中国科学: 生命科学 2026 年 第 56 卷 第 8 期: 1951 ~ 1973
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

评 述

# 菌根对森林植物多样性-生态系统功能关系的影响机制: 进展与展望

毛子昆[1,2], 吴雪梅[1,2,3], 叶吉[1,2], 蔺菲[1,2], 房帅[1,2], 王绪高[1,2*]

1. 中国科学院沈阳应用生态研究所森林生态与保育重点实验室, 沈阳 110016
2. 辽宁省陆地生态碳中和重点实验室, 沈阳 110016
3. 山东师范大学地理与环境学院, 济南 250014
* 联系人, E-mail: wangxg@iae.ac.cn

收稿日期: 2025-10-29; 接受日期: 2026-03-25; 网络版发表日期: 2026-07-09
国家自然科学基金(批准号: 32301344, 32525041, 32571797)和国家重点研发计划(批准号: 2023YFE0124300)资助

**摘要** 菌根共生作为森林生态系统最重要的跨营养级生物关系之一, 可以显著影响森林植物多样性、生态系统功能及两者关系, 然而, 森林植物多样性-生态系统功能(biodiversity-ecosystem functioning, BEF)关系的菌根影响机制仍不明确. 基于此, 本文首先阐述菌根影响森林植物多样性和生态系统功能的生理学基础, 并从真菌、菌根、植物三个水平系统总结丛枝菌根和外生菌根等主要类型的特征属性差异. 其次, 本文梳理BEF研究中常见的菌根观点及最新进展, 归纳出真菌-根互作、植物-土壤反馈、菌根网络、菌根类型等四种主要观点, 发现菌根影响森林BEF关系的核心机制仍存在较大争议. 最后, 本文展望该领域未来研究方向, 包括(ⅰ)发展菌根影响BEF关系的多营养级生物互作理论; (ⅱ)构建菌根介导的BEF多水平过程研究框架; (ⅲ)明确BEF关系及其菌根驱动机制的多时空尺度变异规律; (ⅳ)在全球变化背景下, 加强菌根影响森林植物多样性及生态系统稳定性的机理研究, 为深入理解森林植物多样性-生态系统功能关系的菌根影响机制提供新的理论方向和研究思路.

**关键词** 菌根类型, 菌根网络, 生态系统功能, 真菌-根互作, 植物-土壤反馈, 植物多样性

森林是陆地生物圈的主体, 包含陆地上60%以上的生物物种, 并贡献约75%的陆地总初级生产力和约80%的植物生物量[1~3]. 因此, 在全球生物多样性保护和固碳等生态系统服务功能提升过程中, 森林起到重要的基石作用[4]. 生物多样性-生态系统功能(biodiversity-ecosystem functioning, BEF)关系, 是科学认识森林生物多样性和生态系统功能的主要途径之一, 早在达尔文时代就引起生态学家和博物学家们的注意[5,6].

BEF研究是近几十年来生态学领域的热点, 虽然其发展历程比较曲折, 早期研究也存在诸多争议[5,6], 但是随着理论发展和实验证据的积累, BEF正关系已成为大多数生态学家的共识[7~9]. BEF正关系说明全球变化造成的生物多样性丧失, 将进一步削弱人类赖以生存的生态系统服务功能(如固碳能力下降、养分循环失衡等), 强调保护生物多样性对于提高生态系统功能、改善人类福祉的重要意义[9,10]. 然而, 实验科学支

**引用格式:** 毛子昆, 吴雪梅, 叶吉, 等. 菌根对森林植物多样性-生态系统功能关系的影响机制: 进展与展望. 中国科学: 生命科学, 2026, 56: 1951–1973
Mao Z K, Wu X M, Ye J, et al. Effects of mycorrhizae on plant diversity-ecosystem function relationship in forest ecosystems: progress and perspective (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2026, 56: 1951–1973, doi: 10.1360/SSV-2025-0347

© 2026《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

撑的BEF理论体系在面对复杂的自然生态系统时, 仍将面临如物种库差异、尺度效应等诸多难题[11~13]. 实际上, 越来越多的观测研究发现, 森林生态系统的BEF关系存在很大变异性, 甚至有大量负关系存在, 对BEF主流观点提出挑战[14,15]. 一般认为, 这种变异性主要由生物类群丰富多样(植物-动物-微生物多营养级)、生态系统功能复杂多变(多功能)等森林生态系统的自身属性以及外界环境的调控作用导致. 因此, 综合研究生态系统的多营养级生物多样性及其对生态系统多重功能的影响机理, 并预测BEF关系的未来变化趋势, 已成为森林BEF研究领域的前沿方向[5,6,16].

菌根共生是森林生态系统中最普遍、最重要的跨营养级生物关系之一. 经过大约4.5亿年的漫长演化过程, 菌根真菌已经与>80%的陆地植物形成稳定的共生关系, 并帮助植物从土壤中吸收大量的氮、磷等营养成分[17~20]. 研究发现, 菌根真菌可以通过菌丝、分泌物(如分解酶、氧化酶)等多种途径, 营造特殊的菌根际及菌丝际环境, 改变共生植物周围的土壤酸碱环境、物理结构及微生物组成(图1), 参与到有机和无机养分循环等重要的生态系统过程中[21,22]. 因此, 菌根在调控植物关系[23]、应对环境胁迫[22,24]、促进养分循环[25~27]、提高植物生产力[28]等方面均具有重要作用, 不仅会影响森林生态系统的BEF关系模式, 还可能决定森林BEF关系对全球变化的响应趋势[18,29,30].

本文通过梳理近期森林BEF研究中关于菌根的理论观点, 对菌根影响BEF关系的关键生物机理、生态过程等进行归纳总结, 并提出该研究领域存在的问题及未来发展方向. 考虑到大部分森林菌根-BEF研究主要针对植物多样性、生物量、生产力等地上多样性和功能, 且近期综述已对菌根影响地下生物多样性和养分循环等地下功能的关键过程进行规律总结[31~34], 因此, 本文主要关注植物多样性-生物量或生产力关系等地上BEF研究进展. 本文分为三部分: 第1节, 介绍菌根的相关理论知识, 作为后面两部分内容的基础; 第2节, 论述BEF研究的菌根观点及其最新进展, 归纳总结该研究方向存在的主要问题; 第3节, 根据目前存在问题及菌根研究的最新进展, 展望该方向的未来发展趋势.

## 1 菌根理论基础

### 1.1 菌根共生及其生态功能

菌根真菌通过侵染植物体根部组织形成菌根共生体, 在该共生关系中, 菌根真菌帮助植物高效吸收土壤养分、抵御有害微生物并适应胁迫环境等, 而植物体

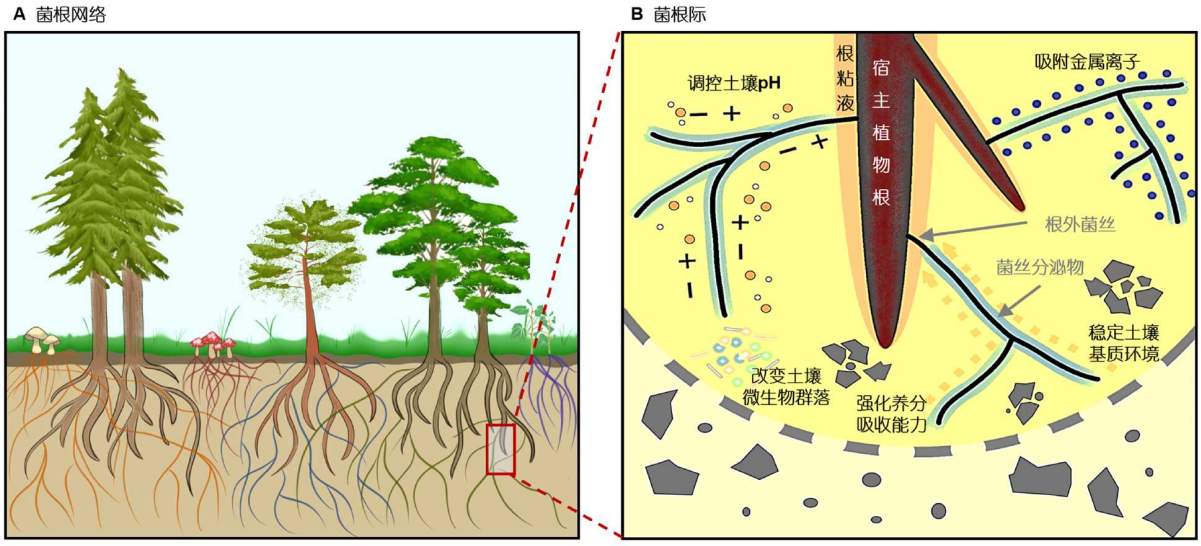



**图 1** 森林生态系统的菌根共生关系. A: 不同菌根真菌(丛枝菌根、外生菌根等)与植物根系形成的地下网络结构, 称为菌根网络; B: 菌根真菌在宿主植物根际外围形成的菌根际

**Figure 1** Mycorrhizal symbiosis in the forest ecosystem. A: The complex underground network formed by different mycorrhizal fungi (arbuscular mycorrhiza, ectomycorrhiza, etc.) and plant roots in forests, which is called mycorrhizal network; B: the mycorrhizosphere developed by mycorrhizal fungi surrounding the roots of their host plants



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

则为菌根真菌提供糖类等生存资源[35,36]. 分子生物学和化石证据显示, 菌根真菌与植物早在4.5亿年前就已形成共生关系, 如今至少有32万种陆地植物长期与菌根真菌共生, 广布于除南极洲外的六个大洲[20,28,37,38]. 目前, 已有一些比较完善的数据库(如FungalRoot)[39,40]帮助确定陆地植物类群的菌根特征.

菌根真菌通过菌丝及其分泌酶(图1B)等调控植物根周围的微生物群落组成, 协助根进行复杂有机养分的吸收, 同时组建复杂的地下菌根网络(图1A), 调控植物种间关系、改变植物群落的生态位分配和养分周转过程[23,41]. 这些作用是菌根影响森林植物多样性和生物量等生态系统功能的重要途径[18], 因此也是催生森林BEF研究中的菌根观点的主要理论基础. 此外, 菌根共生还是植物适应干旱缺水、养分匮乏、盐碱化等胁迫环境的重要策略[22,42,43], 植物与菌根真菌会随环境发生互惠关系到寄生关系的转化(mutualism-parasitism)[44], 强调环境条件在菌根-BEF研究中的重要地位[45,46].

### 1.2 菌根共生类型

迄今为止, 菌根真菌研究已有130多年的历史[19,28], 中国境内的研究也不少于70年[47], 因此, 人们对菌根真菌已有较为系统的基础认识. 据估算, 全球有5万多种菌根真菌, 主要隶属于球囊菌门(Glomeromycota, 或毛霉门(Mucoromycota))、子囊菌门(Ascomycota)和担子菌门(Basidiomycota)[20,28,38,48], 详见FUNGuild, FungalTraits, MaarjAM等多个全球数据库[49~54]和网站平台(https://mycorrhizas.info; https://mycocosm.jgi.doe.gov). 依据其形态学、进化学及宿主植物等信息, 菌根通常被划分为四大类: 丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)、外生菌根(ectomycorrhiza, EcM)、杜鹃花类菌根(ericoid mycorrhiza)和兰科菌根(orchid mycorrhiza).

对于森林生态系统而言, AM真菌和EcM真菌是分布最广泛、功能最重要的两种类型. 其中, AM真菌可与>70%的森林树种共生, 而EcM真菌虽然仅与约2%的树种共生, 但其包含大量森林建群种(贡献约60%的个体)[55]. 由于两者在生理结构、生态功能等多方面均具有显著区别[35], AM和EcM是森林BEF研究中最受关注的两种菌根类型. 本文将AM与EcM的关键特征属性, 分成真菌、菌根、植物三个水平总结于表1, 很多综述也详细介绍这方面内容[19,20,22,26,33,38,46,127]. 杜鹃花类和兰科菌根真菌分别与杜鹃花科植物(Ericaceae)和兰科植物(Orchidaceae)形成共生关系, 兰科植物不属于木本植物, 而杜鹃花科植物多属于林下灌木[128], 因此它们在森林BEF研究中较少涉及. 基于此, 本文主要关注AM和EcM对森林植物多样性、地上生态系统功能及两者关系的影响机理(表1).

## 2 BEF研究中的菌根观点及其主要进展

早在1998年, 已经有研究开始关注菌根真菌对植物多样性和生产力等功能的影响[120]. 二十多年来, 该方向发展迅速, 在实验设计[30]、理论模型[41]、观测研究[124]等方面均有突破, 已成为BEF研究领域的重要组成部分. 本文通过系统梳理这些研究进展, 认为BEF领域的菌根观点主要有四类: 真菌-根互作、植物-土壤反馈、菌根网络、菌根类型. 其中, 真菌-根互作观点的研究思路较传统, 主要关注菌根真菌与宿主植物间的物质能量流动, BEF研究案例不多(第2.1节); 植物-土壤反馈和菌根网络作为菌根研究领域的两个热点, 已经积累大量BEF相关工作, 分别形成植物-土壤反馈观点(第2.2节)和菌根网络观点(第2.3节); 菌根类型观点(第2.4节)形成较晚, 主要关注AM和EcM真菌及宿主植物差异对BEF关系的影响机制, 目前正处于快速发展阶段.

