

矿山环境保护

矿区复垦地接菌驱动植物-土壤系统中光合碳分配与稳定机制

毕银丽^{1,2}, 张可¹, 肖礼¹, 王董董¹

(1. 西安科技大学西部生态环境修复研究院, 陕西 西安 710054; 2. 中国矿业大学(北京)煤炭精细勘探与智能开发全国重点实验室, 北京 100083)

摘要: 接种丛枝菌根真菌 (Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF) 与植被恢复联合已成为矿区沉陷地生态修复关键复垦技术, 探究菌根修复多年后矿区植物光合碳在植物-土壤系统中的积累与分配现状及稳定机制, 对于深入明晰矿区菌根复垦后植物-土壤碳固定流动过程、实现矿区固碳增汇具有重要意义。为此, 在大柳塔菌根修复试验示范区紫穗槐样地的接菌区与对照区, 设计原位¹³C 同位素脉冲标记试验, 结合碳同位素及代谢组学的方法, 研究长期菌根复垦下矿区光合碳在植物-土壤系统中的分配及稳定策略。结果表明: 叶片光合固碳后沿叶—茎—根—土的路径向下运移, 长期菌根修复能增加光合碳在矿区植物-土壤系统中的积累量, 标记接菌区平均光合碳富集总量是标记对照区的 1.3 倍; 接菌提高光合碳向地下部(植物根系及土壤)的分配比例, 标记接菌区地下部分分配比例及平均富集量比标记对照区多 13.4%, 299.3%。光合碳¹³C 进入土壤后, 更多地以矿物结合态有机碳 (MAOC) 形式存在, 其中光合碳¹³C 在 MAOC 中的平均富集量标记接菌区比标记对照区多分配了 246.8%, 标记接菌区¹³C-MBC 净富集量是标记对照区的 4.5 倍, 维持了土壤碳库的稳定, 同时菌根提高土壤有机碳转化的能力, 有利于光合碳在土壤中的固存。结合代谢组学的结果发现, AMF 菌丝网络通过调节脂质和类脂分子、有机杂环化合物、有机氧化物、苯丙烷和聚酮类等相关化合物的代谢, 影响了酪氨酸代谢、糖解与糖代谢合成、氨基糖和核苷酸糖等碳代谢途径, 最终实现土壤中光合碳¹³C 的富集以及有机碳库的稳定。综上, 微生物菌根复垦既可以促进土壤有机碳库积累, 又可以调控有机碳库的转化与稳定, 是矿区土壤实现固碳增汇的优选方法之一。

关键词: 丛枝菌根真菌; 矿区生态复垦; 原位¹³C 标记; 代谢组学; 光合碳分配; 碳组分

中图分类号: X171 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-9993(2025)01-0572-12

Mechanisms of carbon distribution and stability in the photosynthetic processes of plant-soil systems influenced by arbuscular mycorrhizal fungi during reclamation of mining areas

BI Yinli^{1,2}, ZHANG Ke¹, XIAO Li¹, WANG Dongdong¹

(1. Research Institute of Mining and Ecological Environment Restoration in West China, Xi'an University of Science and Technology, Xi'an 710600, China;
2. State Key Laboratory for Coal Resources and Safe Mining, China University of Mining and Technology-Beijing, Beijing 100083, China)

Abstract: Inoculation of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) combined with vegetation restoration has become a key

收稿日期: 2024-10-09 策划编辑: 韩晋平 责任编辑: 宫在萍 DOI: 10.13225/j.cnki.jcgs.2024.1209

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(52394194, 52204189); 国家重点研发计划资助项目(2022YFF1303303); 陕西省技术创新引导计划(基金)资助项目(2024ZC-YYDP-102)

作者简介: 毕银丽(1971—), 女, 陕西米脂人, 教授, 长江学者。E-mail: ylbi88@126.com

引用格式: 毕银丽, 张可, 肖礼, 等. 矿区复垦地接菌驱动植物-土壤系统中光合碳分配与稳定机制[J]. 煤炭学报, 2025, 50(1): 572-583.

BI Yinli, ZHANG Ke, XIAO Li, et al. Mechanisms of carbon distribution and stability in the photosynthetic processes of plant-soil systems influenced by arbuscular mycorrhizal fungi during reclamation of mining areas[J]. Journal of China Coal Society, 2025, 50(1): 572-583.



移动阅读

reclamation technology for ecological restoration in mining subsidence. Investigating the accumulation and distribution of photosynthetic carbon sequestration within the plant-soil system following years of mycorrhizal restoration holds significant importance for elucidating the carbon cycling processes in reclaimed soils of mining regions and achieving effective carbon sequestration. The distribution strategy of photosynthetic carbon in the plant-soil system under long-term mycorrhizal cultivation was studied in the AMF area and the control area of Daliuta Mycorrhizal bioreclamation experimental demonstration area by ^{13}C isotope pulse labeling method and metabolic. The results are summarized as follows: Following leaf carbon sequestration, there was a downward transfer of carbon to the leaf, stem, root, and soil. Long-term mycorrhizal restoration significantly enhanced the accumulation of photosynthetic carbon within the plant-soil system in the mining area. The average photosynthetic carbon enrichment amount in the labeled AMF area was 1.33 times greater than that observed in the labeled control area. Additionally, the distribution ratio of photosynthetic carbon to the underground (plant roots and soil) was increased by inoculation, and the distribution ratio and average enrichment in the underground part of the labeled inoculation area were 13.4% and 299.3% higher than those in the labeled control area. More photosynthetic carbon ^{13}C was present in the form of mineral-bound organic carbon(MAOC) after entering the soil. The average enrichment amount of photosynthetic carbon ^{13}C in MAOC was 246.8% more than that in the labeled control area. Furthermore, mycorrhiza improved the ability of soil organic carbon conversion and the net enrichment of ^{13}C -MBC in the labeled AMF area was 4.5 times that in the labeled control area, thereby contributing to soil carbon stability. Meanwhile, mycorrhizal associations enhance soil organic carbon conversion efficiency, facilitating the retention of photosynthetic carbon within the soil. Combined with the results of metabolomics, it was found that AMF mycelial network affected the carbon metabolism pathway of tyrosine metabolism, glycolysis and glycolysis synthesis, amino acid and nucleotide sugars synthesis respectively. This regulation occurred through the metabolism of lipid and lipid molecules, organic heterocyclic compounds, organic oxides, phenylpropane and polyketones, ultimately affecting the enrichment of photo-synthetic carbon ^{13}C in soil and the stability of organic carbon pool. In general, microbial mycorrhizal reclamation can not only promote the accumulation of soil organic carbon pool, but also regulate the transformation and stability of organic carbon pool, which is one of the most effective methods to accelerate the realization of carbon reduction and carbon sink increase in mining area.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi; ecological reclamation of mining area; field ^{13}C isotope pulse labeling; metabolic; photosynthetic carbon; carbon composition

0 引言

黄河流域中上游分布着7座煤炭基地,矿区煤炭资源的开发为我国的经济发展提供有力支撑的同时,也不可避免的形成了大规模采空沉陷区。煤炭使用产生的CO₂排放占我国目前碳排放的70%^[1],沉陷区成为绿色矿山固碳减排的重要阵地。同时“双碳”目标必将加速后矿业时代的到来,而沉陷区生态修复是后矿业时代最为重要的任务之一^[2],因此矿区绿色转型是顺应“双碳”“目标”发展的必由之路。传统煤矿区土地复垦就是将废弃地恢复为可利用土地,但过度的人为干预也会增加能源消耗和碳排放^[3]。绿色矿山建设目前已成为矿山行业减少碳排放、转型发展的重要抓手^[4],所以双碳背景下的矿区生态复垦不仅是要改善土壤条件、达到矿区复绿,更重要的是提高植物碳储量,优化土壤碳捕捉能力,按照有利于生态系统碳汇方向进行恢复,从而提高矿区生态系统碳汇储量,维护矿区生态系统碳循环的平衡。

碳循环是整个地球系统进行物质交换和能量循

环的核心,土壤碳循环及其生态功能又被认为是该核心中的关键^[5]。陆地生态系统碳汇的主要部分就是土壤碳库。据统计,整个地球生态系统中,2 m深的土壤可以储存 2.4×10^5 亿t的有机碳,远超大气碳库的碳储量^[6]。植物光合作用获得的CO₂量比呼吸排放的CO₂量多,在土壤中达到了碳汇的作用^[7]。光合碳是矿区土壤有机碳库累积的主要来源之一,通过叶片吸收和韧皮部传输移,最终以枯落物或者根际沉积的形式进入土壤,光合碳则以根系分泌形式参与植物-土壤-微生物系统的碳固定,对土壤有机碳库的形成、周转与稳定具有一定的贡献^[8]。目前碳稳定性同位素因其具有安全可靠、标记稳定等优点被广泛应用于清晰的示踪光合碳在植物-土壤系统中的流动与分配^[9]。基于前人的经验与成果,本文利用原位同位素脉冲标记技术探究光合碳在矿区植物-土壤-微生物生态系统中的传输与分配特征,明晰其分配策略,对于增加矿区生态系统碳汇能力,顺应碳中和目标实现矿区生态系统可持续发展有重要的指导意义。

