含量的增加,植物对菌根真菌的碳分配减少,导致菌根真菌的定殖率下降。

菌根呼吸速率、菌根呼吸/自养呼吸的比值与土壤总碳不相关(图7),这可能与菌根真菌的碳源密切相关,其碳源来自植物光合作用而非土壤碳库。Heinemeyer等^[18]在草地生态系统研究中发现,根系和菌根的呼吸通量在整个测量期间相对稳定,且菌根呼吸对光照的响应较为显著,表明植物通过光合作用产生的碳分配给菌根真菌并影响其呼吸。

土壤pH也是影响菌根呼吸重要因子。菌根呼吸速率、菌根呼吸/自养呼吸比值与土壤pH值呈正相关(图7)。土壤pH通过调节菌丝生长与酶活性,对菌根的碳代谢过程具有显著调控作用^[65]。在偏酸性的土壤环境(pH<5.5)中,AM和ECM的活性通常受到限制,氢离子浓度过高可能抑制根外菌丝的延展及胞外酶活性,降低其碳吸收和代谢效率^[6,66]。随着土壤pH值趋近中性或微碱性(6.5~8.0),胞外酶活性增加,促进土壤养分释放,进而提升氮、磷等营养元素可利用性^[66],菌根真菌能够从宿主植物获取更多的碳源以维持自身代谢,因此表现为更高的菌根呼吸速率和在自养呼吸中更高的占比。

3.3 植物细根

细根是植物吸收水分和养分的主要器官,同时也是土壤有机质的重要来源。我们发现菌根呼吸速率与细根生物量正相关(图7)已有研究表明,细根生物量的增加显著提高了菌根的定殖程度,进而增加菌根呼吸速率^[63]。菌根呼吸速率与其定殖水平密切相关,Heinemeyer等^[44]发现,菌根呼吸对植

物光合产物非常敏感,在菌根定殖水平较高时,呼吸通量显著增加。Yan等^[49]在落叶松人工林中发现年细根生长量对菌根呼吸有促进作用。细根数量的增加为真菌提供了更多的定殖空间和接触表面积,还可诱导菌丝长度、密度及分枝程度的增加,促进菌根的扩展^[44, 67],从而影响菌根呼吸。

4 结论

菌根呼吸是土壤呼吸的重要组成部分,对土壤总呼吸和自养呼吸的平均贡献率为16.87%和38.55%。其中,AM呼吸平均贡献了16.78%(2.48%~32.00%),ECM呼吸平均贡献了16.73%(3.00%~54.47%),表明两类菌根在土壤呼吸中的贡献无差异显著。菌根呼吸主要受降水、土壤养分(氮、磷)、土壤pH与细根生物量的综合调控:降水与土壤氮磷含量升高会降低植物对菌根共生的依赖,进而抑制菌根呼吸,而土壤pH值升高和细根生物量增加则对其有促进作用。鉴于菌根真菌在土壤碳通量中具有重要调控作用,未来研究应加强在不同生态系统和不同环境条件下对菌根呼吸开展长期动态监测,并将其纳入土壤碳循环模型,深入揭示其在全球变化背景下对土壤碳循环的调控机制。