### 2.1 真菌-根互作观点

菌根是菌根真菌与植物根的共生体, 两者在养分交换、信号传输、能量供求等方面的互作过程, 不仅会影响更新、存活、生长等植物个体表现, 还会进一步影响植物多样性及生物量、生产力等生态系统功能[23,28]. 在养分交换方面, 菌根真菌可以帮助植物根提高对土壤氮磷等养分资源的吸收效率, 而植物根则为菌根真菌提供碳水化合物等生存资源, 形成互惠共生关系[70,129]. 一方面, 吸收根和菌根真菌是植物吸收土壤养分的两个关键途径[130], 并且AM和EcM类型树种的养分吸收策略不一致: AM树种倾向于吸收根途径, 而EcM树种更加依赖菌根真菌吸收途径[93,131,132]. 同时, 近期研究强调, 植物根性状存在“自力更生”型(do-it-yourself)根吸收到“外包”型(outsourcing)菌根真菌吸收途径的合作梯度轴: “自力更生”型根吸收策略以高



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

**表 1** 丛枝菌根和外生菌根的特征属性

**Table 1** Main properties of arbuscular mycorrhizae and ectomycorrhizae

| 研究层次 | 特征属性 | 丛枝菌根 | 外生菌根 |
|---|---|---|---|
| (ⅰ) 真菌水平 | 真菌类群[19,20,28,54,56~58] | AM真菌隶属于球囊菌门(Glomeromycota), 包含300~1600种菌物, 且多属于球囊霉属(*Glomus*); AM真菌的起源时间可能早于10亿年前, 在4.5亿年前左右与植物形成共生关系, 代表菌根演化的第一次高潮 | EcM真菌已发现20000种之多, 主要隶属于子囊菌(Ascomycota)和担子菌门(Basidiomycota); EcM共生关系起源于侏罗纪晚期约1.5亿年前, 与松科植物的进化发展密切相关, 代表白垩纪发生的第二次菌根演化高潮; EcM共生关系可能由AM共生关系演化而来 |
| | 微生物关系[59~68] | AM和EcM类型差异不明确: 菌根真菌既可通过Gadgil效应抑制土壤腐生真菌, 也可通过激发效应促进土壤腐生真菌, 主要受土壤基质、pH等影响; 菌根真菌可通过降低土壤pH等方式降低细菌多样性, 但也存在许多与菌根真菌相互促进的“菌根助手细菌”(mycorrhizal helper bacteria)[69]; 菌根真菌(尤其是EcM真菌)可显著抑制土壤病原菌; 一些菌根真菌(尤其是AM真菌)可形成相互协作的“植物-菌根真菌-细菌连续统(plant-AM fungus-bacterium continuum)”[70] | |
| | 生理属性[26,31,37,71~74] | 菌丝生物量较小, 外延范围有限; 孢子一般较大, 扩散范围较远 | 菌丝生物量较大, 辐射范围广; 孢子较小, 传播能力较强, 但多受限于宿主植物的分布而扩散范围较近 |
| | 生态功能[26,31,75~78] | 主要吸收无机养分(尤其是磷), 可吸收简单有机养分, 分泌物(化感物质)较少, 有机质降解能力弱, 但也有一些真菌类群通过与细菌合作增强对有机磷[79]和氮[80]的分解能力 | 对无机和有机养分均可吸收(尤其是氮), 且能够吸收复杂有机养分, 分泌物(水解酶、氧化酶等)较多, 有机质降解能力强 |
| (ⅱ) 菌根水平 | 形态结构[26,38,77] | 菌丝侵入细胞, 有明显“丛枝”结构、泡囊结构(以及孢子) | 菌丝不侵入细胞, 由大量的胞外菌丝形成菌套和哈蒂氏网结构 |
| | 保护功能与宿主特异性[22,23,43,62,81~87] | 保护作用较弱, 很难抵御有害菌的侵害, 对根的保护作用有限; 可以帮助植物适应干旱、土壤酸化、虫害等生物-非生物胁迫环境; 宿主特异性(host specificity)一般较弱 | 保护作用强, 分泌物和菌套结构等对有害菌及有毒物质等有较强的抵御能力, 可以很好地保护根部; 可以帮助植物适应干旱、土壤酸化、虫害等生物-非生物胁迫环境, 适应机理与丛枝菌根不同; 宿主特异性有强有弱, 但一般较丛枝菌根强 |
| | 碳养交换与能量需求[19,31,70,82,88] | 菌根真菌为宿主植物提供氮、磷等养分, 宿主植物为菌根真菌提供糖类等光合产物及能量; 部分AM真菌可以通过配对细菌的方式形成宿主植物-AM真菌-细菌的碳养交换连续统(plant-AM fungi-bacterium continuum); AM真菌能量需求较小, 需要宿主植物提供较少的光合产物 | 菌根真菌为宿主植物提供氮、磷等养分, 宿主植物为菌根真菌提供糖类等光合产物及能量; EcM真菌能量需求较大, 需要宿主植物提供较多的光合产物 |
| | 养分吸收与周转[26,31,41,67,76,89~95] | 侧重于根吸收; 以无机养分周转过程为主, 系统较开放, 养分循环周期短, 邻域土壤pH偏中性且碳氮比(C:N)较低 | 侧重菌根吸收; 以有机养分周转过程为主, 系统较封闭, 养分循环周期较长, 邻域土壤pH酸性较强且C:N较高 |
| (ⅲ) 植物水平 | 树种类群[20,37,39,55,96~100] | 几乎存在于所有树种类群中, 树种丰富, 但包含较多林下种、稀有种等非优势树种, 生物体量较小, 但也有少数种会成为群落优势树种(如鹅掌楸等); 主要分布在热带、亚热带等温暖地区, 在温带地区也比较常见 | 主要出现于两类裸子植物类群(买麻藤科和松科)和28个被子植物类群之中, 树种相对较少, 但包含很多建群种等优势树种(如红松、紫椴、蒙古栎等), 生物体量较大; 主要分布于北方森林(boreal forest)等寒冷地带, 在温带和亚热带地区也有大量分布 |
| | 树种关系[23,41,84,101~108] | AM树种常呈现负密度制约效应及植物-土壤负反馈, 即同种大树对幼苗具有抑制作用, 造成树种聚集性较弱; 树种关系受到AM与EcM树种优势度[109]、土壤条件[35]等因素的影响 | EcM树种常呈现正密度促进作用及植物-土壤正反馈, 即同种大树对幼苗具有促进作用, 造成树种聚集性较强; 研究发现, EcM真菌造成的树种聚集分布, 是维持温带森林植物多样性的关键因素[108], 并且EcM树种有利于提高AM-EcM混交林的物种共存[110] |
| | 生理属性[26,31,111~114] | 比根长总体较小, 存在很大的变异性[115], 且受气候条件影响[116]; 根叶的氮、磷含量高(获取型); 凋落物质量较高, 分解速率较快(与氮含量和木质素等有关) | 比根长总体较大, 根叶的氮、磷含量较低(保守型), 凋落物质量比较差, 分解速率较慢, 但也因情况而异[117~119] |
| | 群落功能及其他方面[18,23,31,63,120~125] | AM真菌多样性促进植物群落多样性和生产力[126]; AM树种主导群落通常土壤微生物较丰富、树种多样性也较高; 种子传播方式以动物传播为主, 种子传播距离较远, 树种分布范围广; 授粉方式以动物媒介为主 | EcM真菌多样性对植物群落影响较小; EcM树种主导群落通常土壤微生物群落组成较单调、树种多样性较低, 而群落生物量、生产力相对较高; 种子传播方式以风力传播为主, 种子传播距离一般, 树种分布范围受限; 授粉方式以风媒为主 |



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

比根长为特点，而“外包”型菌根真菌吸收策略以根直径大为特点[114,133]. 因此，一些研究认为，不同菌根类型树种或不同根性状树种混交可以提升对不同养分资源的互补利用率，进而提高森林植物多样性、生物量/生产力[30,134,135]. 虽然该观点被一些观测研究支持[136]，但是BEF实验研究并未给出足够证据，发现不同菌根类型树种混交并未提高森林生产力[137]，这可能受到树种根性状和菌根真菌的生物特异性、土壤肥力等环境条件的综合调控作用[134,138~140]. 另一方面, 菌根真菌通过吸收植物根提供的碳水化合物形成菌丝体. 近期全球研究估算，植物根每年将大约131.2亿吨固定的温室气体(每年化石燃料燃烧产生$CO_2$排放量的36%左右)输送给菌根真菌形成菌丝体[74], 如此巨量的碳转移肯定会影响到森林生物量和生产力等功能，然而目前还少有BEF研究关注这一过程.

在信号传输和能量供求方面，菌根真菌与植物根之间持续不断地进行分子信息交流和能量互动[28,130]，帮助植物适应干旱、土壤酸化、病原菌侵害、虫害等生物-非生物胁迫环境[22]. 研究显示，被菌根真菌侵染的植物根对病原菌、害虫等具有更强的抵抗力，这不仅是因为菌根真菌提高植物养分吸收能力、缓解病虫害造成的负面影响，还因为菌根真菌可以在不同植物间或植物器官间传输病虫害入侵的预警信号、帮助植物迅速产生挥发性分泌物抵御入侵[22,86,141,142]. 因此，植物根与菌根真菌之间通过信号传输对胁迫环境的适应过程, 可以大大提高植物生存率, 最终提高森林植物多样性和生物量、生产力等功能[22,23]. 然而, 当胁迫环境比较极端时，虽然植物根-菌根真菌互作可以增强森林群落抵抗环境胁迫的能力，但是该互作过程也会消耗植物体大量的能量，最终降低植物生长速率和森林生产力及其稳定性(即生长-防御权衡)[143].

## 2.2 植物-土壤反馈观点

植物-土壤反馈(plant-soil feedback, PSF)指植物通过改变周围的土壤生物和非生物环境、进而影响同种植物适合度的过程，一般根据植物受到的影响差异分为正反馈(正PSF，促进植物的生长表现)和负反馈(负PSF，抑制植物的生长表现)[144~146]. 早期研究发现，菌根真菌及其多样性可以调控植物多样性与生产力的关系模式[120,147]，后续实验和模型研究运用PSF观点对此进行解释. 一方面，森林和草地灭菌实验认为，病原菌等有害微生物驱动的负PSF是造成BEF正关系的重要原因[148,149]，这是因为植物多样性的增加会提高土壤生物多样性、进而降低病原菌造成的负面影响(稀释效应)并提高整体生物量和生产力[150,151]；由于菌根真菌可以降低宿主植物受到病原菌的侵害程度(表1)，因此，菌根真菌可能会抵消负PSF的影响，从而降低BEF正关系强度或造成非线性关系[152]. 然而，也有研究发现，菌根真菌、病原菌等微生物对BEF关系的影响因环境条件而异，灭菌处理主要在土壤肥沃条件下对BEF关系产生影响[153]. 另一方面，模型研究预测，正PSF将降低植物在混交群落中的生产力，而负PSF将提高植物在混交群落中的生产力[154]；由于AM树种多表现负PSF、而EcM树种多表现正PSF[84]，因此，AM树种生产力应该与植物多样性呈现正关系、而EcM树种生产力与植物多样性呈现负关系，这一预测与观测结果相符[155].

Thakur等人[156]指出，PSF至少可以从三个途径影响BEF关系及其随时间的变化规律, 即: 植物分布及其优势度的改变(途径1)、植物表型性状(phenotypic traits)的转化(途径2)以及土壤有害生物(如病原菌)和有益生物(如菌根真菌)的调控(途径3)，而在菌根影响BEF关系的过程之中, 这三个途径可以共同起作用. 例如, 在温带和亚热带森林群落中, EcM真菌可以帮助植物抵御病原菌侵害而驱动正PSF，AM树种比较易受病原菌侵害而表现出负PSF(途径3)[23,157]，导致EcM树种比AM树种具有更高的优势度和更聚集的分布格局(途径1)[158,159]. 同时, EcM树种个体比较高大、AM树种较多但多为矮小的林下种(途径2)[78,110]，因此，森林植物多样性主要受到AM树种分布的影响、而生物量或生产力主要受EcM树种分布的影响，这进一步决定BEF关系模式[123].

近期综述观点认为，菌根共生的宿主特异性是决定PSF如何影响森林植物多样性和生态系统功能的重要因素[160]. 一方面, 特异性共生关系(specialist mutualist)一般造成植物-土壤正反馈，而植物-土壤正反馈会降低植物共存稳定性、从而降低植物多样性；然而，特异性共生关系对森林生产力的作用存在一定的变异性，因宿主植物的到达次序(即优先效应，priority effect)和生产力高低而异[160]. 另一方面，广谱性共生关系(generalist mutualist)造成一种菌根真菌与多种植物形成共生关系，在地下组建多物种交互作用的菌根共



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

生网络. 虽然广谱性共生关系可以影响一些决定植物共存、植物多样性和生产力等生态系统功能的关键机制(如生态位差异、适合度差异、选择效应、互补效应等), 但目前仍很难预测其对森林植物多样性、生态系统功能及两者关系的具体影响结果[160].

此外, 一些研究综述强调环境条件通过影响PSF决定植物多样性、生态系统功能及其关系[161]. 例如, 干旱可能会降低森林凋落物的质量、使土壤层物质更难分解, 导致菌根真菌等参与分解过程的土壤微生物成分更占优势, 进而改变土壤生物环境和养分周转过程, 可以重塑整个生态系统的PSF和BEF关系[161]. 然而, 后续实验证据并不完全支持这一点, 发现干旱缺水确实改变土壤微生物群落, 但是没有影响菌根真菌多样性及BEF关系, 并认为微生物群落的改变主要是对干旱环境的一种缓冲策略[162]. 尽管如此, 植物-土壤反馈为理解植物多样性和生态系统功能随环境的变化提供新思路, 对BEF理论的未来发展起到巨大的推动作用[156,160].

### 2.3 菌根网络观点

菌根网络(mycorrhizal network)是由土壤中连接两个或多个植物根系的菌根真菌菌丝体形成的公共网络结构(图1A)[163~166]. 虽然菌根网络被认为是菌根真菌影响植物群落和生态系统功能的重要途径[151,167], 但是由于准确评估菌根网络作用(尤其是对成熟植物个体的作用)仍存在技术挑战[168,169], 而菌根网络是否及如何影响生态系统功能也一直备受争议[170,171], 因此, BEF研究的菌根网络观点主要停留在理论层面.

一般认为, 菌根网络主要通过两种方式影响森林BEF关系: 即调控植物间的物质交换过程以及造成植物间的相互促进关系(facilitation). 在植物物质交换方面, Simard等人[172]和Jakobsen和Hammer[173]通过综述菌根网络驱动植物物质交换的主要方式和作用强度, 发现其对植物间水分、碳氮磷等多种物质的周转交换均有重要作用, 甚至在干旱条件下提供高达50%的植物用水. 后续研究强调这些物质交换过程对人工林和农田等简单生态系统BEF关系的影响机理[167,174], 但是在天然林等复杂生态系统仍需进一步研究. 例如, 近期天然林研究发现植物种的亲缘关系越近, 种间个体通过菌根网络交换的碳越多[175], 说明植物群落的谱系组成与生物量碳积累的关系可能受到菌根网络的调控作用, 为解释植物谱系多样性-生态系统功能关系提供新思路.

在植物种间促进关系方面, 菌根网络可以缓解植物间的竞争关系, 并通过营养传输等途径平衡植物个体间的营养分配, 驱动植物间的促进关系[176]. 然而, 目前研究证据主要集中于大树个体对周围幼苗的促进作用, 而不同大树个体之间的促进关系证据较少[110,168], 并且种间促进关系还有赖于植物-真菌双方达到成本-收益平衡(cost-benefit)[177]. 近期的BEF理论研究中, 菌根网络造成的植物种间促进关系被归类为间接性生物促进作用(indirect biotic facilitation)[178,179], 并被视为互补效应的产生原因之一[180]. 一般而言, 植物多样性越高的森林、菌根真菌也越丰富, 其菌根网络更加复杂、养分传输效率更高, 最终增强了不同树种对土壤养分的互补利用过程, 提高生产力等生态系统功能及其稳定性[143,178]. 另外, 菌根网络可以帮助宿主植物抵御土壤病原菌侵害, 进而提高宿主植物的存活率与生长率, 这一效应在植物多样性丰富的森林中作用更强, 最终通过提高树种多度及个体生产力来提高整个生态系统的生产力[106,160,179].

### 2.4 菌根类型观点

由于早期菌根-BEF研究多集中于草地生态系统, 而草地生态系统一般以AM类型植物占绝对优势, 因此, 大部分早期菌根观点并不关注菌根类型的作用[30]. 与草地生态系统不同, 森林生态系统(尤其是温带和亚热带森林)主要由AM和EcM植物共同组成, AM-EcM混交是很多森林生态系统的关键特征之一[110]. 近年来, 随着人们对AM-EcM混交林研究的不断深入, 已经逐渐形成专门针对森林生态系统的菌根类型观点. 目前, 菌根类型观点主要包括两种, 即菌根类型混合度(mycorrhizal mixture)假说和菌根类型优势度(mycorrhizal dominance)假说, 实际分别对应传统BEF研究中的互补效应(complementarity effect)与生物量比率假说(mass-ratio effect)[6].

菌根类型混合度假说认为, 由于AM和EcM树种在养分获取和利用方式等多个方面存在明显差异(表1), AM和EcM树种的混合群落具有土壤养分吸收策略的菌根类型互补性(即互补效应), 从而提升对土壤养分的总吸收利用率[136], 提高森林生物量、生产力等功能. 因此, AM和EcM树种的混合群落通常比单一类型



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

群落(即AM树种群落或EcM树种群落)具有更高的生物量和生产力[30,181]. 目前, 该观点已被一些观测和实验研究所证实, 例如Luo等人[182]利用美国森林普查数据研究发现, 在~77%的研究区域内AM-EcM混合群落比AM或EcM单一类型群落具有更高的森林生产力; Luo等人[181]综合全球11个森林植物多样性实验数据后发现, AM和EcM树种的互补效应可以解释树种多样性对生产力的促进作用. 然而, 一些专门设计的BEF种植实验却并不支持这一观点: 例如德国MyDiv实验发现, 虽然AM和EcM树种的生长速率具有明显差异, 但是AM-EcM混合种植并未提高森林生产力, 菌根类型也无法解释植物多样性-生产力的正关系结果[30,137,183]. 实际上, 土壤条件可能是导致MyDiv实验结果不符合预期的关键原因: 通常认为, AM和EcM树种对土壤资源的互补性策略在养分限制条件下更加重要[184], 这明菌根类型混合度观点主要适合于养分受限的森林生态系统, 而MyDiv实验地原为农耕地、土壤条件非常肥沃[183], 因此, 该实验中AM和EcM树种的养分吸收互补性并不强.

与菌根类型混合度假说不同, 菌根类型优势度假说强调AM和EcM树种的类群差异性. 具体而言, AM树种多样性非常高、导致群落整体的多样性主要由AM树种优势度决定; EcM树种个体较高大、生物量较大, 导致群落整体的生物量主要由EcM树种优势度决定; 因此, AM和EcM树种优势度的变化驱动森林植物多样性和生物量、生产力的空间格局, 最终决定植物多样性-生物量或生产力的关系[123,124,185]. 该假说实际上拓展生物量比率假说这一传统BEF理论: 生物量比率假说单独强调关键种对生物量、生产力等生态系统功能的核心贡献[186], 而菌根类型优势度假说则同时强调森林植物多样性(即AM树种)以及生物量、生产力等功能(即EcM树种)的关键贡献种, 因此可以直接预测AM-EcM混交林的植物多样性-生物量或生产力的关系模式. 例如, Mao等人[124]分析温带和亚热带地区7个AM-EcM混交林的植物多样性-生物量关系, 发现随着土壤肥力的提高, AM树种优势度上升、EcM树种优势度下降, 进而降低森林植物多样性, 提高森林生物量; 最终, 菌根类型优势度的改变对植物多样性-生物量关系施加了负效应, 并导致这些森林的植物多样性和生物量在大于0.1公顷尺度上呈现负关系, 从菌根类型角度解释森林BEF关系在较大尺度上呈现负关系的原因[14]. 总之, 该假说认为AM或EcM树种优势度的改变是决定AM-EcM混交林BEF关系的关键因子之一, 而土壤条件[123,124,155,187]、气候因素[188~191]、海拔[185,192]等环境因素, 则可以通过驱动森林菌根类型优势度的变化、间接影响森林BEF关系[193].

虽然菌根类型混合度假说和菌根类型优势度假说的预期不一致, 但是两者都是决定BEF关系的重要机理, 适用于不同的森林类型或研究尺度. 一方面, 由于互补效应在土壤养分受限条件下更加重要, 而菌根类型混合度假说主要基于互补效应提出, 因此有研究发现, 菌根类型混合度假说适用于养分受限的森林生态系统[184,194], 而菌根类型优势度假说可能更适用于养分不受限的森林生态系统. 另一方面, 由于菌根类型混合度假说更加强调小尺度(如<20 m)的种间互作关系, 且目前研究证据主要集中于小尺度的BEF实验或森林小样方研究[181,182], 因此, 该假说更加适合小尺度研究. 与此不同, 菌根类型优势度假说更加关注较大尺度(如>20 m)的物种空间分布规律, 且目前研究证据集中于森林大样地的较大尺度结果[124], 因此, 该假说对较大尺度的BEF关系研究更有指导意义.

近期, Deng等人[195]针对BEF-China亚热带森林生物多样性实验开展研究, 并综合AM和EcM树种在土壤微生物群落、菌根网络、养分重吸收、凋落物分解等多方面的具体差异, 提出菌根类型影响BEF关系的新认识. 在微生物群落和菌根网络方面, 该研究证实EcM树种的优势真菌群落为共生真菌, 而AM树种的优势真菌群落为腐生真菌和病原真菌; 此外, 在高植物多样性的群落中, EcM真菌的相对多度显著下降, 同时AM树种的增加可以限制EcM菌根网络的形成, 这些都说明EcM树种在高植物多样性的群落中将受到AM树种的竞争压力. 在养分重吸收和凋落物分解方面, 该研究发现随着树种多样性的增加, AM树种养分重吸收效率和凋落物分解速率均显著上升, 共同促进AM树种的养分获取能力, 提高AM树种生产力, 造成AM树种生产力与植物多样性呈现正关系. 与AM树种不同, EcM树种的养分重吸收效率和凋落物分解速率随着植物多样性的增加表现出上升和下降的相反趋势, 导致其养分获取能力随着植物多样性增加逐渐弱于AM树种而处于竞争劣势, 造成EcM树种生产力与植物多样性呈现负关系. 综上所述, AM和EcM树种在养分获取策略、微生物群落组成、树



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

种类群特征等(表1)多方面的差异性, 共同决定着AM-EcM混交林的BEF关系模式, 为理解AM-EcM混交林的植物多样性和生态系统功能变化提供理论支撑.

### 2.5 问题与挑战

本文通过对真菌-根互作、植物-土壤反馈、菌根网络、菌根类型等代表性观点进行梳理, 发现菌根影响森林BEF关系的核心机制仍存在争议. (ⅰ) 四种主要观点强调的关键过程不同, 并且缺乏不同过程的比较研究, 导致菌根影响植物多样性和生态系统功能的核心过程尚不清楚: 例如, 真菌-根互作观点侧重真菌与植物的养分交换和信号传递, 菌根网络观点侧重真菌网络对植物关系的调控作用, 然而BEF研究缺乏对植物-真菌养分交换和植物互作过程的系统比较. (ⅱ) 一些观点包含不同的理论假说, 对森林BEF关系的理论预测存在不确定性, 说明这些观点内部尚存争议: 例如, 菌根类型观点包括菌根类型混合度和菌根类型优势度假说, 两种假说对AM-EcM混交林的BEF关系预测不一致, 可能和森林类型、空间尺度等相关(见第2.4节), 需要进一步深挖这些理论假说的适用条件. 综上所述, 虽然菌根-BEF研究极大提高了对森林植物多样性和生态系统功能及其关系的认识水平, 但仍存在理论深度不够、研究系统性不强的明显缺陷, 亟需从以下几方面开展系统性工作.

首先, 随着研究手段的不断提高, 人们发现菌根共生对土壤病原真菌、腐生真菌、细菌微生物及植食昆虫等动物产生一定影响, 然而植物-土壤反馈、菌根网络等观点多仅关注植物-菌根真菌-病原真菌的相互作用, 仍缺乏植物-真菌-细菌-动物等多营养级生物的综合性研究, 存在较大理论缺陷[142,196]. 其次, 菌根作为植物根与菌根真菌形成的共生体特殊性状, 其在真菌水平、菌根水平、植物水平的性状特征和生态功能不同(表1)[127], 然而, 目前真菌-根互作等观点还未关注到菌根作用在这三个水平上的差异性, 不利于深入揭示菌根影响森林植物多样性和生态系统功能的具体生态过程. 再次, BEF关系存在明显的尺度依赖性, 即不同时空尺度上的BEF研究结果差异较大[6,14], 然而前期植物-根互作、植物-土壤反馈、菌根网络等观点证据主要集中于物种组成简单、尺度较小的实验或模型研究, 限制其对大尺度森林管理的指导意义[11,197], 亟需开展菌根影响森林植物多样性和生态系统功能的多尺度综合研究[198]. 最后, 气候变化和人类活动干扰正在改变AM和EcM植物的全球分布, 如AM植物正在逐步取代EcM植物在温带地区及山地区域的原有优势[199~201], 这将极大改变AM和EcM树种在这些地区的优势度和混合度, 对森林植物多样性格局和生态系统功能稳定性造成巨大影响, 但以往菌根类型研究极少关注全球变化下的森林生态系统稳定性问题. 为帮助解决这些挑战性难题, 本文对该领域未来工作做出如下展望(图2).

## 3 未来展望

### 3.1 发展多营养级生物互作理论

目前, BEF领域的关键理论瓶颈之一是缺乏多营养级生物互作理论, 且该瓶颈难题在地下多营养级生物方面更加突出[16,202]. 菌根通过改变土壤真菌-细菌微生物环境、抵御植食动物侵害等途径影响植物多样性和生态系统功能, 为突破植物-微生物-动物多营养级生物互作理论瓶颈提供基础. 近期, 泛真菌网络(concurrent common fungal network)、宿主植物-菌根真菌-细菌连续统(plant-mycorrhizal fungi-bacterium continuum)等多营养级生物互作的新概念不断建立[68,70], 菌根真菌对植物抵御植食动物侵害的帮助作用也越来越受关注[86,141,142]. 未来BEF相关工作可以结合这些最新进展, 发展菌根影响森林植物多样性和生态系统功能的多营养级生物互作理论体系(图2A).

关于菌根真菌与其他真菌微生物的互作规律, 目前BEF研究主要关注菌根真菌-病原真菌互作[196,203,204]. 一方面, 病原真菌仅是寄生性真菌的一部分, 此外, 地下还存在内生性真菌、腐生性真菌, 可与菌根真菌组建复杂的泛真菌网络[68]. 在泛真菌网络中, 菌根真菌可与其他真菌产生协同或拮抗关系(如菌根真菌与腐生真菌间的激发效应和Gadgil效应)[65,67], 进而提高或降低(甚至完全抵消)菌根真菌对植物多样性和生态系统功能的影响[68]. 另一方面, 随着多组学、环境DNA(environmental, eDNA)、生态网络分析等新技术的发展, 多类群真菌监测、多营养级生物网络功能分析越来越方便[205~208]. 因此, 未来BEF研究需要在泛真菌网络概念指引下, 利用多组学、生态网络等技术手段, 明确菌根真菌与其他真菌微生物的互作规律



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

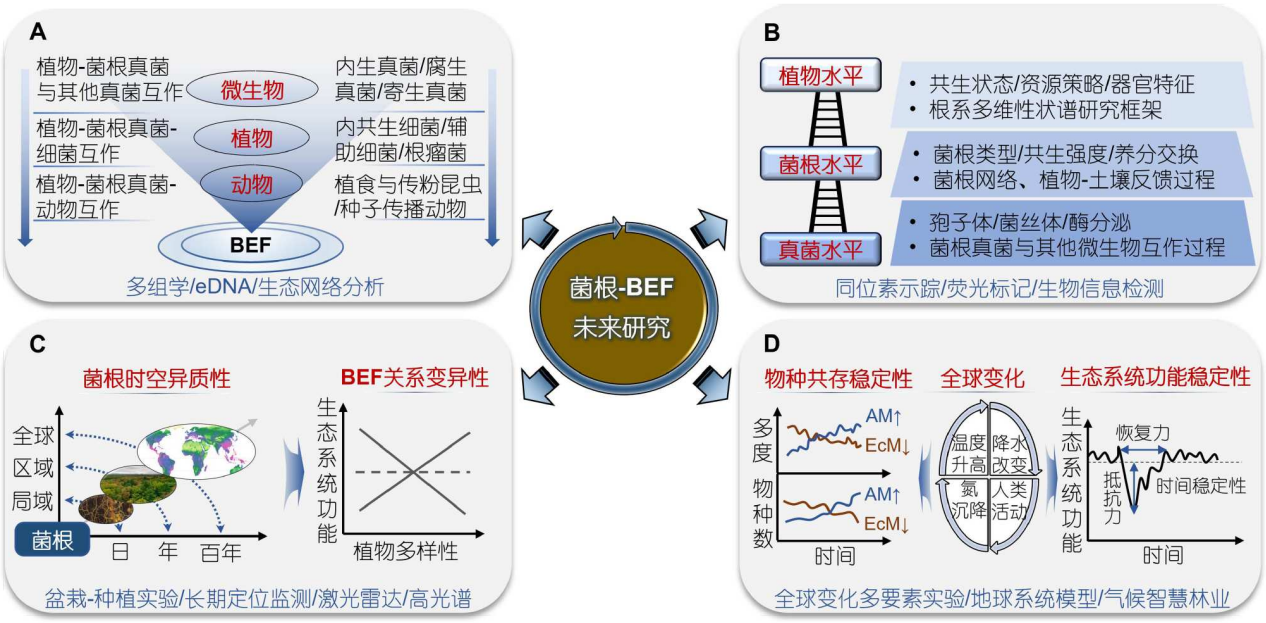



**图 2**　菌根影响森林BEF的未来研究展望. A: 多营养级生物互作理论; B: 多水平过程研究框架; C: 多时空尺度变异规律; D: 全球变化与生态系统稳定性

**Figure 2**　Prospects of studies about mycorrhizal effect on forest plant BEF. A: The multitrophic theory of mycorrhizal effects on BEF relationships; B: the hierarchical framework to integrate ecological processes by which mycorrhizae affect BEF relationships; C: the spatiotemporal variability in BEF relationships with the mycorrhizal function; D: the mycorrhizal contributions to forest ecosystem stability under global change

及其对森林植物多样性和生态系统功能的协同影响机制[196].

关于菌根真菌与细菌微生物的互作规律，目前比较受关注的研究包括: 内共生(endobacteria)或菌根际细菌(hyphospheric bacteria)与AM真菌及其宿主植物形成的“植物-菌根真菌-细菌连续统”[60,70]，菌根共生辅助细菌(mycorrhizal helper bacteria)在EcM真菌-植物共生过程中的关键作用等[209,210]. 这些细菌可以促进菌根共生关系的形成，还与菌根真菌合作调控植物生长、碳氮磷循环等关键过程，是影响森林BEF关系的重要因素[66,211]. 例如, Shi等人[212]基于NaBEF-China实验发现，植物多样性通过调控AM真菌、细菌等土壤微食物网间接影响森林生态系统多功能，强调植物-菌根真菌-细菌互作在森林BEF研究中的重要性. 此外，根瘤菌作为长期备受关注的特殊细菌类群，可与菌根真菌同时和豆科植物形成共生关系，共同提高宿主植物养分获取能力[213]. 研究发现，根瘤和菌根双共生植物的生产力显著高于根瘤或菌根单共生植物个体，形成共生多样性驱动BEF关系的未来研究框架[214]. 然而，目前这些研究局限于控制实验或理论模型方法，植物-菌根真菌-细菌互作关系在天然林生态系统中的变异规律如何? 其怎样影响植物多样性和生态系统功能? 这些问题尚需进一步深入研究.

关于菌根真菌与动物的互作规律，近期研究强调菌根真菌对植食昆虫的抵抗作用[86,142]，认为菌根真菌可以缓解植食昆虫造成的负面影响，提高森林植物多样性和生物量、生产力等功能(见第2.1节). 然而，AM和EcM真菌与植食昆虫的互作规律存在较大差异，该差异在未来气候变化下将进一步扩大[215]，因此，森林BEF研究需要进一步考虑AM和EcM植物对植食昆虫的不同响应模式. 除植食昆虫外, 菌根真菌还与传粉昆虫、种子传播动物等存在联系: 研究发现, 增加AM真菌多样性可以提高植物花对传粉昆虫的吸引力[216]; AM植物主要依靠动物传播种子和花粉, 而EcM植物主要是风力传播方式[125]，说明AM真菌及其宿主植物与动物的互作关系比EcM植物强. 近期森林大样地研究发现，植物与AM, EcM真菌和动物之间的不同互作关系, 可以解释全球森林植物多样性“随纬度升高逐渐降低”的分布格局[108]，为继续在BEF领域深挖植物-菌根真菌-动物互作机理提供新方向.



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

### 3.2 构建多水平过程研究框架

BEF领域已经积累了至少几十种理论假说, 不同理论关注的生态过程存在差异, 导致BEF关系的关键驱动过程仍存在很大争议[6]. 为调和这些争议, 多水平过程认识框架认为[217], 新陈代谢等初级生物化学过程决定资源竞争等低水平生态过程, 低水平过程继续向上影响互补效应等高水平生态过程, 最终决定BEF关系模式. 相较而言, 目前与菌根相关的BEF理论仍较少, 但同样需要明确不同生态过程的层次关系, 以免重蹈当前BEF驱动过程混乱的覆辙[180]. 近期, Chaudhary等人[127]提出“菌根性状统一框架”, 将菌根性状分为三个水平: 真菌水平、菌根水平和植物水平, 本文已将丛枝菌根和外生菌根的主要特征属性按照三个水平总结于表1. 基于此, 未来研究可以在多水平过程认识框架指引下, 从真菌、菌根、植物水平系统探究菌根影响森林植物多样性和生态系统功能的关键生态过程(图2B).

真菌水平性状主要包括真菌孢子体、菌丝体、菌丝套(主要针对EcM类群)特征及其衍生性功能(如菌丝长度和产量、分解酶分泌能力), 还包括菌根真菌与其他微生物群体的互作属性等(详见第3.1节)[127]. 例如, 菌根真菌可帮助宿主植物抵御病原菌侵害(表1), 促进宿主植物的个体功能表现, 提高其对群落多样性和生态系统功能的贡献[193,218]. 本文认为, 由于同种宿主植物的共生菌根真菌具有较大的个体差异[219~221], 真菌水平的菌根性状主要决定植物个体(而非森林群落)的生物化学过程, 导致真菌水平过程很难直接预测森林BEF关系, 其主要支撑菌根水平和植物水平研究工作(图2B)[219,222]. 然而, 目前很多重要的真菌水平过程尚缺乏关注, 不利于在菌根和植物水平深入挖掘BEF关系的菌根影响机制: 例如, EcM真菌可根据菌丝形态学特征分为不同类型(如短距离和长距离探查类型), 并在土壤养分获取、腐殖质塑造等方面表现出较大差异[223,224], 说明简单将菌根类型分为AM和EcM, 忽略每个类型内部差异的现行研究模式, 很难揭示菌根类型影响BEF关系的具体生理过程.

菌根水平性状主要包括菌根类型、共生强度(菌根侵染强度)、宿主特异性、植物-真菌养分交换速率以及一些特殊共生结构等(如EcM的哈蒂氏网和AM的“丛枝”结构)[127]. 作为最受关注的菌根性状水平, “真菌-根互作”“植物-土壤反馈”“菌根网络”“菌根类型”等几种BEF研究的主流观点大多关注该水平过程(详见第2节). 然而, 菌根水平性状会随环境条件、植物生长阶段等发生变化[127], 为这些研究带来极大不确定性. 例如, 考虑菌根类型的BEF种植实验基本假设之一, 是假定AM和EcM树种的共生属性不随其生长发生变化[181]; 然而, 一些树种的菌根类型随生长阶段改变, 菌根真菌的宿主特异性和侵染强度也随植物群落组成、土壤磷等资源可利用性发生变化[87,225~227], 可能导致一些不显著的BEF实验结果[137,183]. 因此, 未来BEF种植实验需关注树种的共生真菌侵染过程及其随植物生活史的变化规律[210,228,229]. 此外, 随着同位素示踪、荧光标记等新技术的快速发展, 开拓菌根-BEF领域以物质-能量循环为基础的生态过程研究前沿[140,230,231], 然而, 目前这些研究集中于土壤碳及养分循环等地下功能的驱动过程[33], 未来需要加强植物生产力、生物量碳储量等森林地上功能方面的研究[22].

植物水平性状主要包括菌根共生状态(专性共生*vs*.兼性共生)、植物器官特征(如根/叶/种子)、资源获取策略(保守型*vs*.获取型)、演化历史、资源分配策略、根系分泌物等[127]. 首先, 植物水平过程研究必须建立在真菌和菌根水平过程基础之上(图2B), 否则将难以揭示菌根的具体影响过程: 例如, AM植物主要靠动物传播种子、传播距离较远, EcM植物主要依赖风力传播种子、传播距离相对较近[125]; 然而, 这些植物水平过程不能直接预测菌根如何影响森林植物多样性和生态系统功能, 因为无法分离菌根共生和其他植物属性(如针叶树种*vs*.阔叶树种)的作用[31]. 此外, 经过>4亿年的协同演化, 植物不仅可依据共生菌根真菌类型划分为AM植物、EcM植物等不同类型(表1), 还可以按照菌根共生状态分为专性共生植物、兼性共生植物和非菌根共生植物, 表征植物对菌根真菌的依赖程度[232,233]; 然而, 目前还未见森林BEF研究关注菌根共生状态的影响过程. 根系二维性状谱观点认为[114,234], 植物类群在合作梯度轴上的位置反映其菌根共生状态, 即“自力更生”型主要是非菌根共生植物, “外包”型主要是专性共生植物, 而兼性共生植物处于该轴的中间部分[232]. 有趣的是, 前期研究发现AM树种的氮磷含量显著高于EcM树种, 支持AM和EcM树种分别为资源获取型和资源保守型植物[31,112,195], 说明植物类群在资源获取策略轴上的位置与其菌根类型密切相关. 因此, 根系二维性状谱的资源获取策略轴和合作梯



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

度轴分别与菌根类型和菌根共生状态相关，为发展BEF关系的菌根类型-共生状态协同影响机制提供框架支撑. 此外，一些研究将该二维性状谱与根系分泌物、植物演化历史等建立联系[115,133,234]，并通过耦合叶性状、木材性状、种子特征、繁殖策略等植物地上性状形成多维性状谱体系[115,235]. 未来的森林BEF研究可以在根系多维性状谱框架的引导下，系统探讨BEF关系受菌根等植物多维性状的协同调控过程.

### 3.3 明确多时空尺度变异规律

近年来，BEF研究迎来实践应用方面的诸多质疑，认为传统的BEF实验研究无法指导森林经营管理实践，关键限制原因是缺乏多时空尺度系统研究[11~14]. 该尺度问题在传统的菌根工作中同样突出：大部分研究都基于环境均质、周期短暂、物种稀少的盆栽或野外控制实验完成，与环境异质性强、生命周期长、物种丰富的天然林具有极大差别[197,236,237]，因此近期观点认为，菌根的生态作用已经被严重夸大[171,219]，为该领域未来发展带来不确定性. 未来工作需要突破目前的数据方法瓶颈，开展多时空尺度系统研究，明确菌根对森林植物多样性和生态系统功能影响的尺度变异规律(图2C).

在空间尺度方面，目前菌根-BEF工作主要依托三类森林研究平台：尺度最小的森林种植实验平台(如TreeDivNet)[181]、尺度居中的样点监测平台(如FIA)[182]、尺度最大的森林大样地平台(如ForestGEO和CForBio)[124,159]. 其中，森林种植实验发现AM和EcM树种混交造成的互补效应，可以驱动正的植物多样性-生产力关系[181]；然而，德国MyDiv平台作为最具代表性的菌根-BEF森林种植实验之一，其实验结果并不支持该观点[137,183]，说明局域尺度实验研究的结果变异性较强. 同样，区域尺度样点研究也存在很大的地区差异性：在美国温带森林，AM和EcM树种混交有利于提高森林植物多样性和生产力[182,238]，然而中国东北温带及南方亚热带森林的研究结果不支持这一点，发现EcM树种优势度与气候条件对森林生物量/生产力存在交互作用[188,190,193]. 种植实验和样点研究的观测尺度(即样方大小)单一且一般小于0.1公顷，进一步限制了其对大尺度森林管理实践的指导价值[11]. 与此不同，全球森林大样地平台的监测面积一般在20公顷以上，可以支撑BEF关系的跨尺度研究：近期工作基于全球温带和亚热带森林大样地，发现菌根类型和土壤肥力异质性共同驱动植物多样性-生产力关系“由正变负”的空间尺度效应[124]，强调在森林大样地平台开展菌根-BEF跨尺度研究的未来潜力. 另外，随着激光雷达、高光谱等遥感监测技术的不断完善，一些研究尝试运用遥感技术在更大尺度上开展工作[239]；虽然不同菌根类型植物的遥感属性差异主要依赖于其进化历史[240]，但这些前期工作仍为未来开展全球-区域-局域多尺度的菌根-BEF研究提供新思路[198].

在时间尺度方面，可以将主流研究方式归为三类：短期的盆栽实验-理论模型耦合方法[150]、中短期的野外种植实验方法[195]、中长期的森林监测方法[185]. 目前，由于短期盆栽实验无法准确模拟生活史周期长的天然林生态系统，而长期森林监测很难将菌根影响从众多影响过程(如环境异质性)中剥离出来，中短期野外种植实验成为最受关注的菌根-BEF研究方式(如MyDiv和BEF-China实验平台)[183,195]. 然而，本文认为这种方法仍存在一些缺陷需盆栽实验和森林监测方法补足：(ⅰ) 种植实验采用的物种组合标准很难反映自然环境下的群落构建结果(如扩散限制、环境选择等)[13]，常忽略植物与菌根真菌在森林长期演替过程中的共生关系变化[82,241]，需要不同演替阶段森林的长期监测研究明确BEF关系的长周期变化规律；(ⅱ) 野外种植实验一般直接栽种个体较大、易于存活的幼苗/幼树，关注菌根真菌在养分吸收、抵抗逆境方面的作用[30,242]，忽略其在幼苗早期阶段对病原菌等的抵御作用，需专门设计短期盆栽实验、发展理论预测模型来弥补这些研究缺陷[105,153]. 未来菌根-BEF研究应该根据菌根共生的全周期特点，建立盆栽实验、理论模型、种植实验、森林监测一体化的研究体系，在菌根侵染繁育(日-月尺度)、植物生长发育(月-年尺度)、森林演替发展(十年-百年尺度)等不同时间尺度上，明确菌根对森林植物多样性和生态系统功能的影响机理(图2C).

### 3.4 开展全球变化下的森林生态系统稳定性研究

近百年来，受温度持续升高、降水格局改变、人类活动干扰等全球变化影响，全球森林生态系统稳定性不断下降，严重制约新时代生态文明建设目标的实现[243,244]. 因此，越来越多的菌根-BEF研究开始关注森林生态系统稳定性及其对全球变化的响应规律，涉及



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

时间稳定性、抵抗力、恢复力等不同稳定性维度[237,242,245]. 然而, 在全球变化背景下, AM和EcM树种的分布规律正发生方向性变化[200], 这对森林生态系统稳定性的未来影响尚不明确. 研究显示, 由于AM和EcM树种对氮元素的利用策略不同[76], 长期氮沉降使温带森林的AM树种优势度持续上升、EcM树种优势度逐渐下降[200]. 此外, 持续的人类活动干扰同样导致AM树种优势度上升、EcM树种优势度下降的未来趋势[200]. 因此, 未来研究应该考虑全球变化导致的森林菌根类型优势度改变, 预测AM树种优势度上升、EcM树种优势度下降将如何影响森林生态系统稳定性(图2D).

目前, 有两类研究关注菌根类型优势度变化对森林生态系统稳定性的影响机理, 分别强调森林物种共存稳定性和生产力等功能稳定性. 针对物种共存稳定性, 一些研究认为AM树种优势度上升将提高森林物种共存稳定性, 这是因为AM树种具有更强的植物-土壤负反馈[84]和同种负密度制约效应[107], 可通过限制同种个体的过度聚集来提高物种共存稳定性(AM树种稳定化假说)[23]. 另一些研究则认为, EcM树种优势度下降将降低物种共存稳定性, 这是由于EcM成树邻域积累EcM有益菌[78,246]、抑制土壤病原菌等有害菌[104,157,247], 可以促进物种稳定共存(EcM树种稳定化假说)[110]. 还有研究认为, AM和EcM树种通过互补利用有限的养分资源来促进物种长期共存[30,136], EcM树种优势度下降将改变这种互补效应, 其对物种共存稳定性的影响依赖于菌根类型优势度初始状态(AM-EcM互补假说). 因此, 目前关于AM树种优势度上升、EcM树种优势度下降对森林物种共存稳定性的未来影响尚存很大争议[110], 成为菌根-BEF未来研究需要解决的关键问题之一.

针对生态系统功能稳定性, 近期研究发现EcM树种优势度下降将降低功能稳定性[248], 主要因为EcM树种是决定森林生态系统功能稳定性的建群树种[249,250]; 此外, EcM树种个体高大, 导致EcM树种占优势的森林生物量更高[124,193], 生物量高的森林一般具有更强的抗干扰能力、生态系统功能更加稳定[245]. 因此, 菌根类型优势度对物种共存稳定性和生态系统功能稳定性的影响并不一致. 本文认为, 未来BEF研究需要同时关注物种共存稳定性与生态系统功能稳定性[217,251], 建立菌根类型优势度变化影响森林生态系统稳定性的综合性理论框架, 更好地服务于全球变化下的森林生物多样性保护和生态系统恢复实践(图2D)[46].

最后, 温度升高、降水改变、氮沉降、人类活动干扰等全球变化过程并非单独发生, 因此, 预测森林生态系统稳定性在多种全球变化影响下的发展趋势, 成为未来研究工作的重点和难点[243,252]. 近期研究发现, 温度升高、氮沉降等全球变化因子对森林生态系统的影响受菌根类型的调控作用[253,254]. 然而, 前期的菌根-BEF研究工作主要基于控制实验等单要素、中短期平台(见第3.3节), 很难揭示全球变化因素对生态系统稳定性的长期交互式影响, 造成理论研究范式与现实实践需求的脱节[244,255]. 近年来, 随着森林监测技术、人工智能等数据分析技术的飞速发展, 强调大数据集成预测和智能化信息处理的气候智慧林业理念和地球系统预测模型应运而生[243,256], 为全球变化下的森林生态系统稳定性研究提供新模式. 未来菌根-BEF研究应该结合全球变化多要素控制实验[255]、多全球变化参数的地球系统模型[243]、多技术耦合的气候智慧林业监测分析手段[256]开展综合性研究工作, 系统揭示森林生态系统稳定性对未来全球变化的响应模式及其受菌根的调控机理(图2D), 为提升森林生态系统多样性、稳定性、持续性等重大需求提供菌根方面的具体应对方案[46].

## 参考文献


1 Pan Y, Birdsey R A, Phillips O L, et al. The structure, distribution, and biomass of the world's forests. Annu Rev Ecol Evol Syst, 2013, 44: 593–622

2 Pan Y, Birdsey R A, Phillips O L, et al. The enduring world forest carbon sink. Nature, 2024, 631: 563–569

3 State of the World's Forests 2020 Edited by Food and Agriculture Organization of the United Nations. Available from URL: https://www.fao.org/state-of-forests/2020

4 Yang Y H, Shi Y, Sun W J, et al. Terrestrial carbon sinks in China and around the world and their contribution to carbon neutrality (in Chinese).




https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

Sci Sin Vitae, 2022, 52: 534–574 [杨元合, 石岳, 孙文娟, 等. 中国及全球陆地生态系统碳源汇特征及其对碳中和的贡献. 中国科学: 生命科学, 2022, 52: 534–574]
5 Xu W, Ma Z Y, Jing X, et al. Biodiversity and ecosystem multifunctionality: advances and perspectives (in Chinese). Biodivers Sci, 2016, 24: 55–71 [徐炜, 马志远, 井新, 等. 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. 生物多样性, 2016, 24: 55–71]
6 Ali A. Biodiversity-ecosystem functioning research: brief history, major trends and perspectives. Biol Conserv, 2023, 285: 110210
7 Hooper D U, Chapin Iii F S, Ewel J J, et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol Monogr, 2005, 75: 3–35
8 Tilman D, Isbell F, Cowles J M. Biodiversity and ecosystem functioning. Annu Rev Ecol Evol Syst, 2014, 45: 471–493
9 Eisenhauer N. Mechanisms Underlying the Relationship between Biodiversity and Ecosystem Function. Cambridge: Academic Press, 2019. 61
10 Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature, 2012, 486: 59–67
11 Manning P, Loos J, Barnes A D, et al. Transferring biodiversity-ecosystem function research to the management of ‘real-world’ ecosystems. Adv Ecol Res, 2019, 61: 323–356
12 Gonzalez A, Germain R M, Srivastava D S, et al. Scaling-up biodiversity-ecosystem functioning research. Ecol Lett, 2020, 23: 757–776
13 Hagan J G, Vanschoenwinkel B, Gamfeldt L, et al. We should not necessarily expect positive relationships between biodiversity and ecosystem functioning in observational field data. Ecol Lett, 2021, 24: 2537–2548
14 Chisholm R A, Muller-Landau H C, Abdul Rahman K, et al. Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. J Ecol, 2013, 101: 1214–1224
15 van der Plas F. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. Biol Rev, 2019, 94: 1220–1245
16 Eisenhauer N, Schielzeth H, Barnes A D, et al. A multitrophic perspective on biodiversity-ecosystem functioning research. Adv Ecol Res, 2019, 61: 1–54
17 Liang Y, Guo L D, Ma K P. The role of mycorrhizal fungi in ecosystems (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 2002, 26: 739–745 [梁宇, 郭良栋, 马克平. 菌根真菌在生态系统中的作用. 植物生态学报, 2002, 26: 739–745]
18 Van Der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. Ecol Lett, 2008, 11: 296–310
19 van der Heijden M G A, Martin F M, Selosse M, et al. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. New Phytol, 2015, 205: 1406–1423
20 Brundrett M C, Tedersoo L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. New Phytol, 2018, 220: 1108–1115
21 Audet P. AM symbiosis and other plant-soil interactions in relation to environmental stress. In: Ahmad P, Prasad M N V, eds. Pollen: Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change. New York: Springer, 2012. 233–264
22 Shi J, Wang X, Wang E. Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: from genes to ecosystems. Annu Rev Plant Biol, 2023, 74: 569–607
23 Tedersoo L, Bahram M, Zobel M. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. Science, 2020, 367: eaba1223
24 Liu R J, Tang M, Chen Y L. Recent advances in the study of mycorrhizal fungi and stress resistance of plants (in Chinese). J Fungal Rese, 2017, 15: 70–88 [刘润进, 唐明, 陈应龙. 菌根真菌与植物抗逆性研究进展. 菌物研究, 2017, 15: 70–88]
25 Wang X Q, Wang C K, Zhang T D, et al. New perspectives on forest soil carbon and nitrogen cycling processes: roles of arbuscular mycorrhizal versus ectomycorrhizal tree species (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 2017, 41: 1113–1125 [王薪琪, 王传宽, 张泰东. 森林土壤碳氮循环过程的新视角: 丛枝与外生菌根树种的作用. 植物生态学报, 2017, 41: 1113–1125]
26 Tedersoo L, Bahram M. Mycorrhizal types differ in ecophysiology and alter plant nutrition and soil processes. Biol Rev, 2019, 94: 1857–1880
27 Wu X, Mao Z, Sun W, et al. Above- and belowground effects of ectomycorrhizal dominance on soil carbon and nitrogen in a temperate forest. J Plant Ecol, 2026, 19: rtaf143
28 Smith S E, Read D J. Mycorrhizal Symbiosis. London: Academic Press and Elsevier, 2008
29 van der Heijden M G A, Cornelissen J H C. The critical role of plant-microbe interactions on biodiversity and ecosystem functioning: arbuscular mycorrhizal associations as an example. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P, eds. Pollen: Biodiversity and Ecosystem Functioning. New York: Oxford University Press, 2002. 181–192
30 Ferlian O, Cesarz S, Craven D, et al. Mycorrhiza in tree diversity-ecosystem function relationships: conceptual framework and experimental implementation. Ecosphere, 2018, 9: e02226



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

31 Netherway T, Bengtsson J, Krab E J, et al. Biotic interactions with mycorrhizal systems as extended nutrient acquisition strategies shaping forest soil communities and functions. Basic Appl Ecol, 2021, 50: 25–42

32 Qin Z F, Xie M X, Zhang Y L, et al. Research progress in soil organic carbon stabilization mediated by arbuscular mycorrhizal fungi (in Chinese). J Plant Nutr Fertil, 2023, 29: 756–766 [秦泽峰, 谢沐希, 张运龙, 等. 丛枝菌根真菌介导的土壤有机碳稳定机制研究进展. 植物营养与肥料学报, 2023, 29: 756–766]

33 Chen B D, Fu W, Wu S L, et al. Involvements of mycorrhizal fungi in terrestrial ecosystem carbon cycling (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 2024, 48: 1–20 [陈保冬, 付伟, 伍松林, 等. 菌根真菌在陆地生态系统碳循环中的作用. 植物生态学报, 2024, 48: 1–20]

34 Wang F, Rengel Z. Disentangling the contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to soil multifunctionality. Pedosphere, 2024, 34: 269–278

35 Mao Z K. Effects of tree mycorrhizal associations on forest community structure and function (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Shenyang: Institute of Applied Ecology Chinese Academy of Sciences, 2021 [毛子昆. 树种菌根类型对森林群落结构及功能的影响机制. 博士学位论文. 沈阳: 中国科学院沈阳应用生态研究所, 2021]

36 Bogar L M. Modified source-sink dynamics govern resource exchange in ectomycorrhizal symbiosis. New Phytol, 2024, 242: 1523–1528

37 Tedersoo L. Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis. Cham, Switzerland: Springer, 2017

38 Genre A, Lanfranco L, Perotto S, et al. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. Nat Rev Microbiol, 2020, 18: 649–660

39 Soudzilovskaia N A, Vaessen S, Barcelo M, et al. FungalRoot: global online database of plant mycorrhizal associations. New Phytol, 2020, 227: 955–966

40 Soudzilovskaia N A, He J, Rahimlou S, et al. FungalRoot v.2.0—an empirical database of plant mycorrhizal traits. New Phytol, 2022, 235: 1689–1691

41 Peay K G. The mutualistic niche: mycorrhizal symbiosis and community dynamics. Annu Rev Ecol Evol Syst, 2016, 47: 143–164

42 Li J J, Zeng M. Ecological significance of arbuscular mycorrhiza on plant rhizosphere stress (in Chinese). Chin J Applied Ecol, 2020, 31: 3216–3226 [李娇娇, 曾明. 丛枝菌根对植物根际逆境的生态学意义. 应用生态学报, 2020, 31: 3216–3226]

43 Branco S, Schauster A, Liao H, et al. Mechanisms of stress tolerance and their effects on the ecology and evolution of mycorrhizal fungi. New Phytol, 2022, 235: 2158–2175

44 Johnson N C, Wilson G W T, Wilson J A, et al. Mycorrhizal phenotypes and the Law of the Minimum. New Phytol, 2015, 205: 1473–1484

45 Mohan J E, Cowden C C, Baas P, et al. Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: mini-review. Fungal Ecol, 2014, 10: 3–19

46 Li T, Phillips R P, Rillig M C, et al. Mycorrhizal allies: synergizing forest carbon and multifunctional restoration. Trends Ecol Evol, 2025, 40: 983–994

47 He X H, Duan Y H, Chen Y L, et al. A 60-year journey of mycorrhizal research in China: past, present and future directions. Sci China Life Sci, 2010, 53: 1374–1398

48 Hoysted G A, Kowal J, Jacob A, et al. A mycorrhizal revolution. Curr Opin Plant Biol, 2018, 44: 1–6

49 Öpik M, Vanatoa A, Vanatoa E, et al. The online database Maarj*AM* reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). New Phytol, 2010, 188: 223–241

50 Nguyen N H, Song Z, Bates S T, et al. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. Fungal Ecol, 2016, 20: 241–248

51 Põlme S, Abarenkov K, Henrik Nilsson R, et al. FungalTraits: a user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. Fungal Divers, 2020, 105: 1–16

52 Tedersoo L, Mikryukov V, Anslan S, et al. The Global Soil Mycobiome consortium dataset for boosting fungal diversity research. Fungal Divers, 2021, 111: 573–588

53 Krivonos D V, Konanov D N, Ilina E N. FunFun: ITS-based functional annotator of fungal communities. Ecol Evol, 2023, 13: e9874

54 Větrovský T, Kolařík ová Z, Lepinay C, et al. GlobalAMFungi: a global database of arbuscular mycorrhizal fungal occurrences from high-throughput sequencing metabarcoding studies. New Phytol, 2023, 240: 2151–2163

55 Steidinger B S, Crowther T W, Liang J, et al. Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. Nature, 2019, 569: 404–408

56 Taylor T N, Remy W, Hass H, et al. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. Mycologia, 1995, 87: 560–573

57 Taylor T N, Osborn J M. The importance of fungi in shaping the paleoecosystem. Rev PalaeoBot Palynol, 1996, 90: 249–262




https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

58 Halling R E. Ectomycorrhizae: co-evolution, significance, and biogeography. Ann Mo Bot Gard, 2001, 88: 5–13

59 Gadgil R L, Gadgil P D. Mycorrhiza and litter decomposition. Nature, 1971, 233: 133

60 Bonfante P, Anca I A. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions. Annu Rev Microbiol, 2009, 63: 363–383

61 Fernandez C W, Kennedy P G. Revisiting the 'Gadgil effect': do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? New Phytol, 2016, 209: 1382–1394

62 Lambers H, Albornoz F, Kotula L, et al. How belowground interactions contribute to the coexistence of mycorrhizal and non-mycorrhizal species in severely phosphorus-impoverished hyperdiverse ecosystems. Plant Soil, 2018, 424: 11–33

63 Bahram M, Netherway T, Hildebrand F, et al. Plant nutrient-acquisition strategies drive topsoil microbiome structure and function. New Phytol, 2020, 227: 1189–1199

64 Berrios L, Yeam J, Holm L, et al. Positive interactions between mycorrhizal fungi and bacteria are widespread and benefit plant growth. Curr Biol, 2023, 33: 2878–2887.e4

65 Choreño-Parra E M, Treseder K K. Mycorrhizal fungi modify decomposition: a meta-analysis. New Phytol, 2024, 242: 2763–2774

66 Zhang C, van der Heijden M G A, Dodds B K, et al. A tripartite bacterial-fungal-plant symbiosis in the mycorrhiza-shaped microbiome drives plant growth and mycorrhization. Microbiome, 2024, 12: 13

67 Fernandez C W, See C R. The pH influence on ectomycorrhizal nitrogen acquisition and decomposition. New Phytol, 2025, 246: 867–875

68 Rillig M C, Lehmann A, Mounts I R, et al. Concurrent common fungal networks formed by different guilds of fungi. New Phytol, 2025, 246: 33–38

69 Frey-Klett P, Garbaye J, Tarkka M. The mycorrhiza helper bacteria revisited. New Phytol, 2007, 176: 22–36

70 Duan S, Feng G, Limpens E, et al. Cross-kingdom nutrient exchange in the plant-arbuscular mycorrhizal fungus-bacterium continuum. Nat Rev Microbiol, 2024, 22: 773–790

71 Correia M, Heleno R, Vargas P, et al. Should I stay or should I go? Mycorrhizal plants are more likely to invest in long-distance seed dispersal than non-mycorrhizal plants. Ecol Lett, 2018, 21: 683–691

72 Kivlin S N. Global mycorrhizal fungal range sizes vary within and among mycorrhizal guilds but are not correlated with dispersal traits. J Biogeogr, 2020, 47: 1994–2001

73 Paz C, Öpik M, Bulascoschi L, et al. Dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi: evidence and insights for ecological studies. Microb Ecol, 2021, 81: 283–292

74 Hawkins H J, Cargill R I M, Van Nuland M E, et al. Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. Curr Biol, 2023, 33: R560–R573

75 Javaid A. Allelopathic interactions in mycorrhizal associations. Allelopathy, 2007, 20: 29–42

76 Phillips R P, Brzostek E, Midgley M G. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. New Phytol, 2013, 199: 41–51

77 Brundrett M, Tedersoo L. Misdiagnosis of mycorrhizas and inappropriate recycling of data can lead to false conclusions. New Phytol, 2019, 221: 18–24

78 Johnson D, Liu X, Burslem D F R P. Symbiotic control of canopy dominance in subtropical and tropical forests. Trends Plant Sci, 2023, 28: 995–1003

79 Wang L, Zhang L, George T S, et al. A core microbiome in the hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi has functional significance in organic phosphorus mineralization. New Phytol, 2023, 238: 859–873

80 Rozmoš M, Bukovská P, Hršelová H, et al. Organic nitrogen utilisation by an arbuscular mycorrhizal fungus is mediated by specific soil bacteria and a protist. ISME J, 2022, 16: 676–685

81 Marx D H. Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. Annu Rev Phytopathol, 1972, 10: 429–454

82 Connell J H, Lowman M D. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. Am Nat, 1989, 134: 88–119

83 Brunner I. Ectomycorrhizas: their role in forest ecosystems under the impact of acidifying pollutants. Perspect Plant Ecol Evol Syst, 2001, 4: 13–27

84 Bennett J A, Maherali H, Reinhart K O, et al. Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics. Science, 2017, 355: 181–184

85 Bullington L, Martin E, Erbilgin N, et al. Linking symbioses with intrinsic chemical defences in conifers: fungal-mediated resistance against an invasive pathogen. J Appl Ecol, 2024, 61: 3126–3138




https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

86 Frew A, Weinberger N, Powell J R, et al. Community assembly of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungi: beyond carbon and into defence? ISME J, 2024, 18: wrae007
87 Voller F, Ardanuy A, Taylor A F S, et al. Maintenance of host specialisation gradients in ectomycorrhizal symbionts. New Phytol, 2024, 242: 1426–1435
88 Bunn R A, Corrêa A, Joshi J, et al. What determines transfer of carbon from plants to mycorrhizal fungi? New Phytol, 2024, 244: 1199–1215
89 Averill C, Turner B L, Finzi A C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. Nature, 2014, 505: 543–545
90 Lindahl B D, Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi-potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. New Phytol, 2015, 205: 1443–1447
91 Lin G, McCormack M L, Ma C, et al. Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests. New Phytol, 2017, 213: 1440–1451
92 Lin G, Craig M E, Jo I, et al. Mycorrhizal associations of tree species influence soil nitrogen dynamics via effects on soil acid-base chemistry. Glob Ecol Biogeogr, 2022, 31: 168–182
93 Chen W, Koide R T, Eissenstat D M, et al. Nutrient foraging by mycorrhizas: from species functional traits to ecosystem processes. Funct Ecol, 2018, 32: 858–869
94 Frey S D. Mycorrhizal fungi as mediators of soil organic matter dynamics. Annu Rev Ecol Evol Syst, 2019, 50: 237–259
95 Parihar M, Rakshit A, Meena V S, et al. The potential of arbuscular mycorrhizal fungi in C cycling: a review. Arch Microbiol, 2020, 202: 1581–1596
96 Wang B, Qiu Y L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. Mycorrhiza, 2006, 16: 299–363
97 Brundrett M C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. Plant Soil, 2009, 320: 37–77
98 Corrales A, Henkel T W, Smith M E. Ectomycorrhizal associations in the tropics—biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. New Phytol, 2018, 220: 1076–1091
99 Barceló M, van Bodegom P M, Soudzilovskaia N A, et al. Climate drives the spatial distribution of mycorrhizal host plants in terrestrial ecosystems. J Ecol, 2019, 107: 2564–2573
100 Lu M, Hedin L O. Global plant-symbiont organization and emergence of biogeochemical cycles resolved by evolution-based trait modelling. Nat Ecol Evol, 2019, 3: 239–250
101 Umbanhowar J, McCann K. Simple rules for the coexistence and competitive dominance of plants mediated by mycorrhizal fungi. Ecol Lett, 2005, 8: 247–252
102 Ke P J, Miki T. Incorporating the soil environment and microbial community into plant competition theory. Front Microbiol, 2015, 6: 1066
103 Bartomeus I, Godoy O, Rees M. Biotic controls of plant coexistence. J Ecol, 2018, 106: 1767–1772
104 Chen L, Swenson N G, Ji N, et al. Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. Science, 2019, 366: 124–128
105 Ke P, Wan J. Effects of soil microbes on plant competition: a perspective from modern coexistence theory. Ecol Monogr, 2020, 90: e01391
106 Liang M, Johnson D, Burslem D F R P, et al. Soil fungal networks maintain local dominance of ectomycorrhizal trees. Nat Commun, 2020, 11: 2636
107 Jiang F, Lutz J A, Guo Q, et al. Mycorrhizal type influences plant density dependence and species richness across 15 temperate forests. Ecology, 2021, 102: e03259
108 Wiegand T, Wang X, Fischer S M, et al. Latitudinal scaling of aggregation with abundance and coexistence in forests. Nature, 2025, 640: 967–973
109 Eagar A C, Cosgrove C R, Kershner M W, et al. Dominant community mycorrhizal types influence local spatial structure between adult and juvenile temperate forest tree communities. Funct Ecol, 2020, 34: 2571–2583
110 Mao Z, Wiegand T, Corrales A, et al. Mycorrhizal types regulate tree spatial associations in temperate forests: ectomycorrhizal trees might favour species coexistence. Ecol Lett, 2024, 27: e70005
111 Sun T, Hobbie S E, Berg B, et al. Contrasting dynamics and trait controls in first-order root compared with leaf litter decomposition. Proc Natl Acad Sci USA, 2018, 115: 10392–10397
112 Averill C, Bhatnagar J M, Dietze M C, et al. Global imprint of mycorrhizal fungi on whole-plant nutrient economics. Proc Natl Acad Sci USA,



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

2019, 116: 23163–23168
113 See C R, Luke McCormack M, Hobbie S E, et al. Global patterns in fine root decomposition: climate, chemistry, mycorrhizal association and woodiness. Ecol Lett, 2019, 22: 946–953
114 Bergmann J, Weigelt A, van der Plas F, et al. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. Sci Adv, 2020, 6: eaba3756
115 Weigelt A, Mommer L, Andraczek K, et al. An integrated framework of plant form and function: the belowground perspective. New Phytol, 2021, 232: 42–59
116 Laughlin D C, Mommer L, Sabatini F M, et al. Root traits explain plant species distributions along climatic gradients yet challenge the nature of ecological trade-offs. Nat Ecol Evol, 2021, 5: 1123–1134
117 Keller A B, Phillips R P. Leaf litter decay rates differ between mycorrhizal groups in temperate, but not tropical, forests. New Phytol, 2019, 222: 556–564
118 Smith G R, Wan J. Resource-ratio theory predicts mycorrhizal control of litter decomposition. New Phytol, 2019, 223: 1595–1606
119 Jiang L, Wang H, Li S, et al. Mycorrhizal and environmental controls over root trait-decomposition linkage of woody trees. New Phytol, 2021, 229: 284–295
120 van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. Nature, 1998, 396: 69–72
121 Horton T R. Mycorrhizal Networks. New York: Springer, 2015
122 Powell J R, Rillig M C. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. New Phytol, 2018, 220: 1059–1075
123 Mao Z, Corrales A, Zhu K, et al. Tree mycorrhizal associations mediate soil fertility effects on forest community structure in a temperate forest. New Phytol, 2019, 223: 475–486
124 Mao Z, van der Plas F, Corrales A, et al. Scale-dependent diversity-biomass relationships can be driven by tree mycorrhizal association and soil fertility. Ecol Monogr, 2023, 93: e1568
125 Yamawo A, Ohno M. Joint evolution of mutualistic interactions, pollination, seed dispersal mutualism, and mycorrhizal symbiosis in trees. New Phytol, 2024, 243: 1586–1599
126 Toussaint A, Bueno G, Davison J, et al. Asymmetric patterns of global diversity among plants and mycorrhizal fungi. J Veg Sci, 2020, 31: 355–366
127 Chaudhary V B, Holland E P, Charman-Anderson S, et al. What are mycorrhizal traits? Trends Ecol Evol, 2022, 37: 573–581
128 Ward E B, Duguid M C, Kuebbing S E, et al. The functional role of ericoid mycorrhizal plants and fungi on carbon and nitrogen dynamics in forests. New Phytol, 2022, 235: 1701–1718
129 Merckx V S F T, Gomes S I F, Wang D, et al. Mycoheterotrophy in the wood-wide web. Nat Plants, 2024, 10: 710–718
130 Miao Y, Wu H F, Ma C E, et al. Relationship between mycorrhizal fungi and functional traits in absorption roots: research progress and synthesis (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 2013, 37: 1035–1042 [苗原, 吴会芳, 马承恩, 等. 菌根真菌与吸收根功能性状的关系: 研究进展与评述. 植物生态学报, 2013, 37: 1035–1042]
131 Cheng L, Chen W, Adams T S, et al. Mycorrhizal fungi and roots are complementary in foraging within nutrient patches. Ecology, 2016, 97: 2815–2823
132 Chen W, Koide R T, Adams T S, et al. Root morphology and mycorrhizal symbioses together shape nutrient foraging strategies of temperate trees. Proc Natl Acad Sci USA, 2016, 113: 8741–8746
133 Wen Z, White P J, Shen J, et al. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. New Phytol, 2022, 233: 1620–1635
134 Freschet G T, Roumet C, Comas L H, et al. Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. New Phytol, 2021, 232: 1123–1158
135 Schaffer-Morrison S A Z, Zak D R. Mycorrhizal fungal and tree root functional traits: strategies for integration and future directions. Ecosphere, 2023, 14: e4437
136 Luo W, Lan R, Chen D, et al. Limiting similarity shapes the functional and phylogenetic structure of root neighborhoods in a subtropical forest. New Phytol, 2021, 229: 1078–1090
137 Dietrich P, Ferlian O, Huang Y, et al. Tree diversity effects on productivity depend on mycorrhizae and life strategies in a temperate forest



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

experiment. Ecology, 2023, 104: e3896
138 Yan H, Freschet G T, Wang H, et al. Mycorrhizal symbiosis pathway and edaphic fertility frame root economics space among tree species. New Phytol, 2022, 234: 1639–1653
139 Duan S Y, Yan W H, Feng G, et al. Carbon-phosphorus reciprocal mechanism for plants to acquire nutrients through the root/mycorrhizal pathway (in Chinese). J Plant Nutr Fertil, 2023, 29: 1160–1167 [段世龙, 严文辉, 冯固, 等. 植物根系/菌根途径获取养分的碳磷互惠机制. 植物营养与肥料学报, 2023, 29: 1160–1167]
140 Lekberg Y, Jansa J, McLeod M, et al. Carbon and phosphorus exchange rates in arbuscular mycorrhizas depend on environmental context and differ among co-occurring plants. New Phytol, 2024, 242: 1576–1588
141 Babikova Z, Gilbert L, Bruce T J A, et al. Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. Ecol Lett, 2013, 16: 835–843
142 Frew A, Antunes P M, Cameron D D, et al. Plant herbivore protection by arbuscular mycorrhizas: a role for fungal diversity? New Phytol, 2022, 233: 1022–1031
143 Eisenhauer N, Mueller K, Ebeling A, et al. The multiple-mechanisms hypothesis of biodiversity-stability relationships. Basic Appl Ecol, 2024, 79: 153–166
144 Ehrenfeld J G, Ravit B, Elgersma K. Feedback in the plant-soil system. Annu Rev Environ Resour, 2005, 30: 75–115
145 Bever J D, Dickie I A, Facelli E, et al. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. Trends Ecol Evol, 2010, 25: 468–478
146 Xi N X, Zhang Y Y, Zhou S R. Plant-soil feedbacks in community ecology (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 2023, 47: 170–182 [席念勋, 张原野, 周淑荣. 群落生态学中的植物-土壤反馈研究. 植物生态学报, 2023, 47: 170–182]
147 Klironomos J N, McCune J, Hart M, et al. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. Ecol Lett, 2000, 3: 137–141
148 Liang M, Liu X, Parker I M, et al. Soil microbes drive phylogenetic diversity-productivity relationships in a subtropical forest. Sci Adv, 2019, 5: eaax5088
149 Wang G, Schultz P, Tipton A, et al. Soil microbiome mediates positive plant diversity-productivity relationships in late successional grassland species. Ecol Lett, 2019, 22: 1221–1232
150 Schnitzer S A, Klironomos J N, HilleRisLambers J, et al. Soil microbes drive the classic plant diversity-productivity pattern. Ecology, 2011, 92: 296–303
151 Eisenhauer N, Reich P B, Scheu S. Increasing plant diversity effects on productivity with time due to delayed soil biota effects on plants. Basic Appl Ecol, 2012, 13: 571–578
152 Yang G, Wagg C, Veresoglou S D, et al. How soil biota drive ecosystem stability. Trends Plant Sci, 2018, 23: 1057–1067
153 Luo S, De Deyn G B, Jiang B, et al. Soil biota suppress positive plant diversity effects on productivity at high but not low soil fertility. J Ecol, 2017, 105: 1766–1774
154 Kulmatiski A, Beard K H, Heavilin J. Plant-soil feedbacks provide an additional explanation for diversity-productivity relationships. Proc R Soc B, 2012, 279: 3020–3026
155 Ma J, Chen L, Mi X, et al. The interactive effects of soil fertility and tree mycorrhizal association explain spatial variation of diversity-biomass relationships in a subtropical forest. J Ecol, 2023, 111: 1037–1049
156 Thakur M P, van der Putten W H, Wilschut R A, et al. Plant-soil feedbacks and temporal dynamics of plant diversity-productivity relationships. Trends Ecol Evol, 2021, 36: 651–661
157 Kuang J, Han S, Chen Y, et al. Root-associated fungal community reflects host spatial co-occurrence patterns in a subtropical forest. ISME Commun, 2021, 1: 65
158 Sasaki T, Konno M, Hasegawa Y, et al. Role of mycorrhizal associations in tree spatial distribution patterns based on size class in an old-growth forest. Oecologia, 2019, 189: 971–980
159 Mi X C, Wang X G, Shen G C, et al. Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio): twenty years of exploring community assembly mechanisms and prospects for future research (in Chinese). Biodivers Sci, 2022, 30: 22504 [米湘成, 王绪高, 沈国春, 等. 中国森林生物多样性监测网络: 二十年群落构建机制探索的回顾与展望. 生物多样性, 2022, 30: 22504]
160 Xi N, De Long J R, Davison J, et al. Plant-soil microbial interactions as modulators of species coexistence and productivity. Trends Ecol Evol,



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

2025, 40: 673–686
161 Pugnaire F I, Morillo J A, Peñuelas J, et al. Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. Sci Adv, 2019, 5: eaaz1834
162 Fahey C, Parker W C, Paquette A, et al. Soil fungal communities contribute to the positive diversity-productivity relationship of tree communities under contrasting water availability. J Ecol, 2023, 111: 2023–2037
163 Simard S W, Beiler K J, Bingham M A, et al. Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. Fungal Biol Rev, 2012, 26: 39–60
164 Wang X, Wang Q, Wang X J, et al. Research progress on ecological function of arbuscular mycorrhizal network (in Chinese). Chin J Applied Ecol, 2015, 26: 2192–2202 [王茜, 王强, 王晓娟, 等. 丛枝菌根网络的生态学功能研究进展. 应用生态学报, 2015, 26: 2192–2202]
165 Cao B F, Jiang H X, Liu L, et al. Research progress on mechanism of arbuscular common mycorrhizal networks in plant-plant interactions (in Chinese). Chin J Applied Ecol, 2021, 32: 3385–3396 [曹本福, 姜海霞, 刘丽, 等. 丛枝菌根菌丝网络在植物互作中的作用机制研究进展. 应用生态学报, 2021, 32: 3385–3396]
166 Rillig M C, Lehmann A, Lanfranco L, et al. Clarifying the definition of common mycorrhizal networks. Funct Ecol, 2025, 39: 1411–1417
167 Leake J, Johnson D, Donnelly D, et al. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. Can J Bot, 2004, 82: 1016–1045
168 Birch J D, Simard S W, Beiler K J, et al. Beyond seedlings: ectomycorrhizal fungal networks and growth of mature *Pseudotsuga menziesii*. J Ecol, 2021, 109: 806–818
169 Lehmann A, Rillig M C. Systematic mapping of experimental approaches to studying common mycorrhizal networks in arbuscular mycorrhiza. Plants People Planet, 2025, 7: 920–933
170 Henriksson N, Marshall J, Högberg M N, et al. Re-examining the evidence for the mother tree hypothesis—resource sharing among trees via ectomycorrhizal networks. New Phytol, 2023, 239: 19–28
171 Karst J, Jones M D, Hoeksema J D. Positive citation bias and overinterpreted results lead to misinformation on common mycorrhizal networks in forests. Nat Ecol Evol, 2023, 7: 501–511
172 Simard S, Asay A, Beiler K, et al. Resource transfer between plants through ectomycorrhizal fungal networks. In: Horton T R, ed. Pollen: Mycorrhizal Networks. New York: Springer, 2015. 133–176
173 Jakobsen I, Hammer E C. Nutrient dynamics in arbuscular mycorrhizal networks. In: Horton T R, ed. Pollen: Mycorrhizal Networks. New York: Springer, 2015. 91–131
174 Alaux P, Zhang Y, Gilbert L, et al. Can common mycorrhizal fungal networks be managed to enhance ecosystem functionality? Plants People Planet, 2021, 3: 433–444
175 Rog I, Rosenstock N P, Körner C, et al. Share the wealth: trees with greater ectomycorrhizal species overlap share more carbon. Mol Ecol, 2020, 29: 2321–2333
176 Wagg C, Veiga R, van der Heijden M G A. Facilitation and antagonism in mycorrhizal networks. In: Horton T R, ed. Pollen: Mycorrhizal Networks. New York: Springer, 2015. 203–226
177 Van Der Heijden M G A, Horton T R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. J Ecol, 2009, 97: 1139–1150
178 Wright A J, Wardle D A, Callaway R, et al. The overlooked role of facilitation in biodiversity experiments. Trends Ecol Evol, 2017, 32: 383–390
179 Yu R P, Lambers H, Callaway R M, et al. Belowground facilitation and trait matching: two or three to tango? Trends Plant Sci, 2021, 26: 1227–1235
180 Barry K E, Mommer L, van Ruijven J, et al. The future of complementarity: disentangling causes from consequences. Trends Ecol Evol, 2019, 34: 167–180
181 Luo S, Schmid B, Hector A, et al. Mycorrhizal associations modify tree diversity-productivity relationships across experimental tree plantations. New Phytol, 2024, 243: 1205–1219
182 Luo S, Phillips R P, Jo I, et al. Higher productivity in forests with mixed mycorrhizal strategies. Nat Commun, 2023, 14: 1377
183 Ray T, Delory B M, Beugnon R, et al. Tree diversity increases productivity through enhancing structural complexity across mycorrhizal types. Sci Adv, 2023, 9: eadi2362
184 Liu X, Burslem D F R P, Taylor J D, et al. Partitioning of soil phosphorus among arbuscular and ectomycorrhizal trees in tropical and subtropical forests. Ecol Lett, 2018, 21: 713–723



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

185 Luo Y, Ma L, Cadotte M W, et al. Testing the ectomycorrhizal-dominance hypothesis for ecosystem multifunctionality in a subtropical mountain forest. New Phytol, 2024, 243: 2401–2415
186 Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. J Ecol, 1998, 86: 902–910
187 Che Y, Jin G. Tree mycorrhizal strategies regulate diversity-productivity relationships across forest strata along soil fertility. For Ecosyst, 2025, 12: 100289
188 Yan G, Bongers F J, Trogisch S, et al. Climate and mycorrhizae mediate the relationship of tree species diversity and carbon stocks in subtropical forests. J Ecol, 2022, 110: 2462–2474
189 Yan G, Wang Q, Han S, et al. Beneficial effects of warming on temperate tree carbon storage depend on precipitation and mycorrhizal types. Sci Total Environ, 2022, 819: 153086
190 Yan G, Fan C, Zheng J, et al. Forest carbon stocks increase with higher dominance of ectomycorrhizal trees in high latitude forests. Nat Commun, 2024, 15: 5959
191 Cai Q, Ma S, Sun L, et al. Elevational patterns of tree species richness and forest biomass on two subtropical mountains in China. Forests, 2023, 14: 1337
192 Luo Y, Ma L, Seibold S, et al. The diversity of mycorrhiza-associated fungi and trees shapes subtropical mountain forest ecosystem functioning. J Biogeogr, 2023, 50: 715–729
193 Chen Y, Mao Z, Myers J A, et al. Tree mycorrhizal associations determine how biodiversity, large trees, and environmental factors drive aboveground carbon stock in temperate forests. For Ecosyst, 2024, 11: 100205
194 Jiang F, Pu X, Schmid B, et al. Mycorrhizal symbioses and tree diversity in global forest communities. Sci Adv, 2025, 11: eadt5743
195 Deng M, Hu S, Guo L, et al. Tree mycorrhizal association types control biodiversity-productivity relationship in a subtropical forest. Sci Adv, 2023, 9: eadd4468
196 Runnel K, Tedersoo L, Krah F S, et al. Toward harnessing biodiversity-ecosystem function relationships in fungi. Trends Ecol Evol, 2025, 40: 180–190
197 Miller Z R, Lechón-Alonso P, Allesina S, et al. No robust multispecies coexistence in a canonical model of plant-soil feedbacks. Ecol Lett, 2022, 25: 1690–1698
198 Waller L P, Felten J, Hiiesalu I, et al. Sharing resources for mutual benefit: crosstalk between disciplines deepens the understanding of mycorrhizal symbioses across scales. New Phytol, 2018, 217: 29–32
199 Averill C, Dietze M C, Bhatnagar J M. Continental-scale nitrogen pollution is shifting forest mycorrhizal associations and soil carbon stocks. Glob Change Biol, 2018, 24: 4544–4553
200 Jo I, Fei S, Oswalt C M, et al. Shifts in dominant tree mycorrhizal associations in response to anthropogenic impacts. Sci Adv, 2019, 5: eaav6358
201 Clavel J, Lembrechts J J, Lenoir J, et al. Roadside disturbance promotes plant communities with arbuscular mycorrhizal associations in mountain regions worldwide. Ecography, 2024, 7: e07051
202 Li Y, Liu X J. Multitrophic biodiversity and terrestrial ecosystem multifunctionality: advances and perspectives (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 739–750 [李逸, 刘晓娟. 多营养级生物多样性与陆地生态系统多功能性: 研究现状与展望. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 739–750]
203 Yang B, Liang Y, Schmid B, et al. Soil fungi promote biodiversity-productivity relationships in experimental communities of young trees. Ecosystems, 2022, 25: 858–871
204 Xi N, Zhao Y, Semchenko M. Interactive effects of leaf pathogens and plant mycorrhizal type on plant diversity-productivity relationships. Ecology, 2025, 106: e70029
205 Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, et al. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. Nat Commun, 2019, 10: 4841
206 Adnan M, Islam W, Gang L, et al. Advanced research tools for fungal diversity and its impact on forest ecosystem. Environ Sci Pollut Res, 2022, 29: 45044–45062
207 Hartig F, Abrego N, Bush A, et al. Novel community data in ecology-properties and prospects. Trends Ecol Evol, 2024, 39: 280–293
208 Liu M Q, Zhang Z, Wang S, et al. eDNA technology for monitoring terrestrial biodiversity: technical highlights, challenges and progress (in Chinese). Chin J Applied Ecol, 2025, 36: 927–942 [刘明倩, 张政, 王尚, 等. eDNA技术监测陆地生物多样性: 技术要点、难点与进展. 应用



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

生态学报, 2025, 36: 927–942]
209 Williams A, Sinanaj B, Hoysted G A. Plant-microbe interactions through a lens: tales from the mycorrhizosphere. Ann Bot, 2024, 133: 399–412
210 Berrios L. Is it all about timing? Identifying the symbiosis critical points that govern interactions among bacteria, ectomycorrhizal fungi, and land trees. New Phytol, 2025, 247: 1981–1993
211 Kakouridis A, Yuan M, Nuccio E E, et al. Arbuscular mycorrhiza convey significant plant carbon to a diverse hyphosphere microbial food web and mineral-associated organic matter. New Phytol, 2024, 242: 1661–1675
212 Shi X, Eisenhauer N, Peñuelas J, et al. Trophic interactions in soil micro-food webs drive ecosystem multifunctionality along tree species richness. Glob Change Biol, 2024, 30: e17234
213 Gao Y, Wu Y, Chang P, et al. Mycorrhizal network and symbiotic N-fixer jointly enhance the interplant nitrogen sharing. Ecol Lett, 2025, 28: e70204
214 Magnoli S M, Bever J D. Plant productivity response to inter- and intra-symbiont diversity: mechanisms, manifestations and meta-analyses. Ecol Lett, 2023, 26: 1614–1628
215 Zehr L N, Prada C M, Taylor B N. Shifting interactions between ectomycorrhizae, plants and insect herbivores in a $CO_2$-enriched world. J Ecol, 2025, 113: 1345–1357
216 Guzman A, Montes M, Lamie N, et al. Arbuscular mycorrhizal interactions and nutrient supply mediate floral trait variation and pollinator visitation. New Phytol, 2025, 245: 406–419
217 Wang S, Hong P, Adler P B, et al. Towards mechanistic integration of the causes and consequences of biodiversity. Trends Ecol Evol, 2024, 39: 689–700
218 Yuan Z, Ali A, Sanaei A, et al. Few large trees, rather than plant diversity and composition, drive the above-ground biomass stock and dynamics of temperate forests in northeast China. For Ecol Manage, 2021, 481: 118698
219 Albornoz F E, Dixon K W, Lambers H. Revisiting mycorrhizal dogmas: are mycorrhizas really functioning as they are widely believed to do? Soil Ecol Lett, 2021, 3: 73–82
220 Singavarapu B, ul Haq H, Darnstaedt F, et al. Influence of tree mycorrhizal type, tree species identity, and diversity on forest root-associated mycobiomes. New Phytol, 2024, 242: 1691–1703
221 Tedersoo L, Drenkhan R, Abarenkov K, et al. The influence of tree genus, phylogeny, and richness on the specificity, rarity, and diversity of ectomycorrhizal fungi. Environ Microbiol Rep, 2024, 16: e13253
222 Smith G R, Peay K G. Stepping forward from relevance in mycorrhizal ecology. New Phytol, 2020, 226: 292–294
223 Khalfallah F, Bon L, El Mazlouzi M, et al. “Ectomycorrhizal exploration type” could be a functional trait explaining the spatial distribution of tree symbiotic fungi as a function of forest humus forms. Mycorrhiza, 2024, 34: 203–216
224 Jörgensen K, Clemmensen K E, Fransson P, et al. A trait spectrum linking nitrogen acquisition and carbon use of ectomycorrhizal fungi. New Phytol, 2025, 246: 2425–2434
225 Grünfeld L, Wulf M, Rillig M C, et al. Neighbours of arbuscular-mycorrhiza associating trees are colonized more extensively by arbuscular mycorrhizal fungi than their conspecifics in ectomycorrhiza dominated stands. New Phytol, 2020, 227: 10–13
226 Teste F P, Jones M D, Dickie I A. Dual-mycorrhizal plants: their ecology and relevance. New Phytol, 2020, 225: 1835–1851
227 Ezawa T, Mizukami C, Cahyaningtyas A, et al. Soil phosphate availability drives shifts between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal fungi in the dual mycorrhizal plant *Quercus serrata*. New Phytol, 2025, 248: 2542–2552
228 Evangelisti E, Turner C, McDowell A, et al. Deep learning-based quantification of arbuscular mycorrhizal fungi in plant roots. New Phytol, 2021, 232: 2207–2219
229 Ferlian O, Goldmann K, Eisenhauer N, et al. Distinct effects of host and neighbour tree identity on arbuscular and ectomycorrhizal fungi along a tree diversity gradient. ISME Commun, 2021, 1: 40
230 Wang X, Liang S W, Tian Y J, et al. Application of stable isotope techniques in soil food web research (in Chinese). Chin J Applied Ecol, 2023, 34: 2861–2870 [王骁, 量思维, 田艺佳, 等. 稳定同位素技术在土壤食物网研究中的应用. 应用生态学报, 2023, 34: 2861–2870]
231 Rapaport A, Livne-Luzon S, Fox H, et al. Rapid and chemically diverse C transfer from trees to mycorrhizal fruit bodies in the forest. Funct Ecol, 2025, 39: 1343–1357
232 Moora M, Davison J, Kohout P, et al. The importance of the plant mycorrhizal collaboration niche across scales. Nat Rev Biodivers, 2025, 1: 262–273



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

233 Zhang E, Wang Y, Crowther T W, et al. Mycorrhiza increases plant diversity and soil carbon storage in grasslands. Proc Natl Acad Sci USA, 2025, 122: e2412556122
234 Yang Q P, Guo B L, Ding J X, et al. Root functional synergistic system: a new theoretical framework for the integrated study of plant root systems (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2025, 55: 1476–1487 [杨庆培, 郭冰林, 丁俊祥, 等. 根系功能协作体: 整合研究植物根系的新理论框架. 中国科学: 生命科学, 2025, 55: 1476–1487]
235 Weemstra M, Mommer L, Visser E J W, et al. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. New Phytol, 2016, 211: 1159–1169
236 Wang M, Chen J, Lee T, et al. Context-dependent plant responses to arbuscular mycorrhiza mainly reflect biotic experimental settings. New Phytol, 2023, 240: 13–16
237 Martin F M, Öpik M, Dickie I A. Mycorrhizal research now: from the micro- to the macro-scale. New Phytol, 2024, 242: 1399–1403
238 Carteron A, Vellend M, Laliberté E. Mycorrhizal dominance reduces local tree species diversity across US forests. Nat Ecol Evol, 2022, 6: 370–374
239 Fisher J B, Sweeney S, Brzostek E R, et al. Tree-mycorrhizal associations detected remotely from canopy spectral properties. Glob Change Biol, 2016, 22: 2596–2607
240 Jantzen J R, Laliberté E, Carteron A, et al. Evolutionary history explains foliar spectral differences between arbuscular and ectomycorrhizal plant species. New Phytol, 2023, 238: 2651–2667
241 Bai Z, Ye J, Liu S F, et al. Age-related conservation in plant-soil feedback accompanied by ectomycorrhizal domination in temperate forests in Northeast China. J Fungi, 2024, 10: 310
242 Sachsenmaier L, Schnabel F, Dietrich P, et al. Forest growth resistance and resilience to the 2018–2020 drought depend on tree diversity and mycorrhizal type. J Ecol, 2024, 112: 1787–1803
243 McDowell N G, Allen C D, Anderson-Teixeira K, et al. Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. Science, 2020, 368: eaaz9463
244 Zhang R, Tian D, Wang J, et al. Critical role of multidimensional biodiversity in contributing to ecosystem sustainability under global change. Geogr Sustain, 2023, 4: 232–243
245 Li Z Y, Ye X Z, Wang S P. Ecosystem stability and its relationship with biodiversity (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 2021, 45: 1127–1139 [李周园, 叶小洲, 王少鹏. 生态系统稳定性及其与生物多样性的关系. 植物生态学报, 2021, 45: 1127–1139]
246 Eagar A C, Smemo K A, Phillips R P, et al. Context-dependence of fungal community responses to dominant tree mycorrhizal types in Northern hardwood forests. Soil Biol Biochem, 2023, 178: 108971
247 Duchesne L C, Peterson R L, Ellis B E. Interaction between the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* and *Pinus resinosa* induces resistance to *Fusarium oxysporum*. Can J Bot, 1988, 66: 558–562
248 Shan R, Feng G, Wang S, et al. Ectomycorrhizal dominance increases temporal stability of productivity at multiple spatial scales across US Forests. Glob Change Biol, 2025, 31: e70097
249 Ellison A M, Bank M S, Clinton B D, et al. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. Front Ecol Environ, 2005, 3: 479–486
250 Corrales A, Mangan S A, Turner B L, et al. An ectomycorrhizal nitrogen economy facilitates monodominance in a neotropical forest. Ecol Lett, 2016, 19: 383–392
251 Tredennick A T, Adler P B, Adler F R, et al. The relationship between species richness and ecosystem variability is shaped by the mechanism of coexistence. Ecol Lett, 2017, 20: 958–968
252 Teshome D T, Zharare G E, Naidoo S. The threat of the combined effect of biotic and abiotic stress factors in forestry under a changing climate. Front Plant Sci, 2020, 11: 601009
253 Tang B, Man J, Lehmann A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi benefit plants in response to major global change factors. Ecol Lett, 2023, 26: 2087–2097
254 Yang K, Zhang Q, Zhu J, et al. Mycorrhizal type regulates trade-offs between plant and soil carbon in forests. Nat Clim Chang, 2024, 14: 91–97
255 Song J, Wan S, Piao S, et al. Global change and China's terrestrial carbon sink: a quantitative review of 30 years' ecosystem manipulative experiments. Ecol Monogr, 2025, 95: e70005
256 Zhu J J, Wang G F, Zhang H Q, et al. On the research of climate-smart forestry (in Chinese). Sci Sil Sin, 2024, 60: 1–7 [朱教君, 王高峰, 张怀清, 等. 关于"气候智慧林业"研究的思考. 林业科学, 2024, 60: 1–7]



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347

# Effects of mycorrhizae on plant diversity-ecosystem function relationship in forest ecosystems: progress and perspective

MAO ZiKun[1,2], WU XueMei[1,2,3], YE Ji[1,2], LIN Fei[1,2], FANG Shuai[1,2] & WANG XuGao[1,2*]

[1] *CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Silviculture, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*
[2] *Key Laboratory of Terrestrial Ecosystem Carbon Neutrality, Liaoning Province, Shenyang 110016, China*
[3] *College of Geography and Environment, Shandong Normal University, Jinan 250014, China*
* *Corresponding author, E-mail: wangxg@iae.ac.cn*

Mycorrhizal symbiosis, as one of the most important multitrophic biological interactions in forest ecosystems, significantly influences forest plant diversity, ecosystem functioning, and their relationships. However, the mycorrhizal mechanisms underlying the BEF relationship in forests remain unclear. In this article, we first outline the physiological basis of mycorrhizal effects on forest plant diversity and ecosystem functions, and systematically summarize key attributes of major mycorrhizal types—AM and EcM—across fungal, symbiotic, and plant levels. Next, we synthesize prevailing mycorrhizal perspectives in BEF studies, identifying four core mechanisms including fungal-plant root interactions, plant-soil feedback, mycorrhizal network effect, and functional differences between AM and EcM associations. Notably, significant debate persists regarding the dominant pathways through which mycorrhizae drive BEF relationships. Finally, we propose future research priorities, including: (i) Advancing multitrophic theory of mycorrhizal effects on BEF relationships; (ii) developing a hierarchical framework to integrate ecological processes by which mycorrhizae affect BEF relationships; (iii) resolving spatiotemporal variability in BEF relationships and their mycorrhizal-mediated drivers; (iv) elucidating mycorrhizal contributions to forest biodiversity and ecosystem stability under global change, which will refine theoretical understanding of mycorrhizal mechanisms in forest BEF studies.

**mycorrhizal association, mycorrhizal network, ecosystem function, fungi-root interaction, plant-soil feedback, plant diversity**

**doi:** 10.1360/SSV-2025-0347



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0347