DOI: 10.5846/stxb201309242346
陈永亮,陈保冬,刘蕾, 胡亚军,徐天乐,张莘.丛枝菌根真菌在土壤氮素循环中的作用.生态学报,2014,34(17):4807-4815.
Chen Y L, Chen B D, Liu L, Hu Y J, Xu T L, Zhang X.The role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil nitrogen cycling.Acta Ecologica Sinica,2014,34(17):4807-4815.

丛枝菌根真菌在土壤氮素循环中的作用

陈永亮,陈保冬,刘 蕾, 胡亚军,徐天乐,张 莘*
(中国科学院生态环境研究中心 城市与区域生态国家重点实验室,北京 100085)

摘要:作为植物需求量最大的营养元素,氮素是陆地生态系统初级生产力的主要限制因子。丛枝菌根真菌能与地球上80%以上的陆生植物形成菌根共生体,帮助宿主植物吸收土壤中的P、N等矿质养分。目前,丛枝菌根真菌与氮素循环相关研究侧重于真菌对氮素的吸收形态以及共生体中氮的传输代谢机制,却忽略了丛枝菌根真菌在固氮过程、矿化与吸收过程、硝化过程、反硝化过程以及氮素淋洗过程等土壤氮素循环过程中所起到的潜在作用,并且越来越多的证据也表明丛枝菌根真菌是影响土壤氮素循环过程的重要因子。总结了丛枝菌根真菌可利用的氮素形态及真菌的氮代谢转运相关基因的研究现状;重点分析了丛枝菌根真菌在调控土壤氮素循环过程中的潜在作用以及在生态系统中的重要生态学意义,同时提出了丛枝菌根真菌在土壤氮素循环过程中一些需要深入研究的问题。

关键词:丛枝菌根真菌;氮素吸收;土壤氮素循环;土壤氮库;生态学意义

The role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil nitrogen cycling

CHEN Yongliang, CHEN Baodong, LIU Lei, HU Yajun, XU Tianle, ZHANG Xin*
State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, *China*

Abstract: As one of the essential elements for plant, nitrogen (N) plays an important role in predicting the primary productivity in terrestrial ecosystems. On the other hand, arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), a group of ubiquitous soil fungi that form symbiotic association with the majority of the terrestrial vascular plants, play a vital role in plant growth by providing their host plants with mineral nutrients such as phosphorus (P) and N, and trace elements. AMF can also protect plants from drought stress, pathogen infections and heavy metal contaminations, and improve soil structure by influencing soil aggregation dynamics.

Recent studies on AMF and N cycling were mainly focused on the N forms absorbed by AMF and the N metabolism and translocation in the symbiosis. It has been well demonstrated that AMF can take up different N forms such as inorganic N, amino acids, and even complex organic N. AMF prefer to assimilate ammonium than nitrate in most circumstances. The N transfer and translocation via AMF has also been extensively studied. Various N sources are firstly incorporated into arginine (Arg) through the urea cycle in the extraradical mycelium (ERM), and then transported to the intraradical mycelium (IRM) possibly with polyphosphate (PolyP). Finally, Arg is catabolized through the catabolic arm of the urea cycle in the IRM, releasing NH_3/NH_4^+ into arbuscules.

In contrast to good knowledge of N metabolism in the mycorrhizal symbiosis, the possible involvements of AMF in soil N cycling processes such as mineralization of organic N, N fixation, nitrification, denitrification and leaching has been largely overlooked. However, AMF may mediate the soil N cycling process via different pathways from the smallest to the largest spatio-temporal scale, and much attention has been paid to the involvement of AMF in soil N cycling in recent years.

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-BR-17);城市与区域生态国家重点实验室自主方向项目(SKLURE2008-1-03)
收稿日期:2013-09-24; **网络出版日期**:2014-03-05

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xinzhang@ rcees.ac.cn

The interaction of AMF and other functional microbial groups responsible for N cycling has been particularly studied. It has been well demonstrated that AMF had remarkable effects on diazotrophic, nitrifying and denitrifying microbial communities in soil microcosms or under field conditions. AMF were also shown to reduce soil inorganic N loss via leaching in microcosm-based studies. Taken together, AMF can serve as an important influencing factor for individual soil N cycling processes.