参考文献

- [1] SCHIMEL D S, HOUSE J I, HIBBARD K A, et al. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems[J]. *Nature*, 2001, 414(6860): 169-172
- [2] 石兆勇, 张晓峰, 王发园. 菌根真菌对土壤呼吸的影响[J]. *生态环境学报*, 2010, 19(1): 233-238
SHI Z Y, ZHANG X F, WANG F Y. Influence of mycorrhizal fungi on soil respiration[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, 19(1): 233-238
- [3] BOND-LAMBERTY B, BAILEY V L, CHEN M, et al. Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades[J]. *Nature*, 2018, 560(7716): 80-83
- [4] 张新杰, 韩国栋, 丁海君, 等. 短花针茅荒漠草原不同载畜率的土壤呼吸与植物地下生物量的关系[J]. *草地学报*, 2015, 23(3): 483-488
ZHANG X J, HAN G D, DING H J, et al. Relationship between soil respiration and plant belowground biomass under different stocking rates in *Stipa breviflora* desert steppe[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2015, 23(3): 483-488
- [5] 董敦晓, 薄元超, 张晓琳, 等. 农牧交错带半干旱草地生态系统土壤呼吸对短期不同放牧强度的响应[J]. *草地学报*, 2019, 27(1): 53-62
DONG X X, BO Y C, ZHANG X L, et al. Response of ecosystem soil respiration in semi-arid grassland to short-term grazing intensity in Agro-pastoral ecotone[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(1): 53-62
- [6] RUSTAD L E, HUNTINGTON T G, BOONE R D. Controls on soil respiration: implications for climate change[J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 1-6
- [7] SCHLESINGER W H, ANDREWS J A. Soil respiration and the global carbon cycle[J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 7-20
- [8] RAICH J W, POTTER C S, BHAGAWATI D. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94[J]. *Global Change Biology*, 2002, 8(8): 800-812
- [9] CHAPIN F S III, MATSON P A, VITOUSEK P M. Principles of terrestrial ecosystem ecology[M]. New York, NY: Springer New York, 2011
- [10] BRUNDRETT M C, TEDERSOO L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity[J]. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1108-1115
- [11] SOUDZILOVSKAIA N A, VAN BODEGOM P M, TERRER C, et al. Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 5077
- [12] JOHNSON D, LEAKE J R, OSTLE N, et al. *In situ* ¹³CO₂ pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil[J]. *New Phytologist*, 2002, 153(2): 327-334
- [13] 骆亦其, 周旭辉. 土壤呼吸与环境[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 40-50
LUO Y Q, ZHOU X H. Soil Respiration and the Environment. [M]. Beijing. Higher Education Press, 2006: 40-50
- [14] ZHOU L Y, ZHOU X H, ZHANG B C, et al. Different responses of soil respiration and its components to nitrogen addition among biomes: a meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(7): 2332-2343
- [15] NOTTINGHAM A T, TURNER B L, WINTER K, et al. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest[J]. *New Phytologist*, 2010, 186(4): 957-967
- [16] ZHENG X, AN Z F, CAO M M, et al. Arbuscular mycorrhizal hyphal respiration makes a large contribution to soil respiration in a subtropical forest under various N input rates[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 852: 158309
- [17] MOYANO F E, KUTSCH W L, REBMANN C. Soil respiration fluxes in relation to photosynthetic activity in broad-leaf and needle-leaf forest stands[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(1): 135-143
- [18] HEINEMEYER A, TORTORELLA D, PETROVIČOVÁ B, et al. Partitioning of soil CO₂ flux components in a temperate grassland ecosystem[J]. *European Journal of Soil Science*, 2012, 63(2): 249-260
- [19] TIRUVAIMOZHI Y V, SANKARAN M. Soil respiration in a tropical montane grassland ecosystem is largely heterotroph-driven and increases under simulated warming[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 276/277: 107619

- [20] HAN M G, FENG J G, CHEN Y, et al. Mycorrhizal mycelial respiration: A substantial component of soil respired CO₂ [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2021(163):108454
- [21] MOYANO F, KUTSCH W, SCHULZE E. Response of mycorrhizal, rhizosphere and soil basal respiration to temperature and photosynthesis in a barley field [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(4):843-853
- [22] HEINEMEYER A, HARTLEY I P, EVANS S P, et al. Forest soil CO₂ flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas [J]. Global Change Biology, 2007, 13(8):1786-1797
- [23] FENN K M, MALHI Y, MORECROFT M D. Soil CO₂ efflux in a temperate deciduous forest: environmental drivers and component contributions [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(10):1685-1693
- [24] SUBKE J A, VOKE N R, LERONNI V, et al. Dynamics and pathways of autotrophic and heterotrophic soil CO₂ efflux revealed by forest girdling [J]. Journal of Ecology, 2011, 99(1):186-193
- [25] FISHER J B, MALHI Y, TORRES I C, et al. Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3 000 m elevation gradient in the Peruvian *Andes* [J]. Oecologia, 2013, 172(3):889-902
- [26] HASSELQUIST N J, METCALFE D B, HÖGBERG P. Contrasting effects of low and high nitrogen additions on soil CO₂ flux components and ectomycorrhizal fungal sporocarp production in a boreal forest [J]. Global Change Biology, 2012, 18(12):3596-3605
- [27] BALOGH J, PAPP M, PINTÉR K, et al. Autotrophic component of soil respiration is repressed by drought more than the heterotrophic one in dry grasslands [J]. Biogeosciences, 2016, 13(18):5171-5182
- [28] HEINEMEYER A, WILKINSON M, VARGAS R, et al. Exploring the “overflow tap” theory: linking forest soil CO₂ fluxes and individual mycorrhizosphere components to photosynthesis [J]. Biogeosciences, 2012, 9(1):79-95
- [29] TOMÈ E, VENTURA M, FOLEGOT S, et al. Mycorrhizal contribution to soil respiration in an apple orchard [J]. Applied Soil Ecology, 2016, 101:165-173
- [30] VALLACK H W, LERONNI V, METCALFE D B, et al. Application of nitrogen fertilizer to a boreal pine forest has a negative impact on the respiration of ectomycorrhizal hyphae [J]. Plant and Soil, 2012, 352(1):405-417
- [31] METCALFE D B, ROCHA W, BALCH J K, et al. Impacts of fire on sources of soil CO₂ efflux in a dry Amazon rain forest [J]. Global Change Biology, 2018, 24(8):3629-3641
- [32] MATVIENKO A I, MAKAROV M I, MENYAILO O V. Biological sources of soil CO₂ under *Larix sibirica* and *Pinus sylvestris* [J]. Russian Journal of Ecology, 2014, 45(3):174-180
- [33] PAPP M, FÓTI S, NAGY Z, et al. Rhizospheric, mycorrhizal and heterotrophic respiration in dry grasslands [J]. European Journal of Soil Biology, 2018(85):43-52
- [34] NEUMANN J, MATZNER E. Contribution of newly grown extramatrical ectomycorrhizal *Mycelium* and fine roots to soil respiration in a young Norway spruce site [J]. Plant and Soil, 2014, 378(1):73-82
- [35] LI W J, CHEN S P, ZHANG B W, et al. Partitioning of soil respiration components and evaluating the mycorrhizal contribution to soil respiration in a semiarid grassland [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(8):850-862
- [36] BARBA J, CURIEL YUSTE J, POYATOS R, et al. Strong resilience of soil respiration components to drought-induced die-off resulting in forest secondary succession [J]. Oecologia, 2016, 182(1):27-41
- [37] BALOGH J, FÓTI S, PAPP M, et al. Separating the effects of temperature and carbon allocation on the diel pattern of soil respiration in the different phenological stages in dry grasslands [J]. PLoS One, 2019, 14(10):e0223247
- [38] SUBKE J A, MOODY C S, HILL T C, et al. Rhizosphere activity and atmospheric methane concentrations drive variations of methane fluxes in a temperate forest soil [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018(116):323-332
- [39] ZENG W J, ZHANG J Y, WANG W. Strong root respiration response to nitrogen and phosphorus addition in nitrogen-limited temperate forests [J]. Science of the Total Environment, 2018(642):646-655
- [40] RIUTTA T, KHO L K, TEH Y A, et al. Major and persistent shifts in below-ground carbon dynamics and soil respiration following logging in tropical forests [J]. Global Change Biology, 2021, 27(10):2225-2240
- [41] CHEN F, YAN G Y, XING Y J, et al. Effects of N addition and precipitation reduction on soil respiration and its components in a temperate forest [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2019(271):336-345
- [42] 葛江飞. 集约经营毛竹林丛枝菌根真菌对土壤微生物群落及其功能的影响 [D]. 杭州:浙江农林大学, 2020:40-45
- GE J F. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on soil microbial community and function in intensively managed moso bamboo forests [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2020:40-45
- [43] ZENG W J, ZHANG J Y, DONG L Z, et al. Nonlinear responses of total belowground carbon flux and its components to increased nitrogen availability in temperate forests [J]. Science of the Total Environment, 2020(715):136954
- [44] HEINEMEYER A, INESON P, OSTLE N, et al. Respiration of the external *Mycelium* in the arbuscular mycorrhizal symbiosis shows strong dependence on recent photosynthates and acclimation to temperature [J]. New Phytologist, 2006, 171(1):159-170
- [45] RYHTI K, KULMALA L, PUMPANEN J, et al. Partitioning of forest floor CO₂ emissions reveals the belowground interactions between different plant groups in a Scots pine stand in southern Finland [J]. Agricultural and Forest Meteorology,

