

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第6期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.06.001

论文标题： 针阔混交林对人工林土壤微生物特征影响的研究进展

作　　者： 方 晰，陈柯时，李文隽，等

收稿日期： 2026-02-04

引文格式： 方晰,陈柯时,李文隽,等.针阔混交林对人工林土壤微生物特征影响的研究进展[J].中南林业科技大学学报,2026,46(6):1-17.

FANG X, CHEN K S, LI W J, et al. Advances in the effects of mixed coniferous and broad-leaved forests on soil microbial characteristics[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(6):1-17.

相关论文推荐

Recommended articles

森林生态系统多功能性及经营优化途径

Forest ecosystem multifunctionality and optimizing management pathway

土壤微食物网与森林土壤固碳的进展与思考

Research advance and reflection on soil micro-food webs and soil carbon sequestration in forests

地下因子驱动的人工混交林生产力提高机制

Productivity improvement mechanism of mixed forest plantations driven by underground factors

凋落物添加对不同龄级杉木林土壤养分与微生物特性的影响

Effects of litter additions on the soil nutrients and microbial properties in *Cunninghamia lanceolata* plantations of different stand ages

土壤微生物对4种森林类型植物多样性形成的影响

Effects of soil microorganisms on plant diversity formation of four forest types

湘西地区珍稀树木根际微生物群落结构及土壤理化性质研究

Study on rhizosphere microbial community structure and soil physical and chemical properties of rare trees in Xiangxi region

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.06.001
http: //qks.csuft.edu.cn

针阔混交林对人工林土壤微生物特征影响的研究进展

方　晰[1, 2]，陈柯时[1]，李文隽[1]，黄文君[1]
（1. 中南林业科技大学 生态环境学院，湖南 长沙 410004；
2. 湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站，湖南 会同 438107）

摘　要：土壤微生物是驱动森林生态系统生物地球化学循环的引擎。为应对针叶树种人工纯林经营带来的土壤退化等生态问题，发展针阔混交林已成为提升人工林生态系统功能的关键途径，但针阔混交林如何影响土壤微生物群落构建，其内在机制仍缺乏系统梳理。为此，本文以地上 / 地下差异化资源输入 - 土壤生境筛选 - 微生物群落响应 - 生态系统功能输出为主线，综述了针阔混交林影响人工林土壤微生物特征的研究进展。重点阐释了 3 个方面的内容：1）混交林通过凋落物数量、质量及混合分解的非加性效应，结合根际过程（根系空间互补、分泌物互作、菌根真菌网络连接），形成的差异化资源输入途径；2）差异化输入如何改善土壤物理结构、调控化学环境（如 pH、养分有效性、氧化还原状况），进而施加特异性的环境筛选压力；3）土壤微生物在生物量扩增、胞外酶活性重分配、群落结构重组及互作网络复杂化方面的响应规律。在此基础上，突出了混交林林分结构与树种多样性对上述过程的放大作用，指出现有研究在机制解析（如化感作用、群落构建规则）、时空动态及系统整合方面的不足，提出未来研究应结合多组学、同位素示踪、长期定位观测与过程模型，构建基于植物功能性状的微生物功能预测框架，为发展面向碳汇提升和地力维持的针阔混交林精准经营提供理论依据。

关键词：针阔混交林；差异化资源输入；生境筛选；根际互作；共同真菌网络；微生物多样性
中图分类号：S718.52^{+}1.3　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)06-0001-17

Advances in the effects of mixed coniferous and broad-leaved forests on soil microbial characteristics

FANG Xi[1,2], CHEN Keshi[1], LI Wenjun[1], HUANG Wenjun[1]

(1. School of Ecology and Environment, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, Hunan, China;
2. Huitong National Field Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Huitong 438107, Hunan, China)

Abstract: Soil microorganisms serve as pivotal biogeochemical engines in forest ecosystems. In response to ecological challenges, particularly soil degradation associated with intensive management of pure coniferous plantations, the transition toward mixed coniferous–broadleaved forests has emerged as a strategic approach to enhance the functional integrity and resilience of artificial forest ecosystems. However, the mechanisms by which such mixed forests influence soil microbial community assembly remain insufficiently synthesized. This review adopts a mechanistic framework centered on differential above- and belowground resource inputs, soil habitat filtering, microbial community responses, and downstream ecosystem functional outcomes. We critically synthesized recent advances regarding how mixed coniferous-broadleaved forests shape the composition, structure, and functioning of forest soil microbial communities. Specifically, we addressed: 1) non-additive effects arising from interspecific differences in litter quantity and quality, decomposition dynamics, and root-zone processes, including spatial complementarity of root systems, rhizodeposition-mediated biochemical interactions, and mycorrhizal network connectivity, which collectively generate heterogeneous resource input pathways; 2) how these differentiated inputs improve soil physical architecture (e.g., aggregation, porosity) and modulate chemical conditions (e.g., pH, nutrient availability, redox status), thereby imposing selective environmental filtering pressures on microbial taxa; 3) corresponding microbial responses, including shifts in total biomass, spatial redistribution of extracellular enzyme activities, restructuring of taxonomic

收稿日期（Received）：2026-02-04　　**修订日期**（Revised）：2026-05-14
基金项目：国家自然科学基金项目（U23A20154）。
第一作者：方晰（fangxizhang@sina.com），教授，博士，博士研究生导师。
引文格式：方晰 , 陈柯时 , 李文隽 , 等 . 针阔混交林对人工林土壤微生物特征影响的研究进展 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(6):1-17.
FANG X, CHEN K S, LI W J, et al. Advances in the effects of mixed coniferous and broad-leaved forests on soil microbial characteristics[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(6):1-17.

and functional community composition, and increased complexity of interspecific interaction networks. Furthermore, we emphasized how mixed stand structural complexity and tree species diversity amplify these cascading effects. Finally, we identified critical knowledge gaps in current research, particularly concerning underlying biological mechanisms (e.g., allelopathic interactions, deterministic versus stochastic community assembly rules), temporal and spatial scaling of microbial responses, and integration across hierarchical ecological levels. We proposed that future progress hinges on synergistic integration of multi-omics approaches, stable isotope probing, long-term in situ monitoring, and process-based modeling—ultimately enabling the development of a predictive framework linking plant functional traits to microbial functional attributes. Such a framework would provide a robust scientific foundation for precision-oriented management of mixed coniferous–broadleaved forests aimed at enhancing carbon sequestration and sustaining soil fertility.

Keywords: mixed coniferous–broadleaved forest; diversified resource input; habitat screening; rhizosphere interaction; common fungal networks; microbial diversity

森林是陆地生态系统的主体，在维持碳平衡、保育生物多样性等关键生态系统服务中发挥着不可替代的作用。土壤作为连接地上植被与地下生态过程的界面，其健康状况直接决定森林生态系统的可持续性 [1]。土壤微生物则是有机质分解、养分转化与输送等生物地球化学循环过程的引擎，也是森林生态系统多功能性的生物学基础 [2]。深入解析针阔混交林 - 土壤 - 微生物之间的关系，既是理解森林生态系统功能的理论需要，也对森林可持续经营具有重要实践指导意义。在我国亚热带地区，马尾松 *Pinus massoniana*、杉木 *Cunninghamia lanceolata* 等针叶树种人工林分布广泛。这些林分在保障木材供给的同时，因树种组成单一、长期经营导致土壤酸化、地力衰退、微生物群落失衡及生态系统韧性下降等生态问题 [3-4]，凸显了传统纯林经营模式在可持续性上面临的挑战。当前一个亟待回答的科学问题是：不同树种组成（纯林或混交林）究竟通过哪些途径和机制影响土壤微生物群落的构建过程，并调控其功能输出？ [5]

营造针阔混交林被普遍认为是增强针叶人工林林分稳定性、改善土壤质量、提升生态系统服务功能和实现可持续经营的有效途径 [6-7]。其核心生态学逻辑在于：不同树种混交后，通过凋落物和地下根际过程的差异化输入，形成资源异质性更高、生态位分化更明显的土壤理化环境，从而对微生物群落产生选择性塑造，最终推动生态系统生物地球化学循环向更高效、更稳定的方向演进 [8]。近年来的研究积累了丰富证据，表明混交林能够优化地下生态过程并提升生态系统功能，也从不同角度揭示了混交林相对于纯林的优势及内在机制 [5-6,9-10]。然而，在完整揭示混交林影响地下过程的链条方面仍有明显不足。对于不同功能性状的树种混交后，差异化的凋落物和根际过程如何改变土壤理化性质，并进一步驱动土壤微生物群落构建与功能演替 [11-13]，其关键机制尚不清晰。

基于此，本研究以“地上 / 地下资源差异输入 - 土壤理化生境改变（生境筛选压力）- 微生物群落响应 - 生态系统功能输出”为主线（图 1），梳理国内外研究进展，重点突出三个环节：1）差异化输入的来源，包括凋落物混合效应、根际交互作用、菌根网络连接以及林分结构与生物多样性的放大作用；2）生境筛选的核心指标，包括团聚体、pH、C/N 和养分有效性；3）微生物响应的表现。以期为我国人工林近自然化经营、土壤地力维持与生态系统多功能性提升提供土壤微生物学理论依据。

1 资源输入的途径及其差异性

与纯林相比，混交林通过不同树种的组合引入异质性的生物地球化学输入。这种输入主要通过地上凋落物归还和地下根际过程两条途径实现，二者共同驱动土壤理化性质的变化以及微生物群落的构建与演变（图 1）[14-15]。

1.1 凋落物输入的数量、质量及其多样性效应

凋落物是连接地上植被与地下生态过程的关键载体，其输入数量、质量和多样性决定了土壤微生物可利用的资源基础，调节有机质分解和养分循环的路径与效率，进而影响土壤生物多样性和群落结构 [16]。国内外关于混交林凋落物数量、质量及其多样性已有不少报道，但比较混交林与对应纯林差异的研究相对较少。表 1 梳理了国内主要人工混交林与对应纯林之间差异的研究结果。

1.1.1 混交林凋落物数量与基质多样性增加，促进资源输入扩容和异质性提高

混交林通常具有更高的年凋落物量和更丰富的凋落物组分类型 [13-14]。研究表明，马尾松林下补植阔叶树种进行近自然改造后形成的针阔混交林，年凋落物量较马尾松纯林提高 79% ～ 134%[17]；中龄期的马尾松 - 檫木 *Sassafras tzumu*- 杉木混交林也高于近熟期的杉木纯林 [18]；成熟的马尾松 - 红锥 *Castanopsis hystrix* 混交林年凋落物量显著高

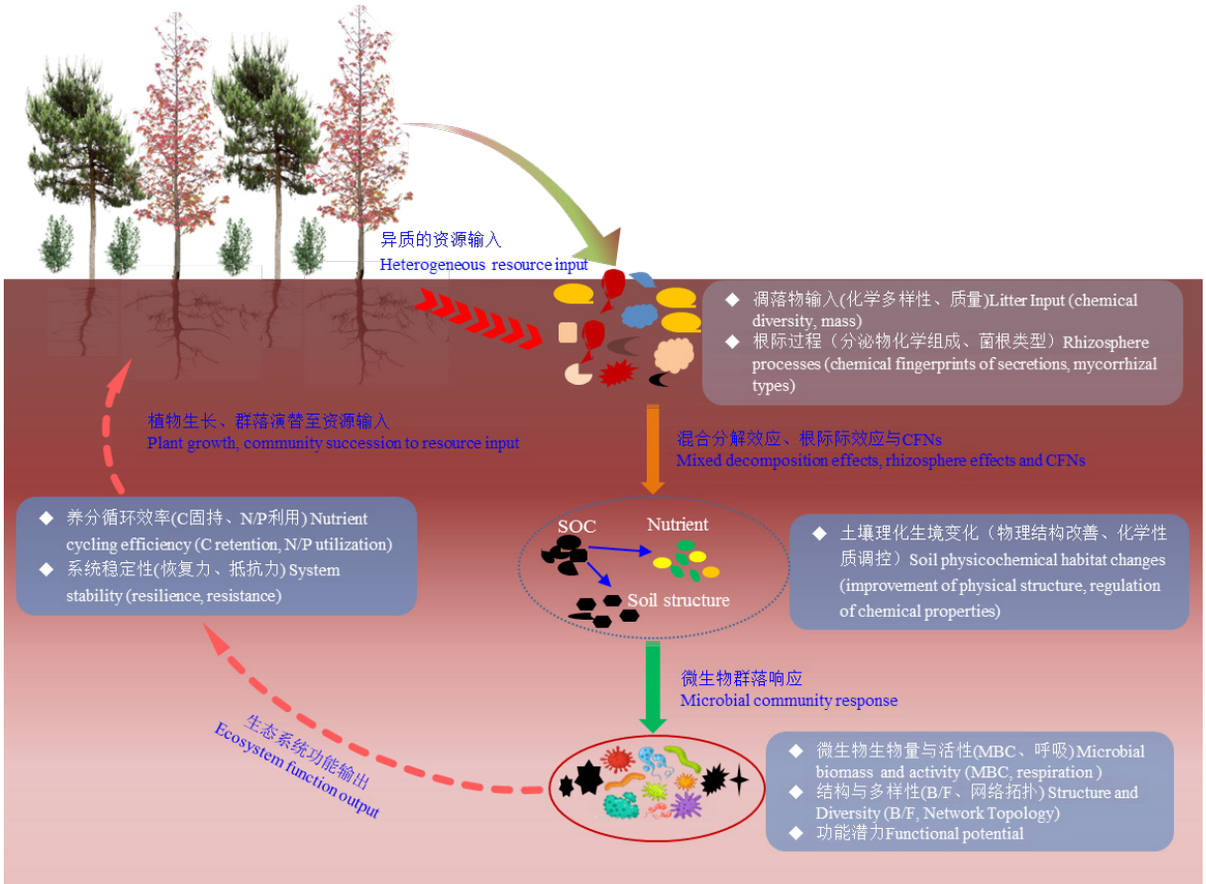


图 1　混交林对土壤微生物特征影响机制的概念框架

Fig. 1　Conceptual framework of the mechanisms by which mixed forests affect soil microbial characteristics

表 1　国内主要人工混交林凋落物数量和质量 †

Table 1　Effects of litter quantity and quality in major mixed plantations in China's subtropical region

地区 Area	混交林类型 Mixed forest type	年凋落物量 Annual litterfall /(t·hm^{-2}·a^{-1})			凋落物化学质量变化（相较于针叶纯林） Changes in litter chemical quality (Compared to pure coniferous forests)	文献 Reference
		混交林	针叶纯林	阔叶纯林		
福建 Fujian	马尾松 - 阔叶树混交林	6.15 ～ 8.04	3.44	—	C/N 显著降低，N 年归还量提高	[17]
贵州 Guizhou	马尾松 - 檫木 - 杉木混交林	4.23	3.38	—	—	[18]
广西 Guangxi	马尾松 - 红锥混交林	6.94 ～ 8.88	6.57 ～ 8.14	—	N 含量随林龄增加，C/P、C/N 低于纯林	[19]
湖南 Hunan	马尾松 - 香樟混交林	4.30	3.41	3.26	凋落叶、枝 C/N 分别从 83.5 和 99.5（纯林）降至 41.5 和 68.5（混交林）	[20-21]
福建 Fujian	马尾松 - 火力楠混交林	6.28	5.65	6.67	凋落物 N、P 年积累量均高于两种纯林	[22]
福建 Fujian	杉木 - 木荷混交林	4.29	2.47	4.17	各组分碳含量介于两种纯林之间	[23]
福建 Fujian	杉木 - 观光木混交林	5.942	5.668	—	凋落物 N 含量（8.17 g/kg）高于杉木纯林 (6.55 g/kg)	[24-25]
福建 Fujian	杉木 - 乳源木莲混交林	4.00	1.27	—	—	[26]
贵州 Guizhou	柳杉 - 杉木混交林	7.55	4.21	—	—	[18]
北京 Beijing	油松 - 栓皮栎混交林	2.36	2.12	3.47	—	[27]
河南 Henan	马尾松 - 栎类混交林	8.15	7.73	8.43	—	[28]
广东 Guangdong	马尾松针阔混交林	8.50	3.31	8.28	—	[29]
东北 Northeast China	东北针阔混交林	3.50 ～ 4.52	1.97 ～ 2.50	1.98 ～ 3.73	—	[30]

† “—” 表示文献中未明确报道相关数据。

“—” indicates that relevant data were not explicitly reported in the literature.

于相应纯林，且正向混交效应主要存在于 25 年生的近熟林和 36 年生的成熟林 [19]。杉木 - 木荷 *Schima superba* 混交林年均凋落物量显著高于杉木纯林，也高于木荷纯林 [23]。此外，中龄期柳杉 *Cryptomeria fortunei*- 杉木混交林的凋落物量显著高于成熟期杉木纯林 [18]。这种增长源于混交林中

不同树冠结构的空间互补利用，以及不同树种在物候、生活史和资源利用策略上的生态位分化。这些因素增强了树种间的互补效应，使林分能更充分地利用光、水、养分等资源，进而驱动凋落物量的增加 [20,27-28,31]。更重要的是，混交林凋落物中混合了针叶、阔叶、树皮和枝条等在物理结构和化学组成上各异的组分 [18]，显著提升了资源基质的异质性 [20]，为从专性到泛性的各类分解者提供了更宽的生态位谱，有助于形成更复杂的分解者食物网和更丰富的功能多样性。

1.1.2 凋落物化学质量是调控分解路径与养分释放的关键

凋落物的化学质量常用 C/N、木质素 /N 等指标表征，是决定其分解速率和关联微生物类群的关键因素，混交林通过引入高质量（低 C/N）的凋落物能有效调节凋落物的化学计量比。相关研究表明，马尾松与阔叶树种混交后凋落物的 C/N、C/P 和 N/P 显著降低，N 的年归还量更高，意味着具有更快的潜在分解速率和更强的养分释放能力 [17,19-25]。针叶树种凋落物一般 C/N 高、木质素含量丰富，分解缓慢，有利于富集能降解复杂有机物的真菌群落（如白腐真菌），并常伴随土壤酸化过程 [32-33]；而阔叶树种凋落物 C/N 较低，富含易降解碳水化合物，能快速激发细菌生长，促进养分矿化 [33-34]。因此，混交林中高质量凋落物的输入可能使分解的主导路径从真菌主导的慢循环转向细菌主导的快循环，从而改变生态系统养分的释放格局 [35]。

1.1.3 混合凋落物的非加性效应及其生态学意义

混交林凋落物分解的一个重要特征是混合分解效应，即混合凋落物的分解速率不等于组成树种凋落物单独分解速率的简单加权平均，常表现为协同促进或拮抗抑制的非加性效应 [34-37]。一项大规模 Meta 分析结果表明，超过 76% 的混合凋落物分解研究观测到了显著的非加性效应，且以协同促进为主 [38]。其驱动机制主要包括：1）养分转移，即高质量凋落物分解释放的养分（如 N）向邻近的低质量凋落物扩散，促进后者分解；2）微生物群落协同，即混合凋落物支撑了更多样的分解者类群及其协同作用；3）微环境改良，即不同物理性状的凋落物在持水、透气等方面形成互补，改善了分解微环境的水热条件 [36,38-39]。理解和利用这种混合分解效应，可以通过树种配置来主动调控凋落物分解速率和土壤有机质动态，对于定向管理生态系统生物地球化学循环具有重要的实践意义 [40]。

1.2 地下根际过程的特异性与功能互补

地下根际过程是混交林驱动土壤理化性质变化的另一重要途径。与纯林不同，混交林中不同树种的根系在空间分布、化学组成和生物学特性上形成互补与协同关系 [41-42]。在纯林中，根际效应主要表现为单一树种根系对其根际微域土壤性质及微生物群落的塑造。而在混交林中，不同树种根系毗邻共存，通过物理接触、化学物质扩散、微生物迁移及菌丝网络连接等途径产生交互作用，形成“交互根际效应”（图 2）[43-45]。这种超越单一根际范围的相互作用网络，是混交林产生非加性效应、优化生态系统功能的关键 [46]。它不仅增强了微生物网络的稳定性和复杂性，富集特定功能类群，也提高了土壤养分循环的效率 [10,47-48]，为地下生态关联的构建和功能协同提供了物理基础。

1.2.1 根系空间分布的互补与生态位分化

混交林中，不同树种的根际过程不是各树种纯林状态的简单叠加，而是在种间互作影响下发生的特异性调整，表现出明显的协同与功能互补，共同促成交互根际效应的形成 [44-45]。通过深根型与浅根型树种的合理搭配，混交林能够实现根系在垂直空间分布上的生态位分化，缓解对表层土壤水分和养分的直接竞争。更重要的是，深根树种可发挥“生物泵”的作用，从深层土壤中吸收并活化钙、镁、磷等难移动矿质养分，再通过凋落物归还或细根周转将这些养分富集至表层土壤 [49-50]。这一过程重塑了土壤剖面的养分梯度与有效性，为共生植物及其根际微生物创造了更丰富的资源库，可实现不同土层养分在纵向剖面上的互补与循环。

1.2.2 根系分泌物化学组分的交互与微环境调控

不同树种的根系分泌物组成差异显著，各自形成独特的根际化学环境。在混交林中，这些化学环境相互叠加可能产生协同、拮抗或中和等复杂作用，不仅改变根际土壤的养分基质，还通过调节 pH、氧化还原电位等参数影响局部理化环境，形成混交林特有的根际化学环境，进而对微生物群落施加特异性的选择压力 [51]。例如，杨树 *Populus L.*- 桤木 *Alnus cremastogyne* 混交林中，杨树根际土壤 pH 升高，有机酸分泌模式改变，缓解了杨树纯林中常见的根际酸化现象，从而显著提升土壤 N 矿化活性及其供应水平 [52]。马尾松根系分泌的有机酸加剧根际土壤酸化及铝、锰毒害 [53]，但与枫香 *Liquidambar formosana*、桤木等阔叶树混交后，阔叶树根系分泌的碱性物质或特定有机