Furthermore, the belowground common mycorrhizal networks could essentially affect N transfer and re-allocation among different plants in ecosystems, and thus have important ecological impacts on aboveground plant community and ecosystem stability. Moreover, all AMF hyphae have a high N content, thus the N pool in AMF mycelia could be similar in magnitude to that in roots considering their ubiquity in terrestrial ecosystems. The fungal hyphae also have a rapid turnover rate, indicating that AMF play an unappreciated role in global N cycling.

This paper summarized the recent research progresses in N metabolism in AM symbiosis, including N species assimilated by AMF, and the N metabolism genes in AMF. Simultaneously, the potential role of AMF in mediating the soil N cycling processes and its ecological significances in ecosystems were discussed in details. Some important issues in relation to the involvement of AMF in soil N cycling were also proposed for further research.

Key Words: arbuscular mycorrhizal fungi; N uptake; soil N cycling; soil N pool; ecological significance

菌根(mycorrhiza)是菌根真菌与植物根系形成的共生体,是自然界普遍存在的一种生物共生现象。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是自然界分布最广泛的一类菌根真菌,能够与大部分高等植物的根系形成共生关系[1]。这种共生体的形成除了能明显改善宿主植物的矿质营养(磷、氮、硫以及微量元素等),还能增强宿主植物抗病、抗干旱、抗盐害、抗重金属毒害等诸多抗逆能力[1]。

丛枝菌根真菌根外菌丝可以利用 NH_4^+、NO_3^- 和简单形态的氨基酸[2],并在一定条件下还可以加速有机氮的矿化进而使有机氮成为其可利用的氮素形态[3]。AMF 在氮素的生物地球化学循环中也发挥着重要作用,可通过一些途径显著影响氮素的生物吸收与同化、有机氮矿化、生物固氮、硝化和反硝化,以及氮素淋洗等诸多土壤氮素循环过程[4]。与此同时,AMF 还可通过地下菌丝网络(common mycorrhizal networks, CMNs)在植物间矿质营养元素的再分配中起到重要的作用。

鉴于此,本文重点讨论了 AMF 吸收利用的氮素形态及其在土壤氮素循环中的重要作用等方面的最新研究进展,旨在为今后的相关研究提供参考。

1 丛枝菌根真菌与氮素吸收、矿化

1.1 丛枝菌根真菌对无机氮和简单形态有机氮的吸收

无机氮是植物的重要氮源,其中铵态氮和硝态氮是植物可以直接利用的两种主要氮源。然而,土壤中的绝大部分氮为有机态,只有在被微生物分解成无机氮后才能被植物吸收利用。研究表明,AMF 根外菌丝可以吸收各种简单形态的氮,包括硝态氮、铵态氮[2,5]和一些氨基酸[2],并且相比于 NO_3^-,AMF 优先利用 NH_4^+。Tanaka 和 Yano[5] 使用分室隔网装置研究发现玉米接种 *G. aggregatum* 后,其根外菌丝从菌丝室吸收的 $^{15}NH_4^+$ 约是 $^{15}NO_3^-$ 的 10 倍;同样,当铵态氮换成树脂包裹的尿素时,玉米地上部氮吸收量的 74%来自于 ^{15}N 标记的尿素,而从 $^{15}NO_3^-$ 中获得的氮素仅占到植物氮吸收量的 2.9%。此外,AMF 吸收 NH_4^+ 的速度要快于 NO_3^-。这可能是因为 AMF 根外菌丝吸收同化 NH_4^+ 的代价要小于 NO_3^-(NO_3^- 由硝酸盐还原酶转化为 NH_4^+ 这一步骤需要能量);或者 AMF 缺乏将硝态氮转移到植物的能力[5]。

不同种类的丛枝菌根真菌对氮素的吸收效率表现不一。Frey 等[6] 发现接种 3 种丛枝菌根真菌 *G. intraradices*, *G. Margarita* 和 *Acaulospora laevis* 均能显著提高植物地上部氮含量和 ^{15}N 含量,但是前两个菌种与后者的差异也达到显著水平。这可能是因为不同种属的丛枝菌根真菌生理性状存在差别,其根外菌丝在土壤中有不同的浸染策略[7]。目前,关于不同 AMF 种类对氮素的吸收大部分仅限于球囊霉属,较少研究关注了非球囊霉的 AMF[8]。