菌根修复是加速矿区生态系统内部优化,增加矿

区土壤有机碳积累的重要手段。其中 AMF 是广泛分布在自然界中的一种土壤真菌,能与 80% 的陆生植物形成互惠互利的共生关系^[10],提高植物的抗逆性。毕银丽等^[11]2012 年在黄土高原神东采煤沉陷地建立了微生物复垦基地,进行了大量的监测研究发现接种 AMF 7 a 后,土壤环境得到了极大改善,养分含量显著提高,并且 AMF 通过共生机制与植物、土壤微生物群落相互作用来调节矿区生物地球化学系统的循环。AMF 与苔藓结皮结合可提升生物结皮中叶绿素 a 含量,以及覆盖土壤的有机碳含量,具有较好的固碳效应^[12]。同时 AMF 菌丝体的扩张定殖以及驱动矿物分化等一系列生命活动均会介导土壤有机碳的转化和稳定^[13]。光合碳进入土壤后,可分为 2 种形式存在,一种是容易被微生物利用的土壤颗粒态有机碳 (POC),另一种则是被较小粒径的矿物颗粒固封比较稳定的矿物结合态有机碳 (MAOC)^[14]。其中与 AMF 有关的球囊霉素蛋白不仅是土壤有机质的来源之一,还可以促进土壤颗粒形成稳定团聚体,提高土壤有机碳的稳定性^[15]。土壤中的活性炭组分微生物生物量碳 (MBC) 也是衡量土壤有机碳库的重要指标。因此,探究长期菌根复垦下矿区光合碳在植物-土壤系统中的分配与稳定机制,是挖掘矿区复垦土壤固碳潜力,支撑煤矿区高质量发展和能源产业生态文明建设的关键,且符合绿色矿山“创新、协调、绿色、开放、共享”的发展理念^[16]。

代谢组学可以对小分子物质的变化进行定量和定性监测,从而在分子水平上探究植物组织对外界变化做出的响应^[17]。AMF 定殖在植物根系,将其通过菌丝网络连接起来,并成为转移营养的重要途径^[18]。有研究表明 AMF 不仅可以为宿主植物提供矿质养分,还为土壤微生物群落提供碳的通道^[19]。而且大分子量和小分子量物质均可以通过菌丝网络实现高效的信号传递,例如低分子量 (<1 kDa) 的有机化合物氨基酸和有机酸及其衍生物^[20]等,它们通常是土壤有机碳的来源,同时蛋白质的结构分子氨基酸还会影响有机碳的固存和稳定^[21]。所以结合原位同位素脉冲标记和代谢组学可以揭示菌根调控光合碳的分配策略与稳定的内在机制。

综上,笔者在大柳塔菌根修复试验示范区的紫穗槐接菌区和对照区分别进行原位标记,利用¹³C 同位素脉冲标记方法示踪光合碳随时间动态的分配特征,阐明菌根复垦对光合碳在植株不同部位分配的调控、不同碳组分 POC、MAOC 的贡献,揭示菌根途径对土壤有机碳组分和固存的差异,最后利用非靶向代谢组学分析根际土壤代谢产物的变化,厘清菌根调控光合

碳的分配策略与稳定的内在机制。以期在碳中和目标背景下提高矿区生态修复固碳增汇能力,促进矿区生态可持续发展,为绿色矿山建设提供理论依据和技术指导。本研究假设:① AMF 可以提高光合碳向地下部分的分配,加快光合碳从地上部到地下部的流动;② AMF 可以增加光合碳进入土壤稳定碳库的比例,有利于光合碳在土壤中的固存。③ AMF 通过调节参与碳代谢途径的化合物的代谢,最终影响土壤光合碳的分配策略。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本试验于 2023 年 7 月在大柳塔菌根修复试验示范区的紫穗槐 (*Amorpha fruticosa* L. 为豆科植物) 接菌区 (AMF) 和对照区 (CK) 进行,该示范区于 2012 年开始就进行微生物复垦工作,接菌区接种的丛枝菌根真菌为摩西球囊霉 *Funeliformis mosseae*(简称 F.m),来源于中国矿业大学(北京)微生物复垦实验室通过玉米盆栽扩繁的包含玉米根段及相应菌根真菌孢子和菌丝体的根际土,接种量为每株植物 100 g^[22], CK 不接种菌剂。

本次研究在接菌区和对照区分别选择 3 株长势良好、高 1.2~1.5 m 的紫穗槐为标记植株,进行原位¹³C 同位素脉冲标记,再分别于接菌区和对照区选择 1 株与标记植株距离至少 10 m 以上的紫穗槐作为未标记植株作为自然丰度的对照。标记结束后按照第 1、5、12、21、32、87 天的时间序列进行采样,收集植物和土壤样品。

1.2 野外原位¹³C 同位素脉冲标记

正式标记一周前对选定的标记植株进行前处理,清除所选植株底部的枯落物、杂草等,避免对实验结果产生影响。并用塑料地膜交替紧密缠绕植株根部然后用土进行压实密封(图 1a),保证进入土壤中的碳同位素是通过植物光合作用传输,避免¹³C-CO₂ 直接进入土壤,造成试验误差。

前处理工作结束后制作标记架,保障标记腔室体积和腔室内部气体体积相近。每个气体腔室准备 4 根角钢材料,用螺母固定安装成一个矩形框架(图 1b),标记框架共搭建 6 个,标记接菌区 3 个,标记对照区 3 个。标记架搭建后,挑选连续 3 个大晴天进行脉冲标记。准备 200 cm×200 cm 的双面 PE 高压透明薄膜袋用做标记袋(图 1c),并在标记袋内壁涂抹除雾剂,风干后备用,防止因水蒸气黏附而导致标记过程中透光率的下降。

标记当天,早上 7:00 到达试验基地,先在标记架

对角绑上细线, 将装有标记药品 (Na_2CO_3 (99% ^{13}C) 和干燥剂 SiO_2) 的聚乙烯瓶分别挂在 4 个对角, 再将风扇、冰袋和 CO_2 检测器分别挂在细线上(图 1d), 然后整体套上标记袋, 底部利用土封的方法进行密封, 并检查气密性。利用 CO_2 检测器观察腔室内 CO_2 体积分数, 待体积分数降至 200×10^{-6} , 可以正式开始标记。上午 9:00 在标记袋开一个小孔, 向第 1 根导管用注射器注入 50 mL 1 mol/L 稀 H_2SO_4 与第 1 个聚乙烯瓶中装的标记药品 Na_2CO_3 (99% ^{13}C) 进行反应, 注射结束后, 用燕尾夹将开小孔的地方卷封固定。之后每隔 1.5 h 注一次稀硫酸, 下午 14:00 向第 4 个聚乙烯瓶中注入最后一次稀硫酸, 并于下午 15:30 结束标记, 撤掉标记袋, 这样的标记工作重复 3 d。

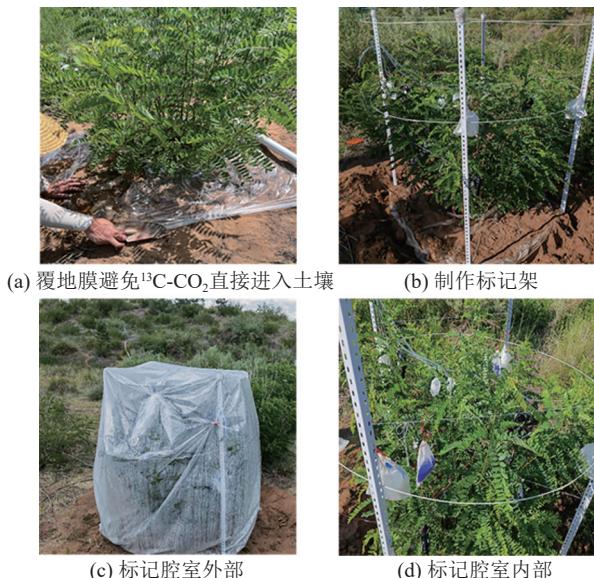


图 1 野外原位 ^{13}C 同位素脉冲标记示意

Fig.1 Schematic diagram of in situ ^{13}C isotope pulse labeling in the field

1.3 样品采集与指标测定

标记工作重复至第 3 天, 标记结束后按照时间序列第 1、5、12、21、32、87 天采集叶片、茎、根系样品, 同时用四分法采集非根际土及根际土(抖动根系掉落的土壤), 于选定的未标记植株采集自然丰度对照植物及土壤样品, 植物和土壤样品分别采集 3 个重复, 植物样品带回实验室立即对鲜根样进行处理, 通过洗根并 8 000 r/min 离心 5 min 分离出强结合根际土, 植物样品杀青 70 ℃ 烘干至恒重。

土壤样品分为 2 部分, 一部分过 2 mm 筛后自然风干, 并且按照 CAMBARDELL 等^[23]提供的方法分离土壤颗粒态有机碳(POC) 和矿物结合态有机碳(MAOC), 另一部分放置-80 ℃ 冰箱冷冻保存为鲜样并利用氯仿熏蒸-浸提法^[23]提取土壤微生物生物量碳

(MBC) 浸提液。将烘干的植物样品叶、茎、根和风干的根际土、非根际土、强结合根际土以及分离得到的 MAOC 和 POC 土壤样品研磨过 0.15 mm 的筛, 为去除土壤样品中的无机碳加入 1 mol/L 盐酸进行酸化处理^[24], 酸化 24 h 后用蒸馏水洗涤至中性然后 55 ℃ 烘干。MBC 浸提液冷冻干燥后为白色粉末状物质待用。以上处理工作完成后将土壤样品称 50 mg, 植物样品和 MBC 样品分别称取 5 mg 于锡囊中利用稳定同位素比值质谱仪 (Integra 2 Integrated EA-IRMS, Sercon, Crewe, UK) 测定 ^{13}C 丰度^[25]。菌根侵染率是判断植物与菌根真菌共生形成的菌根数量多少的重要指标, 它可以反映 AMF 真菌与宿主植物的亲和程度^[26]。菌丝密度则反映的是 AMF 菌丝在土壤中的生长状况, 土壤中菌丝的延伸有助于作物对养分的吸收。菌根侵染率和菌丝密度按照王思雨等^[27]的方法进行测定。

碳同位素比值计算公式为式(1), 其中 R_m 为实验样品 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; R_n 为 VPDB 测定 $\delta^{13}\text{C}$ 的国际标准参考 ($R_n=0.011\,240\,00$)。

$$\omega(\delta^{13}\text{C}) = (R_m - R_n)/R_n \times 1000\% \quad (1)$$

植物和土壤不同碳库对 ^{13}C 的富集量 $\omega(^{13}\text{C})$ 计算公式为式(2)—式(4)。

$$\omega(^{13}\text{C}) = ^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{b}} \omega(C_t) \quad (2)$$

$$^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{b}} = ^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{l}} - ^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{unl}} \quad (3)$$

$$C_{\text{at}\%} = \left(\frac{R_m}{R_m + 1} \right) \times 100\% \quad (4)$$

其中, $C_{\text{at}\%}$ 为 ^{13}C 的原子百分超; $^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{b}}$ 为标记后植物样品和土壤样品中 ^{13}C 的原子百分超; $^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{l}}$ 为标记植物样品和土壤样品中 ^{13}C 的原子百分超; $^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{unl}}$ 为未标记植物样品和土壤样品中 ^{13}C 的原子百分超; $\omega(C_t)$ 为植物和土壤有机碳组分碳含量, 一般默认在标记过程中 $\omega(C_t)$ 保持不变^[28]。

不同采样时期进入植物-土壤系统总 ^{13}C 百分比 $\omega(^{13}\text{C}_a)$ 的计算公式为式(5)、式(6)。

$$\omega(^{13}\text{C}_a) = \frac{\omega(^{13}\text{C}_{\text{re}})}{\omega(^{13}\text{C}_a)} \times 100\% \quad (5)$$

$$\omega(^{13}\text{C}_a) = \omega(^{13}\text{C}_{\text{l}}) + \omega(^{13}\text{C}_{\text{b}}) + \omega(^{13}\text{C}_{\text{r}}) + \omega(^{13}\text{C}_{\text{s}}) \quad (6)$$

其中, $\omega(^{13}\text{C}_{\text{re}})$ 为叶片、茎、根和土壤吸收的 ^{13}C 百分比; $\omega(^{13}\text{C}_{\text{l}})$ 为叶片对 ^{13}C 的富集量; $\omega(^{13}\text{C}_{\text{b}})$ 为茎对 ^{13}C 的富集量; $\omega(^{13}\text{C}_{\text{r}})$ 为根对 ^{13}C 的富集量; $\omega(^{13}\text{C}_{\text{s}})$ 为土壤对 ^{13}C 的富集量。

$\omega(\text{MB}^{13}\text{C})$ 微生物生物量碳对 ^{13}C 的富集量计算

公式为式(7):

$$\omega(\text{MB}^{13}\text{C}) = \frac{(\text{MB}^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{f},\text{l}} - \text{MB}^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{f},\text{unl}}) \omega(\text{C}_f) - (\text{MB}^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{unf},\text{l}} - \text{MB}^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{unf},\text{unl}}) \omega(\text{C}_{\text{unf}})}{100 \times 0.45} \quad (7)$$

式中: $\omega(\text{C}_f)$ 和 $\omega(\text{C}_{\text{unf}})$ 分别为熏蒸和未熏蒸样品中 K_2SO_4 浸提的碳含量; $\text{MB}^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{f},\text{l}}$ 为标记熏蒸样品的 ^{13}C 的原子百分超; $\text{MB}^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{f},\text{unl}}$ 为未标记熏蒸样品的 ^{13}C 的原子百分超; $\text{MB}^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{unf},\text{l}}$ 为标记未熏蒸样品的 ^{13}C 的原子百分超; $\text{MB}^{13}\text{C}_{\text{at}\%,\text{unf},\text{unl}}$ 为未标记未熏蒸样品的 ^{13}C 的原子百分超。

非靶向代谢组学样品制备:用冷冻干燥机冻干 -80°C 保存的根际土壤样品至恒重,称取冻干后的土壤样品 0.5 g,再加入 3 mL 体积分数为 50% 的甲醇溶液,超声 20 min 后 4°C ,1200 r/min 离心 15 min,离心后吸取上清液过 0.22 μm 聚四氟乙烯过滤器(PTEE)滤膜,收集滤液于 2 mL 棕色进样瓶中。用由 Agility 超高效液相色谱(UPLC)系统(Waters)和 Q-TOF-MS 质谱仪(Xevo G2-XS,Waters)联用的 UPLC-Q-TOF-MS 系统进行分析鉴定。

1.4 数据处理

所有曲线均使用 Origin 2021 绘制,使用 IBM SPSS Statistics 19.0 软件分析不同有机碳组分分布、有机碳组分 ^{13}C 富集含量、 $\delta^{13}\text{C}$ 等指标,采用单因素方差分析和 Duncan 事后检验($P < 0.05$)进行检验。UPLC-Q-TOF-MS 得到的代谢的原始数据采用 Progenesis QI(v2.1, Nonlinear Dynamics, Newcastle Upon Tyne)软件进行归一化过滤筛选后得到 VIP > 1 和 $P \leq 0.05$ 的差异代谢产物。利用 MetaboAnalyst 5.0 进行正交偏最小二乘判别分析(OPLS-DA)、火山图和通路

分析。化合物种类鉴定和代谢途径表达分别由 HMDB(<http://www.hmdb.ca>)和KEGG数据库构建。通过“ggcor”软件包使用 R 软件表达标记接菌区和标记对照区各种代谢物与土壤中 ^{13}C 富集量的 Spearman 相关分析和 Mantel 检验的结果。

2 结果分析

2.1 菌根复垦下光合碳在植物-土壤系统中的分配

接种 AMF 后根系侵染率为 78.06%,是 CK 的 1.9 倍,土壤菌丝密度也显著高于对照(表 1),表明在研究区 AMF 与紫穗槐形成了良好的共生关系。

表 1 菌根侵染率和菌丝密度

Table 1 Mycorrhizal infection rate and mycelium density

处理	菌根侵染率/%	菌丝密度/(m · g ⁻¹)
AMF	78.06±1.14 a	2.68±0.053 a
CK	41.11±2.61 b	1.51±0.046 b

注: 表中数据为 9 个重复均值±标准差,同列不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

第 1 天标记接菌区叶片的 ^{13}C 丰度最高为 507.88‰,是标记对照区叶片 ^{13}C 丰度的 1.57 倍。随着光合碳的运输,叶片的 ^{13}C 丰度逐渐降低,标记后第 87 天标记接菌区和标记对照区叶片的 ^{13}C 丰度分别为 102.69‰ 和 74.64‰(图 2a)。标记后紫穗槐茎中的 ^{13}C 丰度在采样期间呈现降低的趋势,且标记对照区

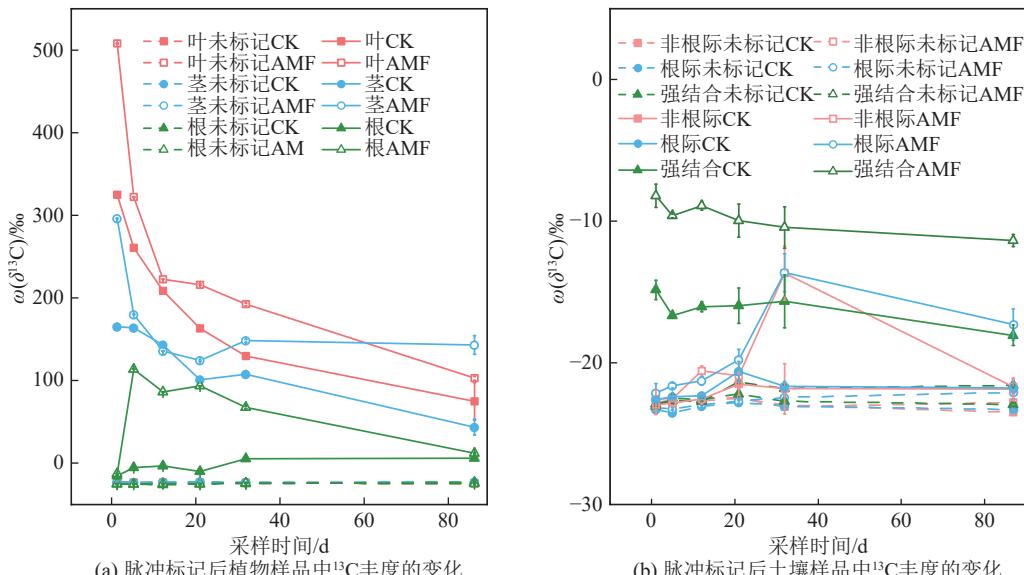


图 2 标记后 $\delta^{13}\text{C}$ 的动态变化

Fig.2 Dynamic change of $\delta^{13}\text{C}$ after labeling

降低的速率比标记接菌区慢,说明接种 AMF 有利于加速光合碳从地上部到地下部的转移。标记后紫穗槐接菌区根部的¹³C 丰度显著高于对照区,且在标记后第 5 天达到最大值,而标记对照区的紫穗槐根部的¹³C 丰度则一直呈缓慢的增加趋势。

标记后强结合根际土的¹³C 丰度显著高于根际土和非根际土,标记接菌区和标记对照区强结合根际土的¹³C 丰度分别为-8.22‰ 和 -14.86‰,标记接菌区是标记对照区的 1.81 倍(图 2b)。根际土的¹³C 丰度标记接菌区在标记后第 32 天达到最大值-13.64‰,标记对照区在标记后第 21 天达到最大值-20.62‰。标记完第 87 天,标记接菌区根际土的¹³C 丰度比标记对照区高 4.47‰。

标记后地上部分的光合碳¹³C 富集比例显著高于地下部分,地上部分的光合碳¹³C 分配比例呈缓慢下降的趋势,且标记接菌区降低的速率是标记对照区的 1.96 倍(图 3)。地上部分富集量减少的同时,地下部分光合碳¹³C 富集量标记接菌区显著高于标记对照区,最大富集量标记接菌区是标记对照区的 4.59 倍,平均富集量标记接菌区比标记对照区提高了 299.26%(图 4)。这说明接种 AMF 有助于加快光合碳¹³C 从地上部到地下部的转移。

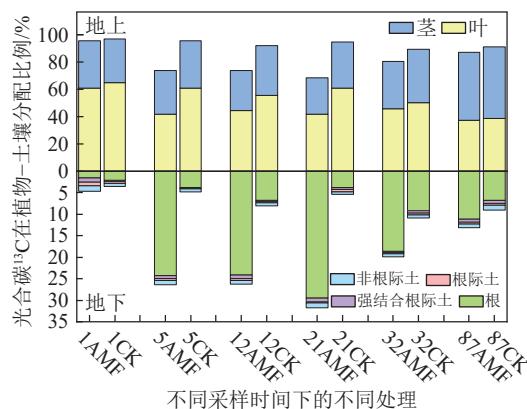


图 3 光合碳¹³C 在植物-土壤系统中地上地下部分的分配比例

Fig.3 Distribution ratio of photosynthetic carbon ¹³C in above-ground portion of plant-soil system

2.2 菌根复垦下光合碳在土壤 POC、MAOC、MBC 中的分配

光合碳¹³C 进入土壤后,更多的分配到了矿物结合态有机碳中,且标记接菌区与标记对照区相比(图 5),接菌显著增加了分配到矿物结合态有机碳中的比例,在第 21 天,标记接菌区分配到矿物结合态有机碳中的比例最高为 90.24%,是标记对照区的 1.32 倍。由图 6 得到,标记接菌区根际土中光合碳¹³C 的富集总量显著高于标记对照区的,且 MAOC 中的富集量显

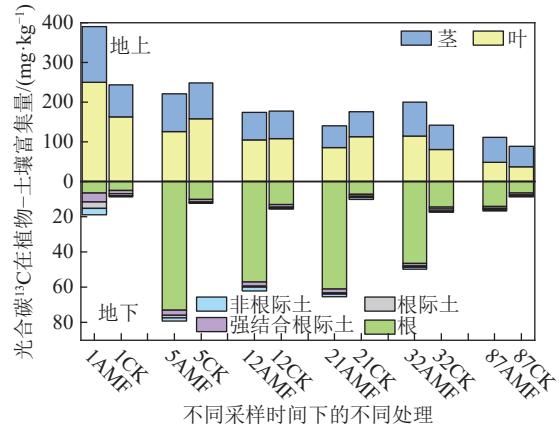


图 4 光合碳¹³C 在植物-土壤系统地上地下部分的富集量

Fig.4 Concentration of photosynthetic carbon ¹³C in aboveground and subsurface parts of plant-soil system

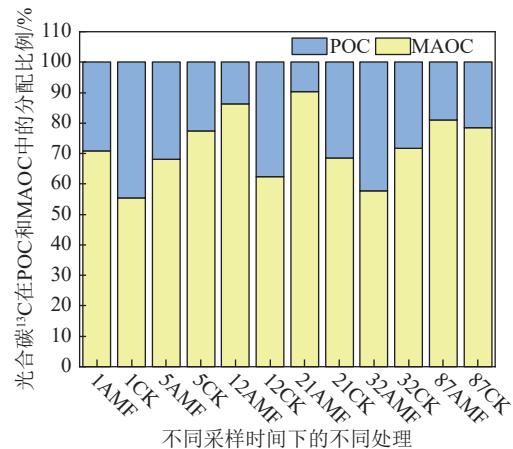
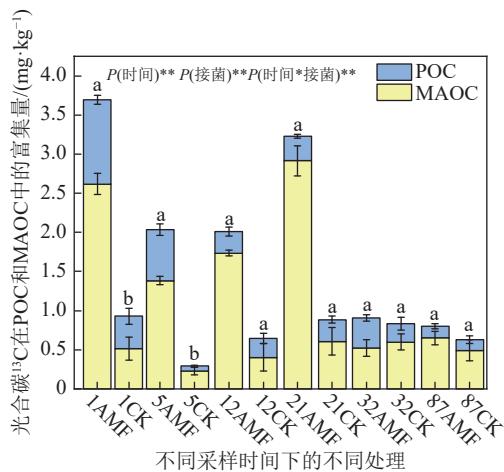


图 5 根际土中光合碳¹³C 在 POC 和 MAOC 中的分配比例

Fig.5 Distribution ratio of photosynthetic carbon ¹³C in POC and MAOC in rhizosphere soil

著高于 POC(图 6)。标记完当天,标记接菌区根际土中光合碳¹³C 的富集总量为 2.62 mg/kg,标记对照区为 0.52 mg/kg,菌根贡献率高达 80%,其中光合碳¹³C 在 MAOC 中的平均富集量标记接菌区比标记对照区多分配了 246.8%,表明接种 AMF 有助于增加根际土中 MAO¹³C 和 PO¹³C 的富集含量,并且增加光合碳¹³C 向更加稳定的 MAOC 中的分配。

标记接菌区光合碳¹³C 在 MBC 中的富集含量显著高于标记对照区,标记接菌区在标记后第 5 天达到峰值,标记对照区在第 12 天达到峰值,且标记接菌区 MB¹³C 最大富集量为 33.03 μg/kg 是标记对照区的 3.91 倍,净富集量标记接菌区为 27.28 μg/kg,标记对照区为 6.73 μg/kg,标记接菌区比标记对照区多富集了 20.55 μg/kg,菌根贡献率为 75.3% (图 7)。标记接菌区在标记后第 21 天 MB¹³C 富集量最小,之后又有所回升,而标记对照区在标记后第 12 天 MB¹³C 富集量一直是缓慢下降。光合碳¹³C 能在 MB¹³C 富集,是



注：其中不同的大写字母表示在 MAOC 中接菌与对照处理存在显著差异 ($P < 0.05$)，不同的小写字母表示在 POC 中接菌与对照处理存在显著差异 ($P < 0.05$)。 $P(\text{时间})$ 为不同时间序列的组间差异， $P(\text{接菌})$ 为接菌与对照不同处理间的组间差异， $P(\text{时间} * \text{接菌})$ 为不同时间序列和不同处理的交互作用，**($P < 0.01$)，*($P < 0.05$)。

图 6 根际土中光合碳¹³C 在 POC 和 MAOC 中的富集量
Fig.6 Concentration of photosynthetic carbon ¹³C in POC and MAOC in rhizosphere soil

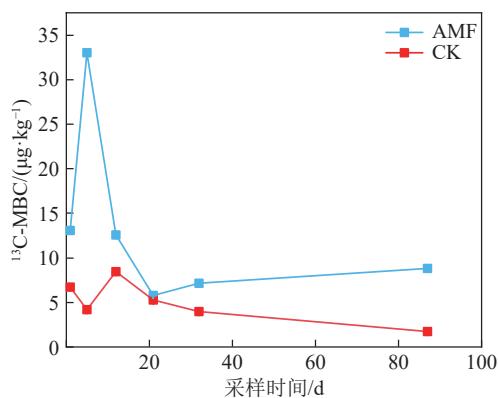


图 7 光合碳¹³C 在 MBC 中的富集含量
Fig.7 Concentration of photosynthetic carbon ¹³C in MBC

因为光合同化产物可以直接通过菌根网络和根际沉积的形式转移到土壤微生物中。

2.3 矿区菌根修复对光合碳在植物—土壤系统中的分配策略的调控

综上，长期菌根修复下可以显著提高光合碳到地下部的分配比例，且标记前期第 5—32 天标记接菌区地下部分分配比例显著增加，菌根贡献率为 22%；第 21—32 天土壤中¹³C 丰度增加速率是第 5—12 天的 2.25 倍，是标记对照区的 6.65 倍。随着标记完成时间增加（第 32—87 天），土壤中光合碳分配速率有明显减缓，但标记接菌区叶片和根系¹³C 的富集量仍高于标记对照区，这部分¹³C 会在后续以枯落物以及根际沉积等方式持续进入土壤，增加土壤碳库来源。

为了明确菌根在调控光合碳的分配与稳定过程

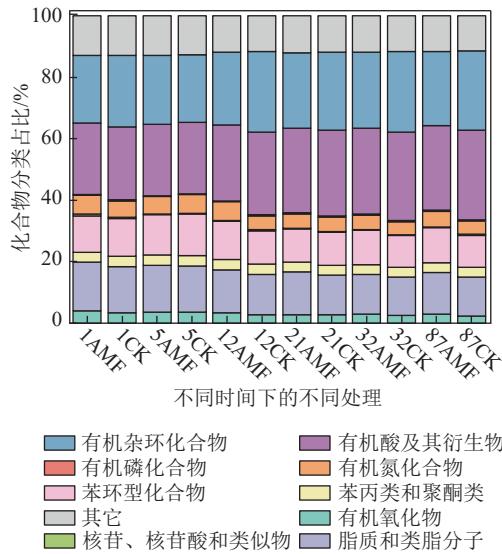


图 8 不同处理下根际土差异代谢产物占比
Fig.8 Proportion of different metabolites in rhizosphere soil under different treatments

是如何发挥自身作用，对标记接菌区和标记对照区的根际土的差异代谢产物进行了提取鉴定（图 8）。鉴定出的差异代谢物种类为有机杂环化合物、有机酸及其衍生物、脂质和类脂分子、苯环型化合物、有机磷化合物、有机氮化合物、核苷、核苷酸和类似物、有机氧化物以及苯丙和聚酮类共 9 种类型。

OPLS-DA 分析（图 9）显示了不同采样天数下 AMF 处理与 CK 处理之间代谢物的差异，在第 1、5、21、32、87 天差异显著，第 12 天差异不显著。为了进一步比较 AMF 与 CK 根际土代谢物的差异，对其进行火山图分析，如图 10，与 CK 相比，AMF 处理下有机杂环化合物、脂类和类脂分子、有机氧化物、有机酸及其衍生物上调明显，苯丙类和聚酮类、氧化磷脂酰乙醇胺下调明显。且标记后第 5、12、32、87 天变化最为显著，菌根在这几个时期的调控作用最为明显，与前文标记前期第 5—32 天内标记接菌区地下部分分配比例显著增加结果相符，说明 AMF 菌丝网络会通过调节代谢物来增加地下部分光合碳的富集。

利用 KEGG 途径分析 AMF 与 CK 处理之间代谢途径的差异（图 11），其主要的差异代谢途径有鞘脂类代谢、甘油磷脂类代谢、卟啉类代谢、类胡萝卜素生物合成、糖酵解、酪氨酸代谢、糖解与糖代谢合成、氨基糖和核苷酸糖的代谢共 8 种代谢途径，其中后 3 种代谢途径均与碳代谢途径有关。

Spearman 相关性和 Mantel 检验表明，脂类和类脂分子、苯丙烷和聚酮类与接菌处理下的土壤¹³C 富集量呈极显著相关 ($P < 0.01$)，与有机氧化物呈显著相关 ($P < 0.05$)（图 12a）。CK 处理下土壤¹³C 富集量仅与

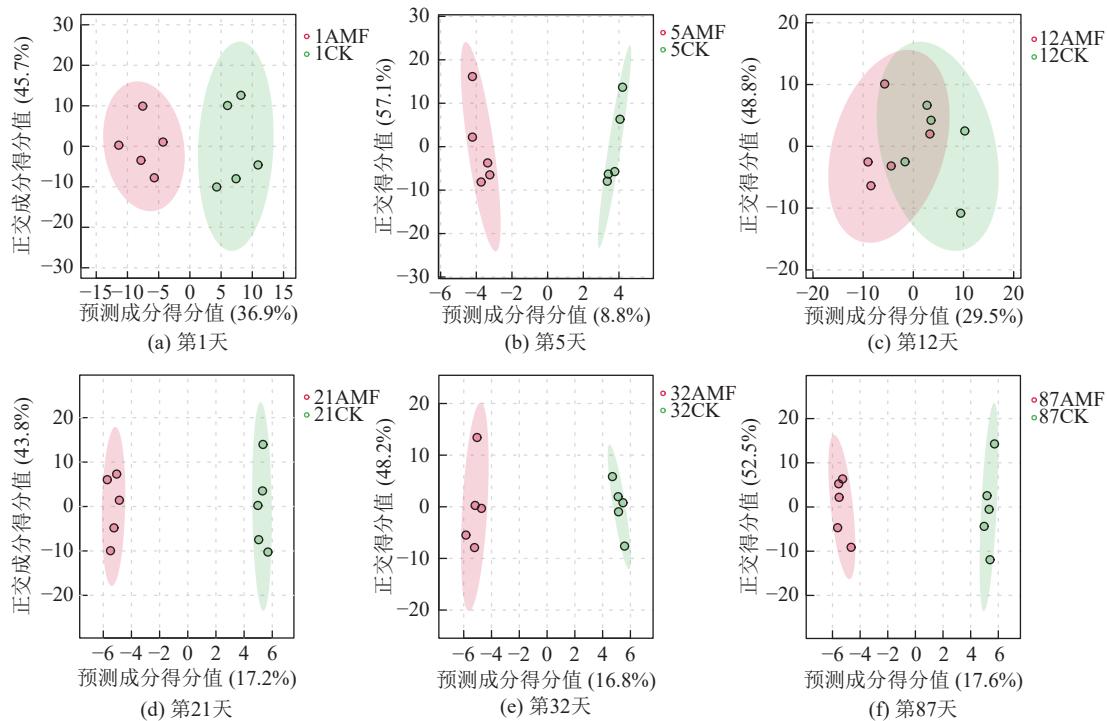


图9 不同处理下代谢物 OPLS-DA 分析

Fig.9 Analysis of metabolite OPLS-DA under different treatments

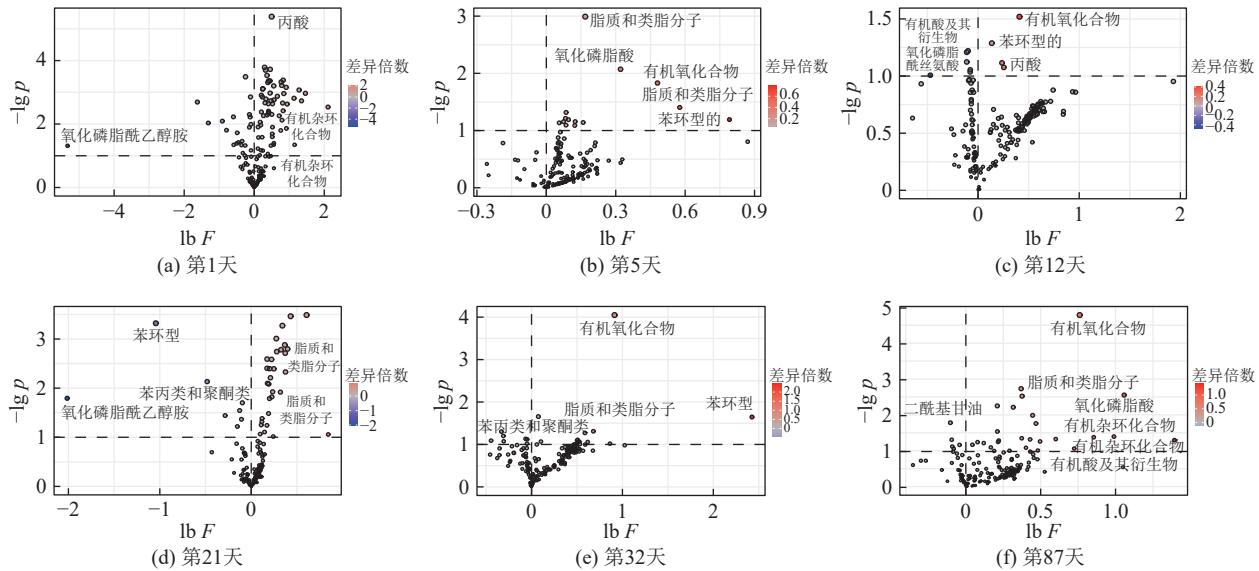


图10 不同处理下代谢物的火山图分析

Fig.10 Volcanic map analysis of metabolites under different treatments

苯丙烷和聚酮类显著相关 ($0.01 < P < 0.05$) (图 12b)。

3 讨 论

3.1 菌根复垦对植物-土壤系统中光合碳的分配影响

原位¹³C 同位素脉冲标记技术可以从起点(光合作用)来示踪量化光合碳在植物-土壤系统中的分配,且脉冲标记不会影响植物生长以及土壤结构^[29],所以目前¹³C 同位素脉冲标记技术被公认为是研究光合碳固定、分配与周转的重要方法^[30]。孔玉华等^[31]的研究

结果发现¹³C 脉冲标记后¹³C 富集含量地上部分显著高于地下部分。魏猛等^[32]在研究光合碳在甘薯-土壤系统中的分配时发现¹³C 首先迅速富集于叶片,在通过茎向根系、土壤运移。以上结果与本文对矿区植物-土壤系统的光合碳的研究结果基本一致,光合碳产生后沿着叶—茎—根—土体的路径进行运移,且地上部分¹³C 富集量远高于地下。其中标记接菌区与标记对照区相比增加了光合碳向地下部分的分配,AMF 可能是促进植物碳向土壤碳转化的关键微生物机制,DE

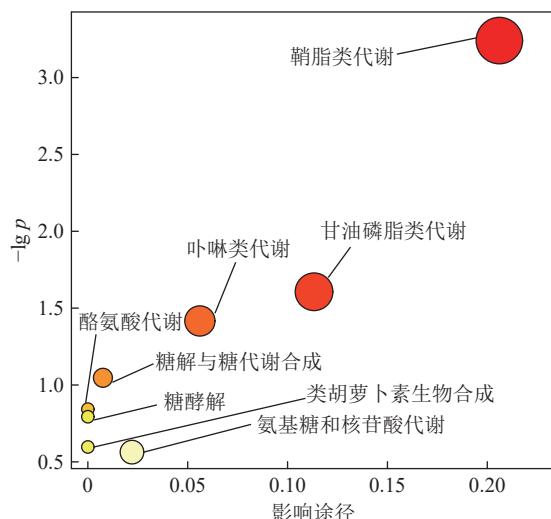


图 11 接种 AMF 和 CK 处理下差异代谢途径

Fig.11 Differential metabolic pathways after inoculation with AMF and CK

DEYN 等^[33]的研究结果也表明与其他土壤微生物相比,丛枝菌根真菌对光合碳向土壤转移的过程中具有重要影响。AMF 不仅可以从植物根系获取植物碳在通过根内菌丝释放到土壤碳库中^[34],还可以通过 AMF 根外菌丝参与枯落物的分解将植物碳输入土壤^[35]。代谢组学结果中 AMF 菌丝网络可以通过调节脂质和类脂分子、有机杂环化合物、有机氧化物、苯丙烷和聚酮类等相关化合物的代谢,影响酪氨酸代谢、糖解与糖代谢合成、氨基糖和核苷酸糖等碳分解代谢途径,最终影响土壤中光合碳¹³C 的富集以及有机碳库的稳定。

碳生物地球化学循环的起点就是植物光合碳的供需以及分配过程,光合作用产生的碳水化合物可用于支撑植物的生长发育等一系列活动^[36]。植物通过

光合作用同化得到的光合碳从地上部分开始向地下部分周转,光合碳运移到根系后,一部分用于实现根组织的呼吸、伸展等一系列生命活动,另一部分则释放到土壤中进行下一步的周转与固存^[37]。研究表明,长期菌根复垦下,标记接菌区的光合碳富集量显著高于标记对照区,证明了长期进行菌根复垦可增加植株体内光合碳的形成,这可能是因为接种 AMF 会增加植物对养分的吸收以及叶绿素含量,进而提高光合作用能力^[38]。土地复垦通过改善土壤养分状况,促进植物以及土壤微生物生长,增加土壤有机碳来源,维持土壤有机碳积累^[39]。同时标记接菌区增加了植株体内光合碳向地下部的分配,进而增加了光合总碳在根系中的分配,印证了 AMF 是驱动植物-土壤之间矿质元素循环的关键介导因子^[40]。所以,光合碳进入土壤后,不仅可以使土壤有机碳的组成和性质发生变化,地下碳的分布也与其有密切关系,进而调控植物-土壤系统的碳循环。

3.2 菌根复垦对植物-土壤系统中光合碳稳定性的影响

基于土壤有机质的来源、性质和功能方面的差异,通过物理-化学联合的方法将土壤有机碳分为颗粒态有机碳(POC)和矿物结合态有机碳(MAOC)^[41]。POC 主要以游离态存在,容易被分解利用,周转速率快;MAOC 则主要以低分子量化合物的“矿物吸附包封”为主,难以被微生物利用,越易在土壤中积累^[42]。所以探究光合碳在 POC 和 MAOC 之间的分配规律,有助于表征其在土壤中的稳定性机制。图 8 可以看出,接菌使光合碳¹³C 更多的以 MAOC 形式固存,增加土壤有机碳的稳定性。这是由于 AMF 通过与其适配的微生物相互作用^[43],促进碳从生物形态向 POC、

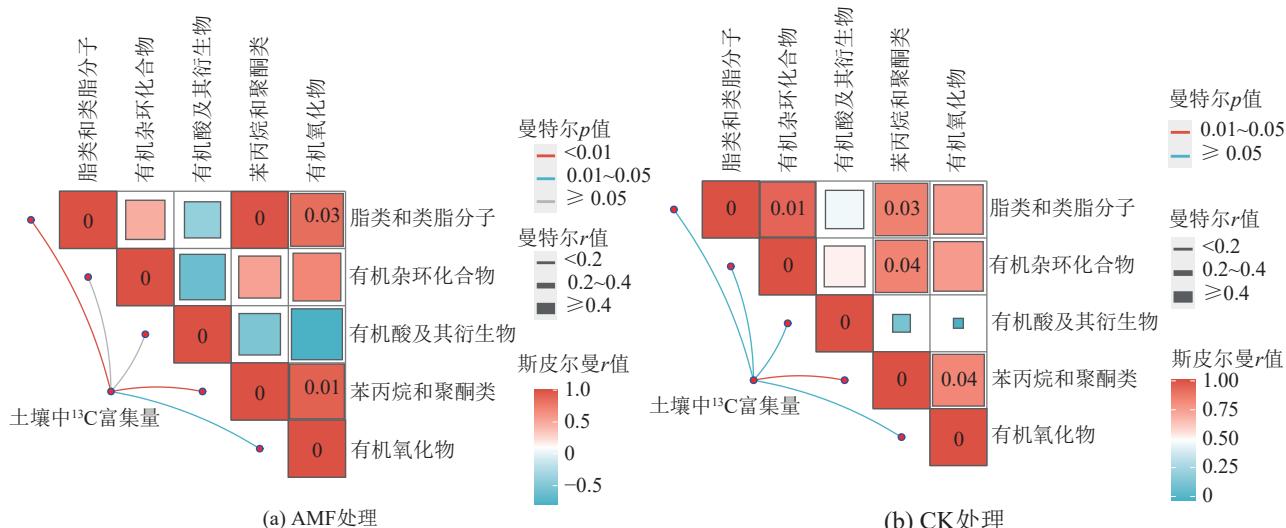
图 12 代谢物与 AMF 处理和 CK 处理下土壤中¹³C 的富集量的 Mantel 分析

Fig.12 Mantel analysis of metabolites and ¹³C enrichment in soil under AMF treatment and CK treatment

MAOC 转移^[44]。AMF 菌丝还可以提供抗拉强度,促进植物源碳沉积到矿物表面,或者释放有机物质与矿物相互作用,从而保护土壤有机碳的稳定^[45]。MBC 作为有机活性碳库,虽然在土壤总有机碳库中占比比较低,但是它对植被和环境变化比较敏感,所以常用于反映土壤有机碳变化的敏感指标^[46]。研究中标记对照区与标记接菌区相比¹³C-MBC 含量达到峰值的时间有所延后,这是由于接菌缓解了由于干旱引起的叶片和土壤中光合产物滞留时间的增加而导致¹³C-MBC 含量达到峰值的时间的滞后,且接菌区¹³C-MBC 净富集量远高于标记对照区,说明菌根网络可以加速光合产物向土壤微生物中的转移并提高土壤有机碳转化能力。

3.3 矿区菌根修复对植物-土壤系统中光合碳分配策略的调控

标记结果显示,在标记第 5~32 天光合碳向地下分配的比例与标记对照相比大幅度提升,这可能是由于 AMF 菌丝不仅自身可以富集更多的光合碳,而且参与调控地下土壤微生物群落的发展从而加速光合碳向地下的分配。肖礼等^[47]在本文研究区的研究结果表明接菌区富营养化群落高于对照区,寡营养化群落相反,菌根真菌通过调节微生物群落组成来影响元素循环,也可以证明 AMF 作用于微生物影响碳循环与稳定。有研究表明,通过标记示踪小麦在短时间内富集到土壤中的光合同化产物碳发现,根内 AMF 菌丝显著富集¹³C^[18]。第 32 天后分配速率有所减缓,而第 81 天后叶片根系中的富集量仍显著高于对照。说明在前期由地上向地下的快速碳传输稳定后,标记接菌区仍然可以通过高¹³C 富集的叶片和根系持续向土壤碳库进行输入。叶片掉落后成为枯落物,枯落物会经过破碎分解、可溶性化合物的淋滤和微生物的分解催化进一步将碳输入到土壤中,形成土壤有机质;或被微生物同化利用转化为微生物源碳固定,与前人研究结果一致^[48]。毕银丽等^[49]的研究同时发现角质、木栓质和蜡的生物合成、卟啉和叶绿素代谢等途径是对接菌后产生主要影响的途径,其中角质代谢途径与植物源碳的形成有关。在第 5、21、32 天接种 AMF 与 CK 处理的代谢物之间差异显著,脂类物质和类脂分子出现明显上调,脂类物质和类脂分子是土壤代谢物库的重要成分,不仅是 AMF 中的储能物质,更是碳循环的主要组成部分^[50],再次证明菌丝网络可以通过调控代谢物的变化,进一步影响土壤有机碳库的变化。KEGG 途径分析发现根际土壤代谢物中酪氨酸代谢、糖解与糖代谢合成、氨基糖和核苷酸糖的代谢等均与碳代谢有关,其中有机质的分解过程中有糖代谢途径

的参与,使微生物在这一过程中可以利用碳源^[51];氨基酸作为蛋白质的结构分子,它的合成与矿化也会影响有机碳的固存与稳定,且脂类和类脂分子、苯丙烷和聚酮类与接菌处理下的土壤¹³C 富集量呈极显著相关,这都说明菌根网络通过调节相关化合物的代谢,影响碳代谢途径,最终影响土壤中光合碳¹³C 的富集以及有机碳库的稳定。

综上所述,在实现矿区减排增汇的过程中提倡微生物复垦,尤其是利用 AMF 进行矿区生态修复,它更有利大量的植物光合碳进入土壤,促进矿区土壤有机碳积累从而提高矿区土壤质量。使得更多的光合碳¹³C 进入土壤稳定碳库,有利于提升矿区土地碳固存能力,提升矿区生态系统碳汇储量,发挥矿区生态碳汇潜能,实现矿区长期可持续高质量发展。

4 结 论

1) 长期菌根复垦能促进光合碳在矿区植物-土壤系统中的积累,标记接菌区平均光合碳富集总量是标记对照区的 1.33 倍;提高光合碳向地下部(植物根系及土壤)的分配比例,标记接菌区地下部分配比例比标记对照区多 13.4%;其中地下部分光合碳¹³C 最大富集量标记接菌区是标记对照区的 4.59 倍,平均富集量标记接菌区比标记对照区提高了 299.26%。

2) 长期菌根复垦增加土壤中光合碳向 MAOC 中的分配比例,标记接菌区比标记对照区增加了 6.67%,平均富集量标记接菌区是标记对照区的 3.47 倍。同时增加了¹³C-MBC 净富集量,标记接菌区¹³C-MBC 净富集量是标记对照区的 4.5 倍,维持了土壤碳的稳定性,有利于光合碳在土壤中的固存。

3) AMF 菌丝网络通过调节脂质和类脂分子、有机杂环化合物、有机氧化物、苯丙烷和聚酮类等相关化合物的代谢,影响酪氨酸代谢、糖解与糖代谢合成、氨基糖和核苷酸糖等碳代谢途径,最终影响土壤中光合碳¹³C 的富集以及有机碳库的稳定。

参考文献(References):

- [1] 李姗姗,袁亮.煤炭工业全生命周期碳排放核算与影响因素[J].煤炭学报,2023,48(7): 2925~2935.
LI Shanshan, YUAN Liang. Carbon emission accounting and influencing factors for whole life cycle of coal industry[J]. Journal of China Coal Society, 2023, 48(7): 2925~2935.
- [2] 卞正富,于昊辰,韩晓彤.碳中和目标背景下矿山生态修复的路径选择[J].煤炭学报,2022,47(1): 449~459.
BIAN Zhengfu, YU Haochen, HAN Xiaotong. Solutions to mine ecological restoration under the context of carbon[J]. Journal of China Coal Society, 2022, 47(1): 449~459.
- [3] 胡振琪.矿山复垦土壤重构的理论与方法[J].煤炭学报,2022,

- 47(7): 2499–2515.
- HU Zhenqi. Theory and method of soil reconstruction of reclaimed mined land[J]. Journal of China Coal Society, 2022, 47(7): 2499–2515.
- [4] 陈淳, 华子宜, 骆占斌, 等. 碳中和语境下绿色矿山建设的逻辑、要义与方略[J]. 绿色矿山, 2024, 2(3): 291–304.
- CHEN Fu, HUA Ziyi, LUO Zhanbin, et al. Logic, essentials and strategies of green mine construction under the context of carbon neutrality[J]. Journal of Green Mine, 2024, 2(3): 291–304.
- [5] 温学发, 张心昱, 魏杰, 等. 地球关键带视角理解生态系统碳生物地球化学过程与机制[J]. 地球科学进展, 2019, 34(5): 471–479.
- WEN Xuefa, ZHANG Xinyu, WEI Jie, et al. Understanding the biogeochemical process and mechanism of ecosystem carbon cycle from the perspective of the earth's critical zone[J]. Advances in Earth Science, 2019, 34(5): 471–479.
- [6] BEILLOUIN D, CORBEELS M, DEMENOIS J, et al. A global meta-analysis of soil organic carbon in the Anthropocene[J]. Nature Communications, 2023, 14(1): 3700.
- [7] OGLE K. Hyperactive soil microbes might weaken the terrestrial carbon sink[J]. Nature, 2018, 560(7716): 32–33.
- [8] AN T T, SCHAEFFER S, LI S Y, et al. Carbon fluxes from plants to soil and dynamics of microbial immobilization under plastic film mulching and fertilizer application using ¹³C pulse-labeling[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 80: 53–61.
- [9] GE T D, YUAN H Z, ZHU H H, et al. Biological carbon assimilation and dynamics in a flooded rice–Soil system[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 48: 39–46.
- [10] CHENG L, BOOKER F L, TU C, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO₂[J]. Science, 2012, 337(6098): 1084–1087.
- [11] 毕银丽, 郭晨, 肖礼, 等. 微生物复垦后土壤有机碳组分及其高光谱敏感性识别效应[J]. 煤炭学报, 2020, 45(12): 4170–4177.
- BI Yinli, GUO Chen, XIAO Li, et al. Identification of soil organic carbon components and hyperspectral sensitivity in microbial reclamation area[J]. Journal of China Coal Society, 2020, 45(12): 4170–4177.
- [12] 毕银丽, 郭芸, 刘峰, 等. 西部煤矿区生物土壤结皮的生态修复作用及其碳中和贡献[J]. 煤炭学报, 2022, 47(8): 2883–2895.
- BI Yinli, GUO Yun, LIU Feng, et al. Ecological restoration effect and carbon neutrality contribution of biological soil crusts in western mining area[J]. Journal of China Coal Society, 2022, 47(8): 2883–2895.
- [13] WU S L, FU W, RILLIG M C, et al. Soil organic matter dynamics mediated by arbuscular mycorrhizal fungi - an updated conceptual framework[J]. New Phytologist, 2024, 242(4): 1417–1425.
- [14] 陈保冬, 于萌, 郝志鹏, 等. 丛枝菌根真菌应用技术研究进展[J]. 应用生态学报, 2019, 30(3): 1035–1046.
- CHEM Baodong, YU Meng, HAO Zhipeng, et al. Research progress in arbuscular mycorrhizal technology[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(3): 1035–1046.
- [15] 王亮, 邓久帅, 王若含. 绿色矿山科学内涵的演进与重构[J]. 绿色矿山, 2023, 1(1): 178–185.
- WANG Liang, DENG Jiushuai, WANG Ruohan. Evolution and reconstruction of the scientific connotation of green mine[J]. Journal of Green Mine, 2023, 1(1): 178–185.
- [16] CHEN X L, SUN M C, CHONG S L, et al. Transcriptomic and metabolomic approaches deepen our knowledge of plant-endophyte interactions[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 700200.
- [17] WIPF D, KRAJINSKI F, VAN TUINEN D, et al. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks[J]. New Phytologist, 2019, 223(3): 1127–1142.
- [18] KAISER C, KILBURN M R, CLODE P L, et al. Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: mycorrhizal pathway vs direct root exudation[J]. New Phytologist, 2015, 205(4): 1537–1551.
- [19] HUBER P, METZ S, UNREIN F, et al. Environmental heterogeneity determines the ecological processes that govern bacterial meta-community assembly in a floodplain river system[J]. The ISME Journal, 2020, 14(12): 2951–2966.
- [20] HU G Q, HE H B, ZHANG W, et al. The transformation and renewal of soil amino acids induced by the availability of extraneous C and N[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 96: 86–96.
- [21] 张延旭. 西部煤炭开采对土壤环境影响及微生物修复研究[D]. 北京: 中国矿业大学(北京), 2016.
- ZHANG Yanxu. Study on the influence of coal mining on soil environment and microbial remediation in Western China[D]. Beijing: China University of Mining & Technology-Beijing, 2016.
- [22] CAMBARDELLA C A, ELLIOTT E T. Particulate soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence[J]. Soil Science Society of America Journal, 1992, 56(3): 777.
- [23] VANCE E D, BROOKES P C, JENKINSON D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19(6): 703–707.
- [24] KLINT S, KELLER A B, WILD A J, et al. Stable isotopes reveal that fungal residues contribute more to mineral-associated organic matter pools than plant residues[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 168: 108634.
- [25] YANG W, ZHANG D, CAI X W, et al. Natural revegetation over ~ 160 years alters carbon and nitrogen sequestration and stabilization in soil organic matter on the Loess Plateau of China[J]. Catena, 2023, 220: 106647.
- [26] 杨沐, 季生连, 郭寰, 等. 枸杞根系中AMF染色方法优化及其侵染率与土壤因子的关系[J]. 山东大学学报(理学版), 2024, 59(11): 40–50.
- YANG Mu, JI Shenglian, GUO Huan, et al. Staining methods on arbuscular mycorrhizal fungi in Lycium barbarum roots and the relationship between colonization rate and soil factors[J]. Journal of Shandong University(Natural Science), 2024, 59(11): 40–50.
- [27] 王思雨, 魏涵, 陈科宇, 等. 丛枝菌根真菌(AMF)孢子、菌丝密度及侵染率定量测定方法[J]. 微生物组实验手册, 2022, B10-101: e2104253.
- WANG Siyu, WEI Han, CHEN Keyu, et al. Method for quantitative determination of spore and mycelium density and infection rate of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF)[J]. Handbook of Microbiome Experiments, 2022, B10-101: e2104253.
- [28] 白雪娟. 山杨和辽东栎光合碳的分配及土壤有机碳的微生物形成机制[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2021.
- BAI Xujuan. Photosynthetic carbon allocation and microbial formation mechanism of soil organic carbon in Aspen and Quercus liaodong [D]. Xianyang: Northwest Agriculture and Forestry Uni-