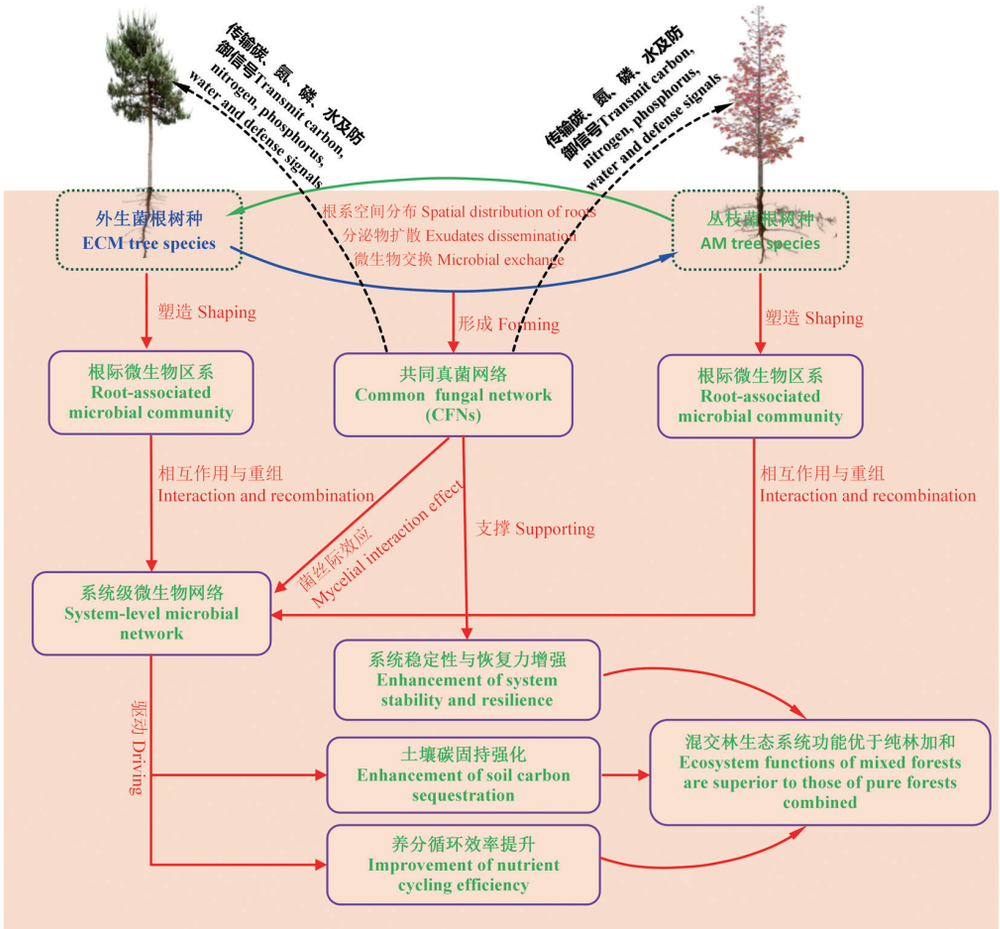


图 2　混交林中不同菌根树种根际互作形成共同真菌网络及其对生态系统功能的调控

Fig. 2　The mutual interactions of root zones of different mycorrhizal tree species form a common fungal network, and this network regulates ecosystem functions in mixed forests

酸（如草酸）能有效螯合铝离子，部分中和根际酸性，缓解铝毒害，同时共同促进难溶性磷的活化 [54-55]。这类通过化学相互作用改善逆境环境的效应，是单一树种纯林难以实现的。

1.2.3　根际微生物区系的交换、重组与网络化

根系分泌物对微生物的招募具有高度特异性，导致不同树种根际富集独特的功能类群，如特定的菌根真菌、固氮菌或溶磷菌 [10,43,56-57]。混交林中，毗邻树种根系的交错生长打破了不同微生物群落的物理隔离。通过根系接触、土壤溶液扩散等途径，不同根际微生物区系之间发生频繁的交换、迁移与重组（图 2）[48,52]。研究表明，固氮树种根际富集的固氮菌可向邻近非固氮树种根际扩散，为其提供氮源 [52]；近自然经营的混交林中，杉木根际有益细菌的丰度显著增加，土壤质量得到改善 [58]；菌根网络可使跨根际的氮传输效率提升近 10 倍。此外，具有强解磷能力的树种，根际微生物也可惠及邻近植株 [59]。这种跨根际的微生物资源共享与功能整合，在群落尺度上形成一个更加复杂、功能冗余度更高的“元微生物群落”。菌根真菌网络是实现并放大这一过程的物理载体，极大地促进了微生物的扩散与重组，构建出比纯林更稳定、连通性更强的地下微生物互作网络 [47]，成为混交林生态系统稳定性和功能弹性的微观基础。

1.2.4　菌根真菌网络的连接与放大作用

菌根真菌，特别是能形成广泛菌丝网络的外生菌根（ECM）真菌和丛枝菌根（AM）真菌，是混交林地下“交互根际效应”得以实现和放大的物理和生理架构 [46]，不仅是植物获取养分的延伸，更是联结不同个体、整合生态系统功能的“地下互联网”。

1）菌根类型的差异与网络的潜在连接。不同树种往往与特定类型的菌根真菌形成专性或偏好性共生。多数松科 Pinaceae、壳斗科 Fagaceae、龙脑香科 Dipterocarpaceae 植物与 ECM 真菌共生，而许多阔叶树（如槭树 *Acer saccharum*、杜鹃 *Rhododendron simsii*）则与 AM 真菌关联。这两类树种采用不同的根系构建策略：AM 树种依赖增加根皮层厚度来扩大共生界面，ECM 树种则依赖增加根系分支强度 [60]，这从根本上决定了其

地下资源投资与获取策略的分化[61]。混交林中，尽管 ECM 与 AM 网络在物理和生理上相对独立，但它们可通过共享的土壤空间及其调控的微生物群落产生间接相互作用[61]。对于相同菌根类型的树种，早期理论认为其菌根网络可通过菌丝融合形成直接连通的共同菌根网络（Common mycelial networks，CMNs）[62]。但最新的概念框架指出，在自然复杂的土壤环境中，严格的、由单一菌根真菌菌丝连续贯通的 CMNs 可能并不普遍，更常见的是由多种真菌（包括菌根、内生及腐生真菌）的菌丝体共同缠绕、交织形成的、连接方式更为多样的共同真菌网络（Common fungal networks，CFNs）[63]。无论是 CMNs 还是 CFNs，都在功能上为跨植株的物质与信息交换搭建了潜在的快速通道。

2）CFNs 介导的资源与信息传递。研究表明，地下真菌网络能在相连的植株之间双向传输碳、氮、磷、水等资源，甚至传递防御信号[62,64]。混交林中，CFNs 可能介导关键的种间互利。例如，处于林窗位置、光照充足的 ECM 树种（供体）可将部分光合产物通过 CFNs 输送给处于林下荫蔽的同种或异种树种（受体），帮助其维持生长；作为回报，受体植株可能通过发达的根系或菌丝网络获得更多水分或磷，并部分反馈给供体。这种基于网络“源 - 汇”梯度的互补机制[64]优化了林分资源的分配效率，是提升系统生产力和抗逆性的微观基础。不过，关于网络传输预警信号等具体互利机制的普遍性，目前实地验证仍存在一定争议[63]。

3）菌丝际对微生物多样性与功能的放大作用。菌根真菌的菌丝及其分泌的菌丝际物质在土壤中创造不同于体相土壤和根际的独特微生物栖息地[43]。菌丝分泌物富含碳和信号分子，能特异性地吸引和富集具有促进植物生长、拮抗病原菌或降解有机质等功能的细菌和真菌，形成功能特异的菌丝际微生物群落[48,65]。混交林中更为复杂和庞大的 CFNs，意味着其形成的菌丝际生境在空间上更广泛、在化学组成上更多样，从而放大土壤微生物群落的多样性、空间异质性及潜在功能[46]，进一步强化“元微生物群落”的稳定性与高效性。

2 混交林差异化输入导致土壤理化生境的变化

凋落物和根际过程的差异化输入深刻改变了土壤理化性质（如团聚体、pH、有机质及养分含量等），从而为土壤微生物群落构建出与纯林显著不同的环境筛选压力[15,66-68]。

2.1 土壤物理性质的改善，构建更宜居的微栖息地

混交林对土壤物理结构的改良是多重输入共同作用的结果。多样化凋落物输入促进土壤微生物的活动，结合不同深度、不同形态根系的生长与穿插，共同推动土壤团聚体的形成与稳定。研究表明，马尾松等针叶树种与阔叶树种混交后，土壤中大于 0.25 mm 的水稳性大团聚体含量显著增加（提高幅度可达 23.6% ～ 31.8%）[69]，团聚体平均质量直径增大 44.5%[70]，团聚体破坏率降低 15.3% ～ 22.7%[71]。同时，土壤容重下降 0.15 ～ 0.23 g/cm^3，总孔隙度与通气孔隙比例相应增加[72-74]。优化的土壤结构不仅有利于根系伸展，也为好氧微生物活动提供更充足的氧气，并形成从有氧到微氧的多样化微生境梯度。此外，混交林复杂的冠层结构能更有效地截留降水，提高林内空气湿度，减少地表蒸发。叠加改良后土壤持水能力的增强，使得土壤含水量通常高于纯林（提升幅度达 4.2% ～ 25.7%），且在干旱季节表现出更强的水分缓冲能力[75-77]。稳定的水分供应有效缓解了微生物的水分胁迫，为其代谢活动与群落结构稳定性提供了保障。

2.2 土壤化学性质的调控，改变资源基质与环境条件

差异化的生物地球化学输入通过物质循环深刻改变土壤化学环境，直接影响养分有效性和微生物的生存压力。混合凋落物更快的分解与养分释放，结合多样化根系分泌物对难溶性养分的协同活化，共同促进土壤有机质和有效养分库的同步扩增。与对应纯林相比，混交林土壤有机碳（SOC）含量平均提高 32.6% ～ 65.4%[54,78-79]，土壤固碳能力增强 7.2% ～ 19.9%[1]；全氮、全磷、全钾含量分别提高 57.5% ～ 60.1%[47,74,78]、约 30.8% 和 12.4%[77]，有效养分水平提升 14.7% ～ 33.5%[1,47,55]，为微生物生长繁殖提供了更丰富、更均衡的资源基础。

针叶纯林凋落物分解产生的有机酸常导致土壤持续酸化。与阔叶树种混交后，凋落物分解产物与根系分泌物中含有的较多盐基离子能有效中和土壤酸度，使混交林土壤 pH 较针叶纯林提高 0.3 ～ 0.5 个单位[57]。这种适度的 pH 提升对微生物群落结构具有深远影响，往往有利于提高细菌（相对于真菌）比例，并能促进对酸敏感但功能

重要的微生物类群（如硝化细菌）的活性[52]。此外，混交林多样化的凋落物和根系分泌物输入也引入了更为复杂的次生代谢物（如酚类、萜类）。这些物质在低浓度时可能作为特定微生物的碳源或信号分子，但在高浓度时可能产生化感抑制作用。因此，混交林构成了独特的生物化学选择压力，进一步筛选和塑造出适应混交林环境的特异性微生物群落。

综上所述，混交林通过地上凋落物与地下根际过程的双重途径，共同创造了异质性更高、养分更丰富、物理结构更优、化学环境更温和的土壤生境，为后续土壤微生物群落的定向构建、功能分化和整体功能优化奠定了关键的非生物基础。

2.3 根际互作的生态功能整合驱动效应

根际与菌根水平的微观互作，通过整合与放大，最终转化为可观测的生态系统功能提升（图2）。

1）养分捕获与循环效率的提升。空间互补的根系布局和广泛延伸的CFNs构成高效的三维养分捕获网，极大地提高了土壤体积的探索效率，减少了养分淋溶损失。同时，多样化根系分泌物与菌丝分泌物的协同作用能更全面地活化不同化学形态的养分库（如难溶性无机磷、顽固性有机氮）[44]。研究表明，杨树 - 楹木混交林通过根系分泌物改变根际微生物过程，显著提高土壤N矿化活性与供应水平[52]。这从机制上解释了混交林通常具有更高土壤养分有效性和更快内部循环速率的原因。一项全球尺度的Meta分析为此提供了定量证据：与纯林相比，混交林土壤养分含量提升了9.6% ～ 17.8%，土壤微生物生物量增加了17.2% ～ 28.8%[1]。

2）对土壤碳固持的微观路径贡献。根际相互作用主要通过两条路径强化土壤碳固持：一是增加碳输入，即更多的活体细根、更大量的根际沉积物（分泌物、脱落细胞）和菌根真菌输入的植物光合碳直接进入土壤；二是改变碳转化路径与稳定性[46]。例如，ECM真菌将植物碳直接合成难以分解的几丁质、黑色素等化合物，其菌丝残体是形成稳定土壤有机质的重要前体；而AM真菌则通过快速生长的菌丝网络，促进深层土壤中矿物结合有机质（MAOM）的形成[46]。同时，根际互作所塑造的特定微生物群落可能具有更高的碳利用效率，倾向于将碳转化为细胞壁多糖等微生物残体，这些残体更易与矿物结合形成长期稳定的有机碳[80]。对亚热带森林恢复序列的研究证实，微生物残体碳是深层土壤碳固存的关键，其积累与稳定性显著相关[80]。

3）生态系统稳定性与恢复力的地下基石。由“交互根际效应”和CFNs共同构成的复杂地下关联网络，为生态系统提供强大的功能冗余和缓冲能力[1]。当某一树种因病虫害或环境胁迫而衰退时，通过CFNs与其相连的其他健康树种可能通过资源输送提供支持，帮助其恢复。研究表明，这种结构能在长期尺度上促进树木生长，提高林分对环境变化（如降水波动）的适应能力[44]。同样，当某种关键功能微生物受到抑制时，网络中具有相似功能的其他微生物类群可以迅速补偿，维持关键生态过程的正常运行。在桉树 - 乡土树种混交林中，当乡土树种比例提升至30%以上时，树种的长期存活率及林下生物多样性均显著提高，生态系统服务间的协同关系也得到增强[62]。这种基于地下互作网络的稳定机制，是混交林生态系统比纯林具有更高稳定性、抵抗力和恢复力的根本原因之一[1]。

3 土壤微生物群落在生物量、酶活性与结构上的响应

混交林通过差异化的资源输入塑造出独特的土壤理化生境，进而驱动土壤微生物群落在规模（生物量）、代谢活性（胞外酶）和组成（群落结构）上发生适应与改变。这一响应过程成为连接地上树种组合与地下生态功能的关键桥梁。表2梳理了针阔混交林对土壤微生物生物量、酶活性及群落多样性的典型影响。

3.1 微生物生物量增长是对群落规模扩张与养分库扩容的响应

土壤微生物生物量是表征微生物群落总量及其所固持活性养分库的指标[92]。研究表明，混交林土壤微生物生物量碳（MBC）、氮（MBN）、磷（MBP）普遍高于对应树种的纯林[1,78,93]。这一增长可归因于土壤理化生境的改善：一方面，增强的资源基础，如更高的土壤有机质和有效氮含量为微生物增殖提供充足的底物[47,54,78-79]；另一方面，优化的生存条件，如改善的土壤pH值[57]和水分状况[75-77]缓解了环境胁迫。这表明混交林土壤微生物生物量的提升是资源供给增加和环境胁迫减轻共同作用的结果，意味着生态系统内拥有更庞大的活性养分库和更高的潜在养分周转潜力。

微生物生物量的增幅与混交树种的功能性状密切相关。研究表明，固氮树种（如楹木、千年桐 *Aleurites montana*）与非固氮树种混交，能通过

表 2 针阔混交林对土壤微生物生物量、酶活性及群落多样性的影响 †

Table 2 Effects of conifer-broadleaf mixed forests on soil microbial biomass, enzyme activities, and community diversity

响应维度 Response dimension	指标 Index	与针叶纯林相比的主要变化 Main differences compared to pure coniferous forests	混交林类型 Mixed forest type	关键驱动因素 Key driving factors	文献 Reference
微生物生物量 Microbial biomass	MBC、MBN、MBP	普遍提高 15% ～ 35%，季节性波动更小	落叶松 - 白桦、马尾松 - 阔叶树	凋落物量增加，C/N 降低，土壤 pH 提升	[1,78,81,82]
胞外酶活性 Extracellular enzyme activity	β- 葡萄糖苷酶、脲酶、酸性磷酸酶	普遍提高 20% ～ 45%，C/N、C/P 酶活性比降低	桉树 - 固氮树、杉木 - 阔叶树	微生物养分限制由 C 转向 N/P，代谢投资改变	[66,83-86]
群落 α 多样性 Community α-diversity	Shannon, Ace, Chao1 指数	细菌提高 10% ～ 25%，真菌提高 15% ～ 30%	南亚热带混交林、云南松混交林	资源异质性增加，生态位分化	[2,87-88]
群落 β 多样性 Community β-diversity	Bray-Curtis, UniFrac 距离	显著增加，群落组成趋于分化	针阔人工混交林	不同树种根际效应叠加，形成独特群落	[89-90]
功能基因 / 类群 Functional genes/groups	固氮菌、溶磷菌、腐生真菌	相对丰度提高 18% ～ 36%	杉木 - 阔叶树、桉树 - 乡土树	根系分泌物与凋落物化学质量改变	[10,91]
互作网络 Interaction network	网络节点数、边数、模块性	复杂度与稳定性显著增强，关键物种更替	红桦 - 云杉、桉树 - 乡土树	菌根真菌网络连接与跨根际微生物交换	[10,47]

† MBC、MBN、MBP 分别为微生物生物量碳、微生物生物量氮、微生物生物量磷。
MBC, MBN, and MBP represent microbial biomass carbon, microbial biomass nitrogen, and microbial biomass phosphorus respectively.

生物固氮直接输入外源活性氮，有效缓解系统氮限制，显著增加 MBN[93]。针叶树种与阔叶树种混交则主要依赖于凋落物多样性产生的混交效应驱动 MBC 的增加。例如，落叶松 *Larix gmelinii*- 阔叶树混交林的 MBC、MBN 全年均值较其对应树种纯林分别提高了 35.6% 和 29.8%，且季节性波动更小，呈现更高的稳定性 [94]。

不同树种组合的效应存在差异。毛竹 *Phyllostachys edulis*- 栲 树 *Castanopsis fargesii* 混交林的 MBC、MBN 高于毛竹 - 杉木混交林，其中 MBC 差异可达 13.9%[94]；帽儿山落叶松 - 水曲柳 *Fraxinus mandshurica* 混交林的 MBC、MBN 高于落叶松 - 胡桃楸 *Juglans mandshurica* 混交林，且在 25 ～ 30 年生林分中最为显著 [95]。落叶松 - 白桦 *Betula platyphylla* 混交林的 MBP 较落叶松 - 山杨 *Populus davidiana* 混交林提高了 18.6% ～ 24.3%[82]。这些差异精确反映了不同混交林组合，通过其特定的资源输入途径对微生物资源供应产生的特异性调控。

3.2 胞外酶活性及其化学计量比指示微生物代谢需求和养分限制性的响应

土壤胞外酶活性直接反映微生物群落为获取养分所付出的代谢投资，其活性高低及化学计量比能揭示系统的养分限制格局。研究表明，混交林土壤中参与碳、氮、磷循环的关键水解酶（β- 葡萄糖苷酶、N- 乙酰葡糖胺酶、酸性磷酸酶）活性普遍高于纯林 [47,66,83-85]。例如，桉树 - 固氮树种混交林的 β- 葡萄糖苷酶、纤维素酶、蔗糖酶活性较对应树种纯林分别提高了 29.8% ～ 42.3%、28.6% ～ 35.8%、36.7% ～ 45.2%[83-85]；尾叶桉 *Eucalyptus urophylla*- 固氮树种混交林的脲酶、蛋白酶活性分别提高了 35.7% 和 27.4%[66]。这些结果印证了扩大的微生物生物量需要分泌更多酶来分解资源释放养分，以满足其增长的资源需求。

相较于单一酶活性的绝对值，酶活性化学计量比（如 BG/NAG/AP）更能揭示微生物的资源投资策略。基于生态化学计量学理论，微生物根据自身生长对碳、氮、磷的即时需求，调整其资源获取酶的合成，以维持体内相对稳定的元素平衡（C∶N∶P ≈ 60∶7∶1）[96-97]。研究发现，混交林土壤 C/N、C/P 酶活性比值常显著低于纯林 [86]，表明相对于碳获取，微生物将更多代谢资源投向氮和磷的获取。这暗示混交林在一定程度上缓解了微生物生长的氮或磷限制 [78]，这一转变与混交林土壤养分有效性的提高相吻合，是从微生物代谢反馈角度连接环境变化与功能输出的有力证据。

3.3 微生物群落结构与功能多样性是对从物种更替到功能重塑的响应

高通量测序技术的应用，揭示了混交林诱导土壤微生物群落从物种组成到功能潜力的深层重组。

1）群落组成与功能群的演变。在门水平上，混交林常表现为富营养型且代谢活跃的变形菌门 Proteobacteria 相对丰度增加，而寡营养型的酸杆菌门 Acidobacteria 相对丰度降低；真菌群落中担子菌门 Basidiomycota 和子囊菌门 Ascomycota 的相对丰度也发生相应改变，这反映了资源可利用性提升所产生的环境选择压力 [98]。更具生态学意义的是关键功能类群的变化，如混交林中的固氮菌、溶磷菌及特定有机质降解菌的相对丰度较纯林可提高 18.3% ～ 35.8%[91]，从而直接将群落结构

与具体的生态过程（如氮固定、磷活化）联系起来。

2）α 多样性和 β 多样性响应。多数研究证实，混交林能提升土壤细菌和真菌的 α 多样性（如 Shannon、Ace 指数）[2, 87-88]。例如，南亚热带混交人工林土壤细菌、真菌的 Shannon-Wiener 指数较纯林分别提高 0.32 ～ 0.56 和 0.28 ～ 0.45[2]；细叶云南松 *Pinus yunnanensis* 与阔叶树混交林土壤细菌的 Shannon-Wiener 指数提高 0.41 ～ 0.58[87]；针阔人工混交林土壤真菌和细菌的 Ace 指数较纯林分别提高 15.3% ～ 22.7% 和 12.6% ～ 18.9%[88]。这些结果支持了“资源异质性”假说，即多样化的资源输入为更多生态位特化的微生物提供了生存空间。同时，混交林与对应纯林间的土壤微生物群落 β 多样性通常显著增加，且随树种混交程度提高而增大 [89-90]，表明混交林不仅增加了物种丰富度，更创造了一个物种组成独特的新群落。

3）微生物互作网络的复杂化与稳定化。群落的物种互作关系比物种列表更能反映其功能稳定性。研究表明，混交林能形成更复杂、更紧密且更稳定的微生物共现网络 [47]。红桦 *Betula albosinensis* 与云杉 *Picea asperata* 混交林土壤细菌和真菌群落的网络稳定性和联结性显著增强 [47]。桉树与乡土树种混交后，土壤中与碳、氮、磷循环相关功能基因的共现网络复杂度和稳定性也得到了提高 [10]。基于 Biolog-Eco 微孔板法的分析表明，混交林土壤微生物群落对多种碳源的利用能力更强，代谢功能更丰富，功能冗余度更高 [90,99]。望天树 *Parashorea chinensis* 与阔叶树混交林土壤微生物对聚合物类、酚酸类碳源的利用能力较望天树纯林提高 28.6% ～ 35.8%[90]；落叶松与水曲柳混交林土壤微生物的碳源代谢多样性、丰富度和均匀度均显著高于任一纯林 [99]；细叶云南松混交林土壤微生物对碳源的平均利用能力较纯林提高 32.2%[87]。这些结果表明，混交林土壤微生物群落结构的变化催生了更强大、更稳健的代谢功能网络，即使部分物种缺失，关键生态功能也能通过替代路径得以维持，这是混交林提升地下生态系统稳定性的微观基石。

3.4　混交林分结构与生物多样性对微生物群落响应的放大作用

除凋落物和根际过程的资源差异化输入外，混交林本身复杂的林分结构（如垂直分层、水平镶嵌、年龄异质性）和更高的生物多样性，是塑造土壤微生物群落的另一层重要驱动力。首先，林分结构直接影响林内微气候（光照、温度、湿度）的空间异质性。研究表明，复层异龄混交林林下土壤温度变幅较纯林降低 2 ～ 3 ℃，湿度稳定性提高 15% ～ 20%，为敏感的功能微生物类群（如硝化细菌、固氮菌）提供了更稳定的生存微环境 [75-76]。其次，树种多样性本身对微生物多样性存在放大效应。基于南亚热带长期定位样地的研究表明，树种丰富度从 1 种增加到 6 种时，土壤细菌和真菌的 α 多样性分别提升了 18% 和 26%，且这种效应主要由生境异质性（而非简单的资源量增加）驱动 [2]。进一步分析发现，林下植物多样性（草本、灌木）的恢复是连接地上树种多样性与地下微生物多样性的关键桥梁。针阔混交林往往伴生更丰富的林下植被，其细根周转和凋落物输入为土壤提供额外的资源斑块，从而支持更多稀有或特化的微生物物种 [1]。因此，混交林对土壤微生物的影响不仅取决于有什么树，还与树如何排列以及树下有什么密切相关。在未来的经营中，构建具有复杂垂直结构和丰富林下植被的混交林，是最大化地下微生物功能潜力的重要策略。

3.5　微生物响应与生态系统功能的联结

微生物生物量、代谢活性和群落结构上的变化并非孤立存在，而是通过“资源输入 - 群落结构 - 网络形成 - 功能输出”这一链条紧密关联，共同决定最终的生态系统功能 [100-102]。简言之，混交林差异化的资源输入与改良的土壤生境，首先提升了微生物总生产力（生物量）[101]，并塑造了其特定的资源获取策略（酶活性谱）。在资源多样化与改良环境的选择压力下，微生物通过竞争与适应形成了具有新功能组成（如富集关键功能类群）[102] 和更复杂互作网络的集群。这一新的微生物集群通过调控其即时的代谢活性（胞外酶谱），并依托其长期演化形成的特定功能基因库，最终驱动碳、氮、磷等元素循环的速率、路径与耦合效率发生根本性改变（图 2）[100]。因此，对微生物群落多维响应的综合观测，是系统解析混交林如何提升生态系统功能内在机制的核心所在。

4　研究局限与未来展望

尽管现有研究揭示了混交林影响土壤微生物群落与功能的一般规律，但基于本研究构建的“输入 - 生境 - 群落 - 功能 - 互作”框架进行审视，当前研究在机制深度、过程量化、系统整合和实践转化等方面仍存在明显不足。未来的研究亟需采用跨尺度、多学科融合的新范式，以揭开内在机制“黑箱”，实现从现象描述到机理预测与定向调控的跨越。

4.1 现有研究的主要局限

4.1.1 微生物群落的构建机制阐释尚不清晰

多数研究仍停留在现象关联层面，对内在驱动机制的解析尚不清晰，主要体现在三个方面：1）输入环节：对混交林凋落物和根系分泌物的化学组成、释放动态规律及混交后种间的相互作用（如化感作用）缺乏系统解析，对土壤微生物群落的初始驱动力认知不清 [103]；2）过程环节：现有研究主要提供微生物群落结构的静态快照，对混交林如何影响微生物的定殖、扩散、竞争与协作等动态组装过程，以及确定性进程与随机性进程在微生物群落构建中的相对贡献，目前知之甚少 [104]；3）功能环节：尽管常有研究测定微生物群落结构及酶活性，但极少能定量追踪特定微生物类群或基因对关键元素转化通量（如固氮速率、硝化速率）的直接贡献，导致从结构到功能的推断链条存在缺口 [105]。

4.1.2 过程研究的时空尺度局限

1）时间动态缺失：现有研究多以空间的差异换时间的瞬时比较，缺乏对混交林土壤微生物群落与功能长期演替轨迹的连续观测，无法判断混交效应是持续增强、趋于稳态还是呈现动态波动 [106]。2）忽略空间异质性：现有研究常将根际或非根际土壤均质化处理，未能精细解析毫米至厘米尺度的根际微域、不同团聚体内部以及由菌根网络联结的交互根际中高度异质化的微生物过程，可能遗漏了关键的生态互作热点 [44]。

4.1.3 系统整合和理论框架的薄弱

1）系统性比较研究不足：目前多数研究仅针对单一混交组合与其对应纯林的简单对比 [107]，或者虽然设置了多种混交组合但观测维度不够全面 [6]，缺乏对多混交组合与对应纯林在土壤理化性质、微生物群落结构、酶活性及功能基因等多维度上的标准化同步比较 [6, 10]，难以精确量化不同混交组合间的互补与协同效应 [108]，也难以筛选出功能最优的配置模式 [6]。2）性状 - 功能链条的割裂：现有研究常常孤立地看待树种性状或微生物特性，不能将树种的关键功能性状（如菌根类型、根系构型、凋落物质量）与微生物的功能基因谱和生态策略进行关联分析，难以构建具有预测能力的机理模型 [10]。3）复杂互作考量不足：混交林是一个复杂的适应系统，但现有研究多限于单因素或双因素的控制试验，对气候变化（如增温、干旱）与混交经营的耦合效应、地上 - 地下反馈回路以及微生物网络的稳定性与恢复力等复杂交互作用的探索尚在起步阶段。

4.1.4 应用转化和区域适配的瓶颈

1）模式普适性与区域特异性的矛盾：许多所谓的优化混交模式缺乏在不同气候带、土壤类型和经营目标下的充分验证与适应性研究，导致普适性技术指南缺失。2）生态服务价值核算的缺失：混交林在土壤碳汇、氮循环调控、水源涵养等方面的生态系统服务价值，目前尚缺乏标准化的原位观测与核算体系，阻碍了混交林生态效益在生态补偿、碳交易等市场与政策中的有效应用 [109]。

4.2 未来研究的方向及主要路径

为突破上述局限，未来研究应遵循微观机理 - 宏观过程 - 系统整合 - 智能应用的路径，在以下几个方向重点突破。

4.2.1 深化机制研究，迈向分子和过程生态学

1）运用多组学技术解析根际互作网络：整合代谢组学（解析根系分泌物）、宏基因组 / 宏转录组（揭示微生物功能潜能与实时活性）和宏蛋白质组学 [110-111]，系统阐明植物与微生物间互作的化学与分子对话基础，利用网络分析工具识别关键功能模块 [112-113]。2）运用稳定同位素示踪定量生态过程：利用 ^{13}C、^{15}N、^{18}O 等稳定同位素标记技术，结合纳米二次离子质谱或高通量同位素标记探针技术，直观、定量地追踪碳、氮、水等从特定凋落物或根系向不同微生物类群及土壤稳定碳库的转化路径与通量，实现生态过程的功能定量化。

4.2.2 拓展研究维度，关注时空动态和系统模拟

1）布局长期定位观测与控制试验网络：建立覆盖主要人工林区域，包含不同混交模式与林龄序列的长期定位观测站 [7]，耦合根系分室、凋落物混合、气候因子模拟等控制试验，以分离关键驱动因子，捕捉生态系统功能的长期动态响应 [114]。2）发展微宇宙试验与过程模型：利用可控的根箱微宇宙或土壤移植试验，精细解析根际互作过程 [115]。同时，开发整合植物功能性状与微生物生态策略的机理模型，特别是基于过程的生态系统模型，模拟并预测不同混交情景和气候变化下的土壤生态功能演变趋势 [116-117]。

4.2.3 强化系统整合，构建预测框架和促进实践应用

1）构建性状 - 功能预测框架：系统测定并建立混交树种根系、叶片、凋落物等功能性状的数据库，分析其与土壤微生物的关键功能基因谱及活性指标的关联性，构建可预测混交生态效应（如碳汇潜力、氮保持能力）的量化框架 [116-117]。

2）开展目标导向的混交模式设计与验证：面向提升碳汇、治理土壤酸化、增强生态系统抗逆性等具体生态修复目标，开展多树种、多比例、多空间配置的田间综合试验，筛选并优化适用于不同区域的混交林经营技术[118]。3）推动生态服务核算与智慧管理：建立混交林土壤生态服务功能监测、评估与核算的标准体系。融合遥感、物联网传感器、人工智能与微生物组学技术，发展土壤微生物功能快速诊断技术与森林智慧管理系统，实现从科学认知到精准经营和生态产品价值实现的跨越[119]。

参考文献：

[1] GUO J H, KNEESHAW D, PENG C H, et al. Positive effects of species mixing on biodiversity of understory plant communities and soil health in forest plantations[J]. PNAS, 2025,122(11):e2418090122.

[2] 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.

[3] 唐万鹏 , 李吉跃 , 漆良华 , 等 . 江汉平原连栽杨树人工林对土壤化学性质的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2009,29(5):72-76.
TANG W P, LI J Y, QI L H, et al. Effects of poplar successive plantation on soil chemical characteristics in Jianghan plain[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2009,29(5):72-76.

[4] HU Y X, JIANG Y H, CHHIN S, et al. Alleviating monoculture-induced soil degradation in Chinese fir plantations in southern China: optimizing understory mixtures balances stoichiometry and microbial diversity[J]. Industrial Crops and Products, 2025,232:121254.

[5] QIANG W, GUNINA A, KUZYAKOV Y K, et al. Decoupled response of microbial taxa and functions to nutrients: the role of stoichiometry in plantations[J]. Journal of Environmental Management,2024,365:120574.

[6] 杨承栋 . 发展有群落结构混交林是维护、恢复和提高森林土壤功能实现人工林可持续经营的关键技术 [J]. 林业科学 , 2022,58(8):26-40.
YANG C D. Development mixed forest with community structure is the key technologies to maintain, restore, and improve the functions of forest soil and to achieve the sustainable management of plantation[J]. Scientia Silvae Sinicae,2022,58(8):26-40.

[7] 尹再芳 , 孙洪刚 , 谭梓峰 , 等 . 混交林生产力研究进展 [J]. 应用生态学报 ,2023,34(11):3135-3143.
YIN Z F, SUN H G, TAN Z F, et al. Research progress on productivity of mixed forest[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023,34(11):3135-3143.

[8] LÓPEZ-ANGULO J, DE LA CRUZ M, CHACÓN-LABELLA J, et al. The role of root community attributes in predicting soil fungal and bacterial community patterns[J]. New Phytologist, 2020,228:1070-1082.

[9] LI Y, KUANG L H, MOU Z J, et al. Accelerated soil carbon accumulation in an afforested multispecies forest compared with a monoculture driven by larger soil phosphorus mobilization[J]. Journal of Environmental Management,2025,395:127955.

[10] QIN F C, YANG F C, MING A G, et al. Mixture enhances microbial network complexity of soil carbon, nitrogen and phosphorus cycling in *Eucalyptus* plantations[J]. Forest Ecology and Management,2024,553:121632.

[11] 杨慧琴 , 向涌旗 , 吕倩 , 等 .3 种混交林造林初期土壤真菌群落结构特征 [J]. 生态学报 ,2024,44(8):3360-3371.
YANG H Q, XIANG Y Q, LYU Q, et al. A comparative study on the soil fungal community structure across three mixed forests at the initial stage of afforestation[J]. Acta Ecologica Sinica,2024, 44(8):3360-3371.

[12] GUO J H, FENG H L, MCNIE P, et al. Species mixing improves soilproperties and enzynatic activities in Chinese fir plantations: ameta-analysis[J]. Catena,2023,220:106723.

[13] GILLESPIE L M, HÄTTENSCHWILER S, MILCU A, et al. Tree species mixing affects soil microbial functioning indirectly via root and litter traits and soil parameters in European forests[J]. Functional Ecology,2021,35:2190-2204.

[14] DING K, LU M, ZHANG Y T, et al. Depth-dependent effects of forest diversification on soil functionality and microbial community characteristics in subtropical forests[J]. Microbiological Research,2024,289:127931.

[15] JING Y L, TIAN P, WANG Q K, et al. Effects of root dominates over aboveground litter on soil microbial biomass in global forest ecosystems[J]. Forest Ecosystems,2021,8:38.

[16] ZHANG W P, FORNARA D, YANG H, et al. Plant litter strengthens positive biopersity-ecosystem functioning relationships over time[J]. Trends in Ecology & Evolution,2023,38(5):473-484.

[17] 林德喜 , 樊后保 . 马尾松林下补植阔叶树后森林凋落物量、养分含量及周转时间的变化 [J]. 林业科学 ,2005,41(6):7-15.
LIN D X, FAN H B. Changes in amount, nutrient contents and

turnover time of forest litter after inter-planting hardwood species under Masson pine stand[J]. Scientia Silvae Sinicae,2005,41(6): 7-15.

[18] 张佐玉 , 周凤娇 , 张喜 , 等 . 黔东南杉木纯林及其混交林凋落物年产量与月动态变化 [J]. 西部林业科学 ,2017,46(2):20-26.
ZHANG Z Y, ZHOU F J, ZHANG X, et al. Annual production and monthly dynamics of *Cunninghamia lanceolata* litterfall of pure plantation and mixed-species plantation in southeastern Guizhou[J]. Journal of West China Forestry Science,2017,46(2): 20-26.

[19] 罗欣宇 , 何鹏 , 刘润洪 , 等 . 不同林龄马尾松与红锥混交对凋落物和土壤碳储量的影响 [J]. 广西植物 ,2025,45(9):1711-1723.
LUO X Y, HE P, LIU R H, et al. Effects of mixed plantation of *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* at different stand ages on litter and soil carbon storage[J]. Guihaia,2025,45(9): 1711-1723.

[20] FAROOQ T H, LI Z W, YAN W D, et al. Variations in litterfall dynamics, C∶N∶P stoichiometry and associated nutrient return in pure and mixed stands of camphor tree and masson pine forests[J]. Frontiers in Environmental Science,2022,10:903039.

[21] 徐旺明 , 闫文德 , 李洁冰 , 等 . 亚热带 4 种森林凋落物量及其动态特征 [J]. 生态学报 ,2013,33(23):7570-7575.
XU W M, YAN W D, LI J B, et al. Amount and dynamic characteristics of litterfall in four forest types in subtropical China[J]. Acta Ecologica Sinica,2013,33(23):7570-7575.

[22] 张家武 , 廖利平 , 李锦芳 , 等 . 马尾松火力楠混交林凋落物动态及其对土壤养分的影响 [J]. 应用生态学报 ,1993,4(4): 359-363.
ZHANG J W, LIAO L P, LI J F, et al. Litter dynamics of *Pinus massoniana* and *Michelia macclurei* mixed forest and its effect on soil nutrients[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1993,4(4):359-363.

[23] 杨智杰 , 陈光水 , 谢锦升 , 等 . 杉木、木荷纯林及其混交林凋落物量和碳归还量 [J]. 应用生态学报 ,2010,21(9):2235-2240.
YANG Z J, CHEN G S, XIE J S, et al. Litter fall production and carbon return in *Cunninghamia lanceolata*, *Schima superba*, and their mixed plantations[J]. Chinese Journal Applied Ecology, 2010,21(9):2235-2240.

[24] 杨玉盛 , 谢锦升 , 陈银秀 , 等 . 杉木观光木混交林凋落物数量、组成及动态 [J]. 林业科学 ,2001,37(增刊 1):30-34.
YANG Y S, XIE J S, CHEN Y X, et al. Amount,composition and seasonal dynamics of litterfall in mixed forest of *Cunninghamia lanceolata* and *Tsoongiodendron odorum*[J]. Scientia Silvae Sinicae,2001,37(Suppl. 1):30-34.

[25] 林瑞余 , 陈银秀 , 黄荣臻 . 等 . 杉木观光木混交林凋落物养分特征及动态变化 [J]. 东北林业大学学报 ,2002,30(1):17-23.
LIN R Y, CHEN Y X, HUANG R Z, et al. Nutrient dynamics of litterfall in a mixed forest of *Cunninghamia lanceolata* and *Tsoongiodendron odorum*[J]. Journal of Northeast Forestry University,2002,30(1):17-23.

[26] 周东雄 . 杉木乳源木莲混交林凋落物研究 [J]. 生态学杂志 , 2005,24(6):595-598.
ZHOU D X. Litter of mixed forest of *Cunninghamia lanceolata* and *Manglietia yuyuanensis*[J]. Chinese Journal of Ecology,2005, 24(6):595-598.

[27] 刘春江 . 北京西山地区人工油松栓皮栎混交林生物量和营养元素循环的研究 [J]. 北京林业大学学报 ,1987,9(1):1-10.
LIU C J. Studies on the biomass and nutrient cycling of the mixed plantation of *Pinus tabulaeformis* and *Quercus variabilis* in Xishan region, Beijing[J]. Journal of Beijing Forestry University,1987,9(1):1-10.

[28] 张玉虎 , 周亚运 , 柳勇 , 等 . 鸡公山自然保护区 4 种森林植被凋落物量及动态 [J]. 云南农业大学学报 (自然科学),2017, 32(2):310-315.
ZHANG Y H, ZHOU Y Y, LIU Y, et al. Amount and seasonal dynamics of litterfall in four vegetation types in Jigong mountain nature reserve[J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science),2017,32(2):310-315.

[29] 张德强 , 叶万辉 , 余清发 , 等 . 鼎湖山演替系列中代表性森林凋落物研究 [J]. 生态学报 ,2000,20(6):938-944.
ZHANG D Q, YE W H, YU Q F, et al. The litter-fall of representative forests of successional series in Dinghushan[J]. Acta Ecologica Sinica,2000,20(6):938-944.

[30] 张新平 , 王襄平 , 朱彪 , 等 . 我国东北主要森林类型的凋落物产量及其影响因素 [J]. 植物生态学报 ,2008,32(5):1031-1040.
ZHANG X P, WANG X P, ZHU B, et al. Litter fall production in relation to environmental factors in northeast China’s forests[J]. Journal of Plant Ecology,2008,32(5):1031-1040.

[31] DING B B, ZHANG Y E, YU X X, et al. Effects of forest cover type and ratio changes on runoff and its components[J]. International Soil and Water Conservation Research,2022,10(3): 445-456.

[32] CHEN X B, SU Y R, HE X Y, et al. Comparative analysis of basidiomycetous laccase genes in forest soils reveals differences at the cDNA and DNA levels[J]. Plant and Soil,2013,366:321-331.

[33] 张晓曦 , 周雯星 , 李佳佳 , 等 . 早期分解中油松与阔叶树种凋落叶混合分解效应及其相互影响 [J]. 植物科学学报 , 2019,37(3):303-311.
ZHANG X X, ZHOU W X, LI J J, et al. Mixed decomposition and interspecific effects during early decomposition of litter

mixtures of *Pinus tabuliformis* Carrière and broadleaved species[J]. Plant Science Journal,2019,37(3):303-311.

[34] 熊勇 , 许光勤 , 吴兰 . 混合凋落物分解非加和性效应研究进展 [J]. 环境科学与技术 ,2012,35(9):56-60.
XIONG Y, XU G Q, WU L. Progress on non-additive effects of mixed litter decomposition[J]. Environmental Science & Technology,2012,35(9):56-60.

[35] DONG X D, GAO P, ZHOU R, et al. Changing characteristics and influencing factors of the soil microbial community during litter decomposition in a mixed *Quercus acutissima* Carruth. and *Robinia pseudoacacia* L. forest in northern China[J]. Catena,2021,196:104811.

[36] LIU Y C, TIAN H M, LIU S R, et al. Asymmetric effects between tree and understorey litters on mixed litter decomposition in temperate *Quercus variabilis* forest[J]. Science of the Total Environment,2022,806:150939.

[37] JIANG L, HÄTTENSCHWILER S, MA N, et al. Root mixing effects on belowground decomposition depend on mycorrhizal type[J]. Nature Communications,2025,16:10274.

[38] GARTNER T B, CARDON Z G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter MIINI- in mixed-species decomposition dynamics leaf litter[J]. Oikos,2004,104:230-246.

[39] 蔡子慧 , 陈有超 , 王毅焕 , 等 . 毛竹林混合凋落物分解的非加和效应与土壤细菌群落响应 [J]. 土壤通报 ,2025,56(2):513-519.
CAI Z H, CHEN Y C, WANG Y H, et al. Non-additive effects of litter mixture on decomposition and the response of soil bacterial communities in a Moso bamboo forest[J]. Chinese Journal of Soil Science,2025,56(2):513-519.

[40] 李宜浓 , 周晓梅 , 张乃莉 , 等 . 陆地生态系统混合凋落物分解研究进展 [J]. 生态学报 ,2016,36(16):4977-4987.
LI Y N, ZHOU X M, ZHANG N L, et al. The research of mixed litter effects on litter decomposition in terrestrial ecosystems[J]. Acta Ecologica Sinica,2016,36(16):4977-4987.

[41] HUANG C Y, 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,2023,111:1139-1150.

[42] HE P, SONG H Q, LIU R H, et al. Tree species mixing effects on root exudation rate and exudate metabolome: variations across forest stand age[J]. Tree Physiology,2025,45(8):tpaf082.

[43] WANG X H, WU Y T, ZHAO W Q, et al. The rhizosphere and hyphosphere differentially regulate microbiomes and nutrient cycling within soil aggregates in an ectomycorrhiza-dominated forest[J]. Geoderma,2025,463:117570.

[44] BAI Y X, WEI H, MING A G, et al. Tree species mixing begets admixture of soil microbial communities: variations along bulk soil, rhizosphere soil and root tissue[J]. Geoderma,2023,438:116638.

[45] LIANG M X, SHI L Q, BRUSIEM D F R P, et al. Soil fungal networks moderate density-dependent survival and growth of seedlings[J]. New Phytologist,2021,230(5):2061-2071.

[46] LI T T, PHILLIPS R P, RILLIG M C, et al. Mycorrhizal allies: synergizing forest carbon and multifunctional restoration[J]. Trends in Ecology and Evolution,2025,40(10):983-994.

[47] LI W T, LIU Q H, XIE L L, et al. Interspecific plant-plant interactions increase the soil microbial network stability, shift keystone microbial taxa, and enhance their functions in mixed stands[J]. Forest Ecology and Management,2023,533:120851.

[48] DUAN S L, FENG G, LIMPENS E, et al. Cross-kingdom nutrient exchange in the plant-arbuscular mycorrhizal fungus-bacterium continuum[J]. Nature Reviews Microbiology,2024,22:773-790.