1.2 丛枝菌根真菌对复杂有机氮的矿化

外生菌根真菌和杜鹃科菌根真菌能够帮助寄主

植物直接利用有机氮。然而,AMF 利用有机氮的能力存在争议[9]。作为一种专性活体营养真菌,AMF 被认为只能吸收其它腐生微生物降解有机物质释放出来的无机氮,但是 Whiteside 等[10-11]应用最新的技术-量子点(quantum dots)标记的方法证明 AMF 可以直接吸收、转运有机氮,并且还观察到量子点标记的有机氮存在于土壤根外菌丝、植物根系和植物茎部。

大量研究表明,AMF 具有从复杂有机氮中吸收氮素的能力并且加速了其降解过程[3, 12-14]。Aristizábal 等[15]在 3 种植物 *Myrica parvifolia*,*Myrica pubescens* 和 *Paepalanthus* 的降解叶片中发现了 AMF 菌丝和泡囊的分布。Hodge 等[3]研究发现 *G. hoi* 的根外菌丝能利用复杂的有机氮源(^{13}C 和^{15}N 双标记的黑麦草),接种植物吸收的^{15}N 是对照的 3 倍之多。Leigh 等[14]利用同样的有机氮源为材料,发现植物氮吸收量的 20%来自于根外菌丝对标记^{15}N 的吸收,并且 *G. intraradices* 比 *G. hoi* 有更强的氮吸收能力,这可能主要与其产生的大量根外菌丝有关。Hodge 等[12]发现 AMF 从降解有机氮中获得了大约 1/3 的氮,并且将其含量的 3%传递给了植物。另外,Atul-Nayyar 等[13]发现 *G. clarum*、*G. claroideum* 和 *G. intraradices* 均能加速有机氮(^{15}N 标记的野生黑麦)的矿化,相对不接种处理平均提高 228%,并且 *G. clarum* 和 *G. intraradice* 矿化有机氮的效果要优于 *G. claroideums*。

然而,关于丛枝菌根真菌调节有机氮矿化的机制还有待于进一步研究。作为土壤微生物的重要组成部分,AMF 对菌丝际微生物有直接影响,AMF 菌丝可分泌一些碳化合物,给菌丝际微生物带来了大量的 C 源,改变了土壤微生物群落组成[16-17],进而可能会直接影响有机氮的矿化、吸收。然而到目前为止还没有直接证据表明 AMF 具有分泌有机氮矿化相关酶类的能力。尽管如此,AMF 可能会通过改变其它土壤微生物的群落组成从而间接调控有机氮的矿化过程。Nuccio 等[18]利用生物微矩阵芯片的方法发现丛枝菌根真菌 *G. hoi* 使菌丝际凋落物中 10%的细菌群落发生了改变,并且指出 N 素输出可能是 AMF 改变土壤微生物群落的一种潜在机制,进而加速了凋落物的降解过程。同样,Cheng 等[19]也发现 AMF 减少了土壤中 NH_4^+ 的浓度,进而加速了凋落物的降解。另外,丛枝菌根真菌还可通过增强细菌对无机氮源的利用从而加速有机氮降解[20],但是对细菌群落的改变能力有限[21,18]。

1.3　丛枝菌根真菌自身对氮素的利用

随着研究的深入,人们开始关注丛枝菌根真菌本身对氮素的需要,而暂时抛开 AMF 在菌根共生体中所起的作用。金海如等[22]等研究发现 *G. intraradices* 孢子萌发时可以利用内部储存的氮合成游离氨基酸,也能利用外源无机氮和有机氮合成大量的氨基酸。另外,*G. intraradices* 孢子在分别吸收外源尿素、NH_4^+ 和 NO_3^- 后,可以观察到孢子内从头合成氨基酸。Hodge 等[3]发现 AMF 根外菌丝在存有有机氮的菌丝室中大量增殖,并且菌丝室菌丝密度大于未接种宿主植物室菌丝密度,这说明菌丝室中有机氮的存在促进了 AMF 根外菌丝的生长。此外,Leigh 等[14]发现 AMF 根外菌丝进入含有有机氮的菌丝室后其菌丝密度随着时间的延长而显著增加。这些结果表明有机氮可能代表了 AMF 自身生长的一种重要氮源。更有研究表明 AMF 甚至可以促进非菌根植物对 N 的吸收[23],而 Cappellazzo 等[24]发现少量的有机氮能刺激 *G. intraradices* 发生转录反应,说明氮在 AMF 中可能是一种信号分子物质。Tanaka 和 Yano[5]也发现供应$^{15}NO_3^-$ 给玉米时,AMF 根内菌丝含有大量的^{15}N,这说明根外菌丝吸收的$^{15}NO_3^-$并不全部转移给植物,而是有相当大的比例存在于菌根真菌菌丝体内。由此可见,AMF 把吸收的氮运送到植物可能是由于供应给 AMF 过多的氮素所致;AMF 本身在一定程度上或许可以调控氮素的转移并且只有当自身 N 素被满足后才可能把剩余的氮素传递给植物。有研究表明增加植物的碳供给刺激了 AMF 共生体内 N 的吸收转运,并且 N 在共生体内的吸收转运只有在碳源被宿主植物运输到菌根界面时才会增加,而当碳源直接以醋酸盐的形式供给 AMF 根外菌丝时 N 的吸收转运并没有增加[25]。这为研究者提供了 N 在菌根共生体内吸收转运的新视野。