- versity, 2021.
- [29] 葛源, 贺纪正, 郑袁明, 等. 稳定性同位素探测技术在微生物生态学研究中的应用[J]. *生态学报*, 2006, 26(5): 1574–1582.
GE Yuan, HE Jizheng, ZHENG Yuanming, et al. Stable isotope probing and its applications in microbial ecology[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(5): 1574–1582.
- [30] 张淑静. 不同倍性白花泡桐光合碳在植物-土壤系统中的分配研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2023.
ZHANG Shujing. Distribution of photosynthetic carbon in plant-soil system of Paulownia albilorum with different ploidy [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2023.
- [31] 孔玉华, 朱庆征, 曲安然, 等. 基于¹³C 脉冲标记法探究种植密度对侧柏幼苗生长及光合碳分配的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2022, 57(1): 131–138.
KONG Yuhua, ZHU Qingzheng, QU Anran, et al. Effect of planting density on photosynthetic carbon distribution of Platycladus orientalis seedlings based on ¹³C pulse labeling method[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2022, 57(1): 131–138.
- [32] 魏猛, 赵鹏, 贾志航, 等. 长期不同施肥对光合碳在甘薯-土壤系统中分配的影响[J]. *中国农学通报*, 2023, 39(15): 85–91.
WEI Meng, ZHAO Peng, JIA Zhihang, et al. Effects of different long-term fertilization modes on photosynthetic carbon distribution in sweetpotato cropping system[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2023, 39(15): 85–91.
- [33] DE DEYN G B, QUIRK H, OAKLEY S, et al. Rapid transfer of photosynthetic carbon through the plant-soil system in differently managed species-rich grasslands[J]. *Biogeosciences*, 2011, 8(5): 1131–1139.
- [34] KAKOURIDIS A, HAGEN J A, KAN M P, et al. Routes to roots: direct evidence of water transport by arbuscular mycorrhizal fungi to host plants[J]. *New Phytologist*, 2022, 236(1): 210–221.
- [35] 段嘉靖, 张勇, 郝龙飞, 等. 丛枝菌根真菌和外生菌根真菌对凋落物分解的影响机制[J]. 世界林业研究, 2022, 35(2): 21–27.
DUAN Jiajing, ZHANG Yong, HAO Longfei, et al. Acting mechanisms of AMF and EMF regulating litter decomposition[J]. World Forestry Research, 2022, 35(2): 21–27.
- [36] 辛悦. 氮磷添加对互花米草盐沼碳循环的影响[D]. 南京: 南京师范大学, 2021.
XIN Yue. Effects of nitrogen and phosphorus additions on carbon cycle in Spartina alterniflora salt marsh [D]. Nanjing: Nanjing Normal University, 2021.
- [37] 蔡章林, 赵厚本, 蔡继醇, 等. 用¹³C 标记法研究光合碳在枫香和山乌柏幼苗体内的留存及分配动态[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29(2): 408–413.
CAI Zhanglin, ZHAO Houben, CAI Jichun, et al. Study on the retention and distribution of photosynthetic carbon in Chinese Sapiens and Chinese Sapiens seedlings by ¹³C labeling [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2019, 29(2): 408–413.
- [38] 谭英, 尹豪. 盐胁迫下根施 AMF 和褪黑素对紫花苜蓿生长、光合特征以及抗氧化系统的影响[J]. *草业学报*, 2024, 33(6): 64–75.
TAN Ying, YIN Hao. Effects of root application of an arbuscular mycorrhizal fungus and melatonin on the growth, photosynthetic characteristics, and antioxidant system of Medicago sativa under salt stressss[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(6): 64–75.
- [39] 余健, 房莉, 方凤满, 等. 徐州高潜水位区采煤塌陷地及其复垦土壤碳变化[J]. *煤炭学报*, 2023, 48(7): 2881–2892.
YU Jian, FANG Li, FANG Fengman, et al. Change of carbon of reclamation soil in coal mining subsidence areas with high groundwater in Xuzhou[J]. *Journal of China Coal Society*, 2023, 48(7): 2881–2892.
- [40] TAO J Y, LIU X Y. Does arbuscular mycorrhizal fungi inoculation influence soil carbon sequestration?[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2024, 60(2): 213–225.
- [41] 张睿博, 汪金松, 王全成, 等. 土壤颗粒态有机碳与矿物结合态有机碳对气候变暖响应的研究进展[J]. *地理科学进展*, 2023, 42(12): 2471–2484.
ZHANG Ruibo, WANG Jinsong, WANG Quancheng, et al. Responses of soil particulate and mineral-associated organic carbon to climate warming: a review[J]. *Progress in Geography*, 2023, 42(12): 2471–2484.
- [42] COTRUFO M F, RANALLI M G, HADDIX M L, et al. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter[J]. *Nature Geoscience*, 2019, 12: 989–994.
- [43] YUAN M M, KAKOURIDIS A, STARR E, et al. Fungal-bacterial cooccurrence patterns differ between arbuscular mycorrhizal fungi and nonmycorrhizal fungi across soil niches[J]. *mBio*, 2021, 12(2): e03509–20.
- [44] DE BOER W, FOLMAN L B, SUMMERBELL R C, et al. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2005, 29(4): 795–811.
- [45] SEE C R, KELLER A B, HOBBIE S E, et al. Hyphae move matter and microbes to mineral microsites: integrating the hyphosphere into conceptual models of soil organic matter stabilization[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(8): 2527–2540.
- [46] 杜雪, 王海燕. 中国森林土壤有机碳活性组分及其影响因素[J]. 世界林业研究, 2022, 35(1): 76–81.
DU Xue, WANG Haiyan. Active components of forest soil organic carbon and its influencing factors in China[J]. World Forestry Research, 2022, 35(1): 76–81.
- [47] XIAO L, BI Y L, WANG D D. Mycorrhizal fungi reclamation promotes stoichiometric homeostasis of re-vegetation types and affects soil bacterial function in mining subsidence of northern Loess Plateau[J]. *Forests*, 2023, 14(9): 1720.
- [48] ISAAC S R, ACHUTHAN NAIR M. Biodegradation of leaf litter in the warm humid tropics of Kerala, India[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(9): 1656–1664.
- [49] 毕银丽, 宋雅宁, 白雪蕊, 等. AMF 和 DSE 对紫花苜蓿生长发育及叶片代谢组分的影响[J]. *菌物学报*, 2024, 43(5): 83–97.
BI Yinli, SONG Yaning, BAI Xuerui, et al. Effects of AMF and DSE on the growth and development and metabolic fractions of leaves of *Medicago sativa*[J]. *Mycosystema*, 2024, 43(5): 83–97.
- [50] KEYMER A, PIMPRIKAR P, WEWER V, et al. Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi[J]. *eLife*, 2017, 6: e29107.
- [51] BORE E K, KUZYAKOV Y, DIPPOLD M A. Glucose and ribose stabilization in soil: convergence and divergence of carbon pathways assessed by position-specific labeling[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 54–61.