- 2021(297):108266
- [46] SHI Z, WANG F, LIU Y. Response of soil respiration under different mycorrhizal strategies to precipitation and temperature. [J]. Journal of soil science and plant nutrition, 2012, 12(3): 411-420
- [47] GUI W Y, REN H Y, LIU N, et al. Plant functional group influences arbuscular mycorrhizal fungal abundance and hyphal contribution to soil CO₂ efflux in temperate grasslands [J]. Plant and Soil, 2018, 432(1):157-170
- [48] JIN W H, TU J Y, WU Q F, et al. Moso bamboo expansion decreased soil heterotrophic respiration but increased arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a subtropical broadleaved forest[J]. Forest Ecosystems, 2023(10):100116
- [49] YAN T, QU T T, SONG H H, et al. Ectomycorrhizal fungi respiration quantification and drivers in three differently-aged larch plantations [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2019(265):245-251
- [50] LIU R Q, HE Y H, ZHOU G Y, 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
- [51] DE LUCA G, PAPP M, FÓTI S, et al. Mycorrhizal fungi respiration dynamics in relation to gross primary production in a Hungarian dry grassland [J]. Plant and Soil, 2024, 502(1): 449-466
- [52] HAGENBO A, HADDEN D, CLEMMENSEN K E, et al. Carbon use efficiency of mycorrhizal fungal *Mycelium* increases during the growing season but decreases with forest age across a *Pinus sylvestris* chronosequence [J]. Journal of Ecology, 2019, 107(6):2808-2822
- [53] YUE P, CUI X Q, ZUO X A, et al. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to ecosystem respiration and methane flux in an ephemeral plants-dominated desert [J]. Land Degradation & Development, 2021, 32(4):1844-1853
- [54] MAKITA N, FUJIMOTO R, TAMURA A. The contribution of roots, mycorrhizal hyphae, and soil free-living microbes to soil respiration and its temperature sensitivity in a larch forest [J]. Forests, 2021, 12(10):1410
- [55] XIA Y, TURNER B L, LI Y Q, et al. Phosphorus addition enhances heterotrophic respiration but reduces root respiration in a subtropical plantation forest [J]. Science of the Total Environment, 2024(934):173158
- [56] 刘燕英. 菌根在植物群落土壤 CO₂ 排放过程中的作用研究 [D]. 洛阳:河南科技大学, 2012:12-15
- LIU Y Y. Study on the role of mycorrhizae in soil CO₂ emission process of plant communities [D]. Luoyang: Henan University of Science and Technology, 2012:12-15
- [57] HAWKES C V, KIVLIN S N, ROCCA J D, et al. Fungal community responses to precipitation [J]. Global Change Biology, 2011, 17(4):1637-1645
- [58] AUGÉ R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. Mycorrhiza, 2001, 11(1):3-42
- [59] CLEMMENSEN K E, BAHR A, OVASKAINEN O, et al. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest [J]. Science, 2013, 339(6127):1615-1618
- [60] PHILLIPS R P, BRZOSTEK E, MIDGLEY M G. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests [J]. New Phytologist, 2013, 199(1):41-51
- [61] JOHNSON N C, WILSON G W T, WILSON J A, et al. Mycorrhizal phenotypes and the law of the minimum [J]. New Phytologist, 2015, 205(4):1473-1484
- [62] JOHNSON N C, ROWLAND D L, CORKIDI L, et al. Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands [J]. Ecology, 2003, 84(7):1895-1908
- [63] TRESEDER K K. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies [J]. New Phytologist, 2004, 164(2):347-355
- [64] JI B M, BEVER J D. Plant preferential allocation and fungal reward decline with soil phosphorus: implications for mycorrhizal mutualism [J]. Ecosphere, 2016, 7(5):e01256
- [65] VAN AARLE I M, OLSSON P A, SÖDERSTRÖM B. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to the substrate pH of their extraradical *Mycelium* by altered growth and root colonization [J]. New Phytologist, 2002, 155(1):173-182
- [66] CLARK R B, ZETO S K. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants [J]. Journal of Plant Nutrition, 2000, 23(7): 867-902
- [67] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis [M]. 3rd ed. London: Academic press, 2008:118-125

(责任编辑 彭露茜)