[49] 郭钰 , 姚佳峰 , 董媛 , 等 . 油松和刺槐纯林及混交林根系分布特征 [J]. 应用生态学报 ,2023,34(11):2881-2888.
GUO Y, YAO J F, DONG Y, et al. Root distribution characteristics of monoculture and mixture of *Pinus tabuliformis* and *Robinia pseudoacacia* plantation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2023,34(11):2881-2888.

[50] 王筱迪 , 张勇 , 叶丽敏 , 等 . 浙西南山区典型混交林分地下竞争分析研究 [J]. 生态与农村环境学报 ,2025,41(4):517-524.
WANG X D, ZHANG Y, YE L M, et al. Analysis of below-ground competition in typical mixed forest stands in the Southwest mountainous area of Zhejiang Province[J]. Journal of Ecology and Rural Environment,2025,41(4):517-524.

[51] 韩小美 , 黄则月 , 程飞 , 等 . 望天树人工林根际土壤理化性质及微生物群落特征 [J]. 应用生态学报 ,2020,31(10):3365-3375.
HAN X M, HUANG Z Y, CHENG F, et al. Physiochemical properties and microbial community characteristics of rhizosphere soil in *Parashorea chinensis* plantation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2020,31(10):3365-3375.

[52] 章晴 . 杨 - 椋混交林根系碳分泌及其对根际土壤氮转化的影响 [D]. 南京 : 南京林业大学 ,2016.
ZHANG Q. Root exudation and effect of root exudate to soil nitrogen transformation in poplar and alder mixed plantation[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University,2016.

[53] 王水良 , 王平 , 王趁义 . 铝胁迫下马尾松幼苗有机酸分泌和根际 pH 值的变化 [J]. 生态与农村环境学报 ,2010,26(1):87-91.
WANG S L, WANG P, WANG C Y. Changes in rhizosphere pH and exudation of organic acids of Masson pine (*Pinus massoniana*) seedlings under aluminum stress[J]. Journal of Ecology and Rural Environment,2010,26(1):87-91.

[54] 王焱 , 肖以华 , 付志高 , 等 . 不同杉木 - 阔叶树混交林土壤碳

氮磷含量及酶活性 [J]. 应用生态学报 ,2025,36(10):2909-2919.
WANG Y, XIAO Y H, FU Z G, et al. Soil carbon, nitrogen, phosphorus contents and enzyme activities in different mixed fir and broad-leaved plantations[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2025,36(10):2909-2919.

[55] 王亚茹 , 林鑫宇 , 惠昊 , 等 . 杨树人工林类型对土壤磷组分的影响 [J]. 生态学杂志 ,2021,40(6):1549-1556.
WANG Y R, LIN X Y, HUI H, et al. Effects of poplar plantation types on soil phosphorus fractions[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021,40(6):1549-1556.

[56] JIAN Y, LIN J, MU C L, et al. Short-term effects of three tree species on soil physicochemical properties and microbial communities during land-Use change from farmland to forests[J]. Forests,2025,16(2):362.

[57] 唐琨 , 朱伟文 , 周文新 , 等 . 土壤 pH 对植物生长发育影响的研究进展 [J]. 作物研究 ,2013,27(2):207-212.
TANG K, ZHU W W, ZHOU W X, et al. Research progress on effects of soil pH on plant growth and development[J]. Crop Research,2013,27(2):207-212.

[58] LEI J, WU H B, LI X Y, et al. Response of rhizosphere bacterial communities to near natural forest management and tree species within Chinese fir plantations[J]. Microbiology Spectrum, 2023,11(1):1-20.

[59] GAO Y X, WU Y T, CHANG P F, et al. Mycorrhizal network and symbiotic N-fixer jointly enhance the interplant nitrogen sharing[J]. Ecology Letters,2025,28:e70204.

[60] YAN H, FRESCHET G T, WANG H M, et al. Mycorrhizal symbiosis pathway and edaphic fertility frame root economics space among tree species[J]. New Phytologist,2022,234(5): 1639-1653.

[61] MAO Z K, WIEGAND T, CORRALES A, et al. Mycorrhizal types regulate tree spatial associations in temperate forests: ectomycorrhizal trees might favour species coexistence[J]. Ecology Letters,2024,27(10):e70005.

[62] MA X F, LIMPENS E. Networking via mycorrhizae[J]. Frontier of Agricultural Science Engineering,2025,12(1):37-46.

[63] RILLIG M C, LEHMANN A, MOUNTS I R, et al. Concurrent common fungal networks formed by different guilds of fungi[J]. New Phytologist,2025,246(1):33-38.

[64] AWAYDUL A, ZHU W Y, YUAN Y G, et al. Common mycorrhizal networks influence the distribution of mineral nutrients between an invasive plant, *Solidago canadensis*, and a native plant, *Kummerowa striata*[J]. Mycorrhiza,2019,29:29-38.

[65] CHEN P, LI Z, CAO N, et al. Comparison of bacterial communities in five ectomycorrhizal fungi mycosphere soil[J]. Microorganisms,2024,12(7):1329.

[66] HUANG X M, LIU S R, YOU Y M, et al. Microbial community and associated enzymes activity influence soil carbon chemical composition in *Eucalyptus urophylla* plantation with mixing N_2-fixing species in subtropical China[J]. Plant and Soil,2017,414: 199-212.

[67] 李雅 , 孟喜悦 , 李睿 , 等 . 凋落物多样性对土壤微生物特性影响的研究进展 [J]. 现代农业研究 ,2024,30(5):48-53.
LI Y, MENG X Y, LI R, et al. Research progress on the effect of litter diversity on soil microbial characteristics[J]. Modern Agriculture Research,2024,30(5):48-53.

[68] FENG J Y, WANG C Y, GAO J J, et al. Changes in plant litter and root carbon inputs alter soil respiration in three different forests of a climate transitional region[J]. Agricultural and Forest Meteorology,2024,358:110212.

[69] 宋小艳 , 张丹桔 , 张健 , 等 . 马尾松人工林林窗对土壤团聚体及有机碳分布的影响 [J]. 应用生态学报 ,2014,25(11):3083-3090.
SONG X Y, ZHANG D J, ZHANG J, et al. Effects of gaps on distribution of soil aggregates and organic carbon in *Pinus massoniana* plantation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014,25(11):3083-3090.

[70] 张曼夏 , 季猛 , 李伟 , 等 . 土地利用方式对土壤团聚体稳定性及其结合有机碳的影响 [J]. 应用与环境生物学报 ,2013,19(4): 598-604.
ZHANG M X, JI M, LI W, et al. Effect of land use patterns on soil aggregate stability and aggregate-associated organic carbon[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2013,19(4):598-604.

[71] 区晓琳 , 陈志彪 , 陈志强 , 等 . 亚热带侵蚀红壤区植被恢复过程中土壤团聚体化学计量特征 [J]. 土壤学报 ,2018,55(5): 1156-1167.
OU X L, CHEN Z B, CHEN Z Q, et al. Stoichiometrc characteristics of soil aggregates in subtropical eroded red soil under vegetation restoration[J]. Acta Pedologica Sinica,2018, 55(5):1156-1167.

[72] 邓仕坚 , 张家武 , 陈楚莹 , 等 . 不同树种混交林及其纯林对土壤理化性质影响的研究 [J]. 应用生态学报 ,1994,5(2):126-132.
DENG S J, ZHANG J W, CHEN C Y, et al. Effect of pure and mixed stands on soil physical and chemical properties[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,1994,5(2):126-132.

[73] 秦娟 , 唐心红 , 杨雪梅 . 马尾松不同林型对土壤理化性质的影响 [J]. 生态环境学报 ,2013,22(4):598-604.
QIN J, TANG X H, YANG X M. Effects of soil physical and chemical properties on different forest types of *Pinus massoniana*[J]. Ecology and Environmental Sciences,2013,22(4): 598-604.

[74] 谭玲 , 何友均 , 覃林 , 等 . 南亚热带红椎、马尾松纯林及其混交林土壤理化性质比较 [J]. 西部林业科学 ,2014,43(2):35-41.
TAN L, HE Y J, QIN L, et al. Comparison of soil physical and chemical properties of pure *Castanopsis hystrix*, pure *Pinus massoniana* and mixed-species tree plantation in south subtropical area[J]. Journal of West China Forestry Science, 2014,43(2):35-41.

[75] 郭琦 , 王新杰 . 不同混交模式杉木人工林林下植被生物量与土壤物理性质研究 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2014,34(5):70-74.
GUO Q, WANG X J. Undergrowth biomass and soil physical properties under *Cunninghamia lanceolata* with different patterns of mixed forests[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2014,34(5):70-74.

[76] 王凌云 , 喻荣岗 , 万佳蕾 , 等 . 马尾松纯林与枫香木荷混交林土壤微生态环境差异分析 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2015,35(12):82-86.
WANG L Y, YU R G, WAN J L, et al. Variation analysis on soil micro-eco-environment of *Pinus massoniana* pure forest and *Liquidambar formosana* + *Schima superba* mixed forest[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2015,35(12):82-86.

[77] 林德喜 , 樊后保 , 苏兵强 , 等 . 马尾松林下套种阔叶树土壤理化性质的研究 [J]. 土壤学报 ,2004,41(4):655-659.
LIN D X, FAN H B, SUN B Q, et al. Effect of interplantation of broad-leaved trees in *Pinus massoniana* forest on physical and chemical properties of the soil[J]. Acta Pedologica Sinice,2004, 41(4):655-659.

[78] 陈永康 , 谭许脉 , 李萌 , 等 . 珍贵固氮树种降香黄檀与二代巨尾桉混交种植对土壤微生物群落结构和功能的影响 [J]. 广西植物 ,2021,41(9):1476-1485.
CHEN Y K, TAN X M, LI M, et al. Effects of mixture of valuable nitrogen-fixing tree species *Dalbergia odorifera* and second-generation *Eucalyptus urophylla* on structure and function of soil microbial community in subtropical China[J]. Guihaia,2021,41(9):1476-1485.

[79] 姜俊 , 刘宪钊 , 贾宏炎 , 等 . 杉木人工林近自然化改造对林下植被多样性和土壤理化性质的影响 [J]. 北京林业大学学报 , 2019,41(5):170-177.
JIANG J, LIU X Z, JIA H Y, et al. Effects of stand density on understory species diversity and soil physicochemical properties after close-to-nature transformation management of Chinese fir plantation[J]. Journal of Beijing Forestry University,2019,41(5): 170-177.

[80] JIANG Y M, LYU M K, LU Y M, et al. Lignin-microbial necromass carbon coupling drives the vertical stratification mechanism of deep soil carbon sequestration in subtropical forests[J]. Journal of Applied Ecology,2025,62(12):3550-3564.

[81] 杨凯 , 朱教君 , 张金鑫 , 等 . 不同林龄落叶松人工林土壤微生物生物量碳氮的季节变化 [J]. 生态学报 ,2009,29(10):5500-5507.
YANG K, ZHU J J, ZHANG J X, et al. Seasonal dynamics of soil microbial biomass C and N in two larch plantation forests with different ages in northeastern China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009,29(10):5500-5507.

[82] 刘旭军 , 田慧霞 , 程小琴 , 等 . 凋落物处理对不同林龄华北落叶松针阔混交林土壤磷组分的影响 [J]. 生态学杂志 , 2019,38(10):3024-3032.
LIU X J, TIAN H X, CHENG X Q, et al. Effects of litter manipulation on soil phosphorus fractions in *Larix principis-rupprechtii* conifer and broadleaved forests at different ages[J]. Chinese Journal of Ecology,2019,38(10):3024-3032.

[83] 张瑞 , 温达志 , 张玲玲 , 等 . 南亚热带桉树混交林土壤酶活性及其化学计量比特征 [J]. 热带亚热带植物学报 ,2026,34(2):125-134.
ZHANG R, WEN D Z, ZHANG L L, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry of *Eucalyptus* mixed plantations in subtropical China[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2026,34(2):125-134.

[84] 万仁平 , 唐剑东 , 何博 , 等 . 巨桉皆伐迹地营造混交林对土壤胞外酶及化学计量的影响 [J]. 土壤学报 ,2025,62(6):1888-1901.
WAN R P, TANG J D, HE B, et al. Effects of constructing mixed forests on extracellular enzyme activities and stoichiometry in soil after clear-cutting of *Eucalyptus grandis*[J]. Acta Pedologica Sinica,2025,62(6):1888-1901.

[85] 王曼 , 姜永孟 , 张世良 , 等 . 树种混交对侵蚀退化地马尾松林土壤酶活性和碳利用效率的影响 [J]. 水土保持学报 , 2024,38(6):264-272.
WANG M, JIANG Y M, ZHANG S L, et al. Effects of mixing tree species on soil enzyme activity and carbon-use efficiency in eroded Masson pine forest[J]. Journal of Soil and Water Conservation,2024,38(6):264-272.

[86] 邵文哲 , 周晓果 , 温远光 , 等 . 桉树与红锥混交对土壤水解酶活性及其化学计量特征的影响 [J]. 广西植物 ,2022,42(4):543-555.
SHAO W Z, ZHOU X G, WEN Y G, et al. Effect of mixing *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* on soil hydrolytic enzyme activities and ecoenzymatic stoichiometry[J]. Guihaia,2022, 42(4):543-555.

[87] 胡靓达 , 李远发 , 周海菊 , 等 . 细叶云南松混交林土壤微生物群落功能特性及与林分结构关系的研究 [J]. 西北林学院学报 ,

2022,37(3):16-23.
HU J D, LI Y F, ZHOU H J, et al. Relationships between soil microbial community function and stand structure of *Pinus yunnanensis* var.*tenuifolia* mixed forests[J]. Journal of Northwest Forestry University,2022,37(3):16-23.

[88] 秦佳琪 . 针阔人工混交林及其纯林对土壤碳循环功能基因相对丰度与功能微生物群落组成的影响 [D]. 南宁 : 广西大学 , 2024.
QIN J Q. Effect of monoculture and mixed plantation with coniferous and broadleaved tree on the relative abundance of functional genes and functional microbial community composition of soil carbon cycling[D]. Nanning: Guangxi University,2024.

[89] 喻理飞 , 朱守谦 , 叶镜中 , 等 . 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究 [J]. 林业科学 ,2002,38(1):1-7.
YU L F, ZHU S Q, YE J Z, et al. Dynamics of a degraded karst forest in the process of natural restoration [J]. Scientia Silvae Sinicae,2002,38(1):1-7.

[90] 李万年 , 罗益敏 , 黄则月 , 等 . 望天树人工幼林混交对土壤微生物功能多样性与碳源利用的影响 [J]. 植物生态学报 , 2022,46(9):1109-1124.
LI W N, LUO Y M, HUANG Z Y, et al. Effects of mixed young plantations of *Parashorea chinensis* on soil microbial functional diversity and carbon source utilization[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2022,46(9):1109-1124.

[91] 王慧钦 , 吕茂奎 , 姜永孟 , 等 . 松阔混交对侵蚀退化地土壤有机碳和微生物群落结构的影响 [J]. 中国水土保持科学 (中英文),2024,22(1):12-20.
HUANG H Q, LYU M K, JIANG Y M, et al. Effect of coniferous and broadleaf tree mixture on soil organic carbon and microbial community composition in eroded and degraded lands[J]. Science of Soil and Water Conservation,2024,22(1):12-20.

[92] 李延茂 , 胡江春 , 张晶 , 等 . 杉木连栽土壤微生物多样性的比较研究 [J]. 应用生态学报 ,2005,16(7):1275-1278.
LI Y M, HU J C, ZHANG J, et al. Microbial diversity in continuously planted Chinese fir soil[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2005,16(7):1275-1278.

[93] 黄雪蔓 , 刘世荣 , 尤业明 . 固氮树种对第二代桉树人工林土壤微生物生物量和结构的影响 [J]. 林业科学研究 ,2014,27(5):612-620.
HUANG X M, LIU S R, YOU Y M, et al. Effects of N-fixing tree species on soil microbial biomass and community structure of the second rotation *Eucalyptus* plantations[J]. Forest Research, 2014,27(5):612-620.

[94] 张美曼 , 范少辉 , 官凤英 , 等 . 竹阔混交林土壤微生物生物量及酶活性特征研究 [J]. 土壤 ,2020,52(1):97-105.
ZHANG M M, FAN S H, GUAN F Y, et al. Study on soil microbial biomass and enzyme activities in mixed forest of bamboo and broad-leaved trees[J]. Soils,2020,52(1):97-105.

[95] 王薪琪 , 韩轶 , 王传宽 . 帽儿山不同林龄落叶阔叶林土壤微生物生物量及其季节动态 [J]. 植物生态学报 ,2017,41(6):597-609.
WANG X Q, HAN Y, WANG C K, et al. Soil microbial biomass and its seasonality in deciduous broadleaved forests with different stand ages in the Mao'ershan region, northeast China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2017,41(6):597-609.

[96] CLEVELAND C, LIPTZIN D. C ∶ N ∶ P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass?[J]. Biogeochemistry,2007,85(3):235-252.

[97] LUO H Q, YU J L, LI R X, et al. Microbial biomass C ∶ N ∶ P as a better indicator than soil and ecoenzymatic C ∶ N ∶ P for microbial nutrient limitation and C dynamics in Zoige Plateau peatland soils[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2022,175:105492.

[98] 管鸿智 , 黄荣珍 , 朱丽琴 , 等 . 红壤区不同生态恢复林分的土壤微生物群落差异 [J]. 森林与环境学报 ,2023,43(2):177-184.
GUAN H Z, HUANG R Z, ZHU L Q, et al. Differences in soil microbial communities in different ecological restoration forests in red soil regions[J]. Journal of Forest and Environment,2023, 43(2):177-184.

[99] 邓娇娇 , 周永斌 , 杨立新 , 等 . 落叶松和水曲柳带状混交对土壤微生物群落功能多样性的影响 [J]. 生态学杂志 ,2016, 35(10):2684-2691.
DENG J J, ZHOU Y B, YANG L X, et al. Effects of mixed *Fraxinus mandshurica* and *Larix olgensis* plantation on the function diversity of soil microbial community[J]. Chinese Journal of Ecology,2016,35(10):2684-2691.

[100] LI K J, WANG J Y, ZHOU Z H, et al. Nitrogen enrichment reverses microbial biomass-function relationships over time in a global meta-analysis[J]. Global Change Biology,2025,31:e70514.

[101] LIU Z X, GU H D, HU X J, et al. Enhancing microbial carbon use efficiency in organic rice farming through improved soil nutrient availability and microbial resource acquisition strategies[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment,2026,397:110097.

[102] TAO S Q, VEEN G F, ZHANG N L, et al. Tree and shrub richness modifies subtropical tree productivity by regulating the diversity and community composition of soil bacteria and archaea[J]. Microbiome,2023,11(1):261.

[103] ZHANG D J, LI J J, HUANG Y M, et al. Root-soil facilitation in mixed *Eucalyptus grandis* plantations including nitrogen-fixing species[J]. Forest Ecology and Management,2022,516:120215.

[104] LIU S J, WU J D, CHENG Z, et al. Microbe-mediated stress resistance in plants: the roles played by core and stress-specific

microbiota[J]. Microbiome,2025,13(1):111.

[105] ZHOU S Y D, LIE Z Y, LEI C T, et al. Multi-scale evidence for declining microbial carbon fixation along forest succession gradients[J]. ISME Journal: Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology,2025,19(1):wraf191.

[106] CHEN R J, GUO X L, GE Y X, et al. Tree species mixing effects on the radial growth of *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix*: a comparison between even-aged and uneven-aged stands[J]. Forest Ecology and Management,2024,566:122058.

[107] 冯沛 . 红锥纯林和混交林生长效应对比分析 [J]. 农村科学实验 ,2025(20):136-138.
FENG P. Comparative analysis of growth effects between pure forest and mixed forest of *Castanopsis hystrix*[J]. Rural Scientific Experiment,2025(20):136-138.

[108] 王思琪 , 田佳歆 , 董利虎 . 不同比例长白落叶松 - 水曲柳混交林碳氮磷化学计量特征研究 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学),2025,45(2):132-141.
WANG S Q, TIAN J X, DONG L H, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in mixed plantation of *Larix olgensis-Fraxinus mandshurica* under different mixed proportions[J]. Journal of Southwest University (Natural Science),2025,45(2):132-141.

[109] 赵保国 . 木林子国家级自然保护区生态系统服务功能与价值研究 [D]. 恩施 : 湖北民族大学 ,2022.
ZHAO B G. Study on ecosystem service function and value of Mulinzi national nature reserve[D]. Enshi: Hubei Minzu University,2022.

[110] MISHRA A K, SUDALAIMUTHUASARI N, HAZZOURI KM, et al. Tapping into plant-microbiome interactions through the lens of multi-omics techniques[J]. Cells,2022,11(20):3254.

[111] 杨立学 . 地下因子驱动的人工混交林生产力提高机制 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2024,44(11):1-10.
YANG L X. Productivity improvement mechanism of mixed forest plantations driven by underground factors[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2024, 44(11):1-10.

[112] FAN X Y, GE A H, QI S S, et al. Root exudates and microbial metabolites: signals and nutrients in plant-microbe interactions [J]. Science China Life Sciences,2025,68:2290-2302.

[113] TSAI H H, TANG Y, JIANG L, et al. Localized glutamine leakage drives the spatial structure of root microbial colonization[J]. Science,2025,390:eadu4235.

[114] 蔡秀亭 , 吕洁华 , 王成齐 . 中国森林生态安全空间关联的网络特征及其驱动机制 [J]. 自然资源学报 ,2022,37(8):2137-2152.
CAI X T, LYU J H, WANG C Q. The network characteristics and driving mechanism of the spatial correlation of forest ecological security in China[J]. Journal of Natural Resources,2022,37(8): 2137-2152.

[115] YUE Y, XU Z H, WANG Y J, et al. Soil-dwelling *Naegleria* enhances plant performance by stimulating beneficial bacterial functions in the rhizosphere[J]. Nature Communications, 2025,16:9079.

[116] CHENG S S, XUE W F, GONG X, et al. Reconciling plant and microbial ecological strategies to elucidate cover crop effects on soil carbon and nitrogen cycling[J]. Journal of Ecology,2024,112: 2901-2916.

[117] MALIK A A, MARTINY J B H, BRODIE E L, et al. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change[J]. ISME Journal,2020,14:1-9.

[118] 刘世荣 , 杨予静 , 王晖 . 中国人工林经营发展战略与对策 : 从追求木材产量的单一目标经营转向提升生态系统服务质量和效益的多目标经营 [J]. 生态学报 ,2018,38(1):1-10.
LIU S R, YANG Y J, WANG H. Development strategy and management countermeasures of planted forests in China: transforming from timber-centered single objective management towards multi-purpose management for enhancing quality and benefits of ecosystem services[J]. Acta Ecologica Sinica,2018,38(1):1-10.

[119] GONG H Y, WANG H X, WANG Y, et al. Topological change of soil microbiota networks for forest resilience under global warming[J]. Physics of Life Reviews,2025,50:228-251.

[本文编校：吴　彬]