随着研究的深入,一些丛枝菌根真菌本身的氮转运、代谢基因相继被发现。在丛枝菌根真菌 *G. intraradices* 内发现了两个 NH_4^+ 转运蛋白基因 *GintAMT*1、*GintAMT*2[26-27]。其中 NH_4^+ 转运蛋白基因 *GintAMT*1 是在 *G. intraradices* 的根外菌丝中发现的,与其它真菌的 NH_4^+ 转运蛋白有高度的序列相似性,

*GintAMT*1 在外界 NH_4^+ 浓度较低时表达上调,而在外界 NH_4^+ 浓度较高时表达下调,说明这个基因是高亲和性的 NH_4^+ 转运蛋白。相比于 *GintAMT*1,*GintAMT*2 在 *G. intraradices* 根内菌丝的转录水平大于其在根外菌丝的转录水平,并且这两个基因在丛枝浸染的皮层细胞中都能进行转录。此外,在 *G. intraradices* 中还发现一个 NO_3^- 转运蛋白基因 *GiNT* [28],并且 NO_3^- 可以刺激 *GiNT* 基因的表达。从丛枝菌根真菌 *G. intraradices* 和 *G. mosseae* 中分别发现了氨基酸转运蛋白基因 *GintAAP*1 和 *GmosAAP*1[29],并且后者能与质子耦合从而运输脯氨酸。这些基因的发现为丛枝菌根真菌吸收利用氮素提供了直接的分子证据。

2 丛枝菌根真菌在调控土壤固氮过程、硝化过程、反硝化过程和淋洗过程中的作用

2.1 丛枝菌根真菌与固氮过程

相比于其它土壤氮素循环过程,固氮过程是一个被研究较多的过程,固氮促进了全球范围内土壤中氮素的累积。很多研究证明接种 AMF 可以增强豆科植物根瘤的固氮能力[30-31],两者双接种具有协同增效作用。一般认为接种 AMF 通过改善植物的 P 营养以及促进对微量元素如铜、锌的吸收等,从而提高植物的固氮能力。从进化的角度分析,AMF 是根瘤菌进化的祖先,根瘤共生体是由古老的 AMF 共生体演变而来[32]。就豆科植物而言,菌根突变体植株同时也是结瘤突变体植株[33-34]。AMF 与根瘤菌在根系根瘤内部也存在相互作用。Scheublin 和 van der Heijden[35]研究发现 AMF 侵染了 3 种不同豆科植物的根瘤,根瘤内部 AMF 的存在表明 AMF 能直接传递营养元素给根瘤用于氮的固定。基于分子生物学的方法也表明根系根瘤内部的 AMF 群落在不同豆科植物之间是相似的,但是均与根系内的 AMF 群落显著不同[36]。

AMF 与固氮过程功能微生物存在一定的相互作用。具有编码固氮酶含铁蛋白功能的 *nifH* 基因是参与固氮过程的关键基因,也是研究固氮微生物的理想遗传标记。Veresoglou 等[37]首次报道了两种丛枝菌根真菌 *G. intraradices* 和 *G. margarita* 均能显著改变菌根际 *nifH* 基因群落组成,因此可能影响了固氮过程。AMF 侵染植物根系后可能改变了流向菌根际的碳流量,进而对 *nifH* 功能基因群落结构产生影响。造成这一现象的内在原因还需要进一步解释,在未来可针对 *nifH* 的丰度展开研究,进而系统地阐述 AMF 对固氮过程功能微生物的影响。

2.2 丛枝菌根真菌与硝化过程

氨氧化作用(氨→亚硝态氮)是氮素循环的限速步骤,也是硝化作用的第一步反应。具有氨单加氧酶基因 *amoA* 的氨氧化细菌(AOB)和氨氧化古菌(AOA)是自然界氨氧化作用的主要参与者,并且广泛存在于草原、农田、湿地和海洋等各种生态系统中[38-41]。在土壤环境中,铵浓度、温度、pH 值、盐度、氧分压、水分含量、养分含量、植被种类以及污染物等环境因子的微小改变均会对氨氧化菌的数量和群落组成造成影响。

丛枝菌根真菌和氨氧化菌(AOA、AOB)在土壤氮素循环中都有着十分重要的作用,两种微生物都以 NH_4^+ 为底物,因此两者之间的相互作用在土壤氮循环中可能具有潜在的重要作用。相比于 AMF,氨氧化菌在对土壤基质中可交换 NH_4^+ 的竞争上处于劣势[42],因此在土壤 NH_4^+ 有限的情况下,AMF 对 NH_4^+ 的优先利用和竞争会导致氨氧化菌对 NH_4^+ 的利用降低,造成其丰度和硝化速率的下降,进而可能导致菌根际支撑不同的 AOA、AOB 群落。Amora-Lazcano 等[43]研究发现用两种丛枝菌根真菌 *G. mosseae*、*G. fasciculatum* 接种玉米后,菌根际 AOB 种群丰度大于非菌根际,AMF 促进了 AOB 的生长。Klopatek 等[44]发现,AMF 的存在降低了土壤中硝化细菌的总量。而 Cavagnaro 等[45]在田间原位条件下以番茄野生型/菌根突变体植株(不能被 AMF 侵染)为材料,发现 AMF 对 AOB 群落组成和丰度均没有显著影响。另外,Veresoglou 等[46]发现菌根植物菌根际土壤的氨氧化潜势低于非菌根植物,这意味着接种 AMF 可能降低了氨氧化菌的丰度。Chen 等[47]通过室内盆栽模拟试验系统地研究了丛枝菌根真菌与氨氧化菌之间的直接与间接作用,研究发现 AMF 可通过间接途径(植物途径)显著降低菌根际 AOA、AOB 丰度,并且还分别间接、直接影响菌根室、菌丝室中 AOA 的群落组成。由此可见,AMF 与氨氧化微生物之间的相互作用并未得出一致结论。但是,AMF 仍然可能在调控土壤硝化过程中起到非常重要的潜在作用。

丛枝菌根真菌调控硝化过程主要是通过与氨氧化菌竞争土壤中的可利用铵。AMF 也可通过改变根

系生理形态进而调控氨氧化过程,接种 AMF 能促进宿主植物侧根的形成并且能增加根长[48],从而提高宿主植物对无机氮(NH_4^+)的利用[49],降低氨氧化菌可利用的底物浓度。

2.3 丛枝菌根真菌与反硝化过程

丛枝菌根真菌与土壤反硝化过程的研究较少,到目前为止只有少量的试验研究了 AMF 与反硝化细菌之间的相互作用。Amora-Lazcano 等[43]发现接种两种丛枝菌根真菌 *G. mosseae* 和 *G. fasciculatum* 均可显著降低菌根际反硝化细菌的数量。Meyer 和 Linderman[50]研究发现玉米接种丛枝菌根真菌 *G. fasciculatum* 后,其根际荧光假单胞细菌的数量显著降低。这可能是由于接种 AMF 后,植物根系分泌的有机碳化合物会显著降低,因而导致反硝化细菌的数量降低。然而,上述试验中检测反硝化细菌群落大小的方法有一定的缺陷,因此结果值得商榷。

丛枝菌根真菌与反硝化过程功能微生物也存在一定的相互作用。亚硝酸的还原过程是反硝化过程中的重要限速步骤,催化该还原过程的 Cu-亚硝酸还原酶是由 *nirK* 基因所编码。*nirK* 基因是反硝化功能基因中研究最多的基因之一,因此被广泛应用于反硝化菌群落的研究。Veresoglou 等[37]研究发现两种丛枝菌根真菌 *G. intraradices* 和 *G. margarita* 均能显著改变菌根际土壤 *nirK* 基因的群落组成,因而可能影响反硝化过程。这可能主要是由于 AMF 侵染植物根系后改变了菌根际碳沉降量,进而对 *nirK* 功能基因群落组成产生影响。然而此试验并没有检测 *nirK* 基因的丰度以及其它反硝化过程功能基因如 *nirS* 和 *nosZ* 等,因此并没有系统的阐述 AMF 对反硝化过程功能微生物的影响。未来可针对参加反硝化过程的其它功能基因如 *nirS* 和 *nosZ* 的丰度和群落组成开展进一步的研究,进而系统的阐述 AMF 与反硝化功能微生物之间的相互作用,探讨 AMF 在反硝化过程中的潜在作用。

2.4 丛枝菌根真菌与氮素淋洗过程

丛枝菌根真菌在氮素淋洗过程中也有十分重要的作用。Heijden 等[51]研究发现在低营养元素浓度时接种 AMF 能够显著降低羊茅(*Festuca ovina*)淋洗液中 NH_4^+ 的浓度,在高营养元素浓度时接种 AMF 能显著降低草地早熟禾(*Poa pratensis*)淋洗液中的 NH_4^+ 浓度。更重要的是接种 AMF 并没有显著增加植物的生物量,这预示着接种 AMF 可能是减少草原生态系统中 N 损失的有效途径之一。Asghari 和 Cavagnaro[52]也发现,菌根真菌植物土壤滤出液中含有较低的硝态氮和铵态氮浓度,然而此试验中接种 AMF 明显促进了宿主植物的生长。此外,他们还采用马铃薯菌根突变体(不能被 AMF 侵染)和野生型为植物材料,发现野生型菌根植物显著减少了滤出液中硝态氮的含量(减少了将近 40 倍),并且野生型菌根植物土壤表层、中层的硝态氮含量显著低于突变体植株[53],这些结果表明 AMF 可显著减低土壤淋洗液中的无机氮浓度。

关于丛枝菌根真菌调控土壤氮素淋洗过程的机理有如下几种。其一,AMF 改善菌丝际土壤结构增加了土壤的保水能力[54];其二,AMF 促进宿主植物对无机氮的吸收,减少了土壤中的无机氮浓度;其三,AMF 与氨氧化微生物相互作用可降低氨氧化菌丰度从而降低土壤溶液中的无机氮浓度,尤其是 NO_3^- 浓度[40]。

3　丛枝菌根真菌在土壤氮素循环中的生态学意义

3.1 丛枝菌根真菌地下菌丝网络在养分传递以及再分配中的作用

AMF 地下菌丝网络的作用正日益引起人们的关注。AMF 侵染宿主植物根系后,根外菌丝向根外介质广泛分枝延伸形成致密的菌丝网。由于大多数 AMF 并没有寄主偏好性和专一性[1],当根外菌丝接触到其它寄主植物时可再度侵染,从而形成根系之间的菌丝桥。众多的植物间菌丝桥可以在土壤中形成一个密集的地下菌丝桥网络,在植物间传递营养物质的过程中起着重要的作用,并且同种植物、不同种植物均可形成地下菌丝网络[55]。Cheng 和 Baumgartner[56]研究发现在标记 *Bromus hordeaceus*、*Medicago polymorpha* 5、10d 后就在相邻葡萄树中发现了 ^{15}N 的存在。

丛枝菌根真菌地下菌丝网络还可以调节 NH_4^+ 和 NO_3^- 在植物间的再分配,包括在固氮植物和非固氮植物之间、以及草本植物和木本植物之间。在大多数情况下,氮素通过菌丝桥由固氮菌根植物传递给非固氮菌根植物[55, 57]。固氮菌根植物向非固氮菌根植物单向传递氮素的比例在 0—80%之间[58]。但是固氮植物并不一定是氮供体,少数的研究也发现氮素可以通过菌丝桥由非固氮菌根植物向固氮菌

根植物转移,不过传递氮的比例最多只有 10% 左右[59-60]。氮素在供体和受体之间的这种传递具有重要的生态意义,可以影响到植物之间的生长和竞争,进而维持生态系统的稳定。

3.2 丛枝菌根真菌菌丝的 N 库功能以及对生态系统养分周转的间接影响

Treseder 和 Cross[61] 根据已经发表的数据估计全球范围根系内 AMF 的生物量能达到土壤微生物总量的 4%左右,而且这些数据还没有包括 AMF 根外菌丝生物量。Olsson 等[62] 认为土壤中 AMF 的生物量是根内的 10 倍之多。即使保守的认为 AMF 根外菌丝生物量等同于根内菌丝生物量,AMF 生物量也会占据土壤微生物总量的 5%—10%,并且真实的数据可能会更高。另外,Hodge 和 Fitter[12] 研究发现 AMF 的根外菌丝有较高的 N 含量(3%—5%),并且约有 31%的氮来自于对菌丝室有机氮的矿化吸收,说明 AMF 可能需要吸收利用这些氮素用于自身的生长代谢并且其本身可能代表了土壤的一个重要 N 库。考虑到 AMF 在全球范围的普遍性[1],其菌丝内的 N 库是相当可观的,在规模上可能与根系中的 N 库相媲美[12]。另外,土壤中的 AMF 根外菌丝能迅速分解、转化[63],如此高的周转率意味着 AMF 在全球氮素循环中可能发挥着重要的作用。

此外,丛枝菌根真菌与宿主植物之间的共生关系对生态系统中养分的周转也会产生间接影响。Schädler 等[64] 用菌根与非菌根草原植物凋落物作为材料,在土壤中包埋八周后发现接种 AMF 处理的凋落物降解速度显著快于非菌根植物的凋落物。这可能是由于接种 AMF 提高了宿主植物组织中矿质元素含量(N、P 等),因而增加了分解者的活性。由此可见,菌根是影响植物凋落物降解速度的一个重要因子,而其所起的作用可能迄今仍然被忽略。

4 问题与展望

综上所述,AMF 能够从多方面影响土壤 N 素循环的各个过程,因而在调控土壤 N 素循环过程中发挥着重要作用,然而更深入的研究还有待进一步进行,主要包括:

(1) AMF 吸收传递氮素的生态学意义

尽管 AMF 能吸收、传递 N 给宿主植物,但是 AMF 吸收传递 N 的生态学意义还存在相当大的争议。首先,目前的很多研究在模拟控制条件下并没有引入土壤微生物群落,因此 AMF 的作用可能被夸大;其次,无机氮尤其是硝态氮本身易于流动和扩散。因此,开展菌根模拟研究时要注意引入土壤土著微生物群落,并且要设计合理的试验装置来防止无机氮在不同分室之间的流动和扩散。

(2) AMF 和土壤 N 素循环功能微生物的相互作用

土壤氮素循环过程是由一系列相关的 N 素循环功能微生物所驱动。AMF 与 N 循环功能微生物的相互作用能阐述 AMF 在土壤各个氮素循环过程中所起的作用。虽然目前一些室内模拟盆栽试验阐述了两者之间的相互作用,但是试验设计并不能从根本上消除接种 AMF 对植物生长的影响。另外,土壤微生物经过灭菌后需要经过较长的时间才能恢复到平衡期甚至有些情况下无法再达到平衡期。因此,特殊植物材料的使用(菌根突变体和野生型)是一个可能的代替途径。

(3) AMF 影响土壤 N 素循环的机制

AMF 可以通过其根外菌丝对土壤 N 素循环产生直接影响;也可以通过植物群落或者其它微生物群落对土壤 N 素循环产生间接影响。到底是哪一种影响占据主导地位还是两者共同作用调控土壤 N 素循环过程呢? 相信随着研究的逐步深入,这些问题将会不断被回答。

(4) AMF 吸收传递 N 的分子机制

AMF 吸收传递氮传递给植物的分子机制尚不明确,目前只有少数的 AMF 氮转运基因被克隆,随着 AMF 基因组测序工作的完成,极大丰富的基因组序列信息将有助于推动 AMF 本身的氮转运基因的克隆与功能分析,这对 AMF 与植物间氮素转移机制的研究具有重要意义。

References:

[1] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal Symbiosis. 3rd ed. London, UK: Academic Press Ltd., 2008.

[2] Hawkins H J, Johansen A, George E. Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. Plant and Soil, 2000, 226(2): 275-285.

[3] Hodge A, Campbell C D, Fitter A H. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. Nature, 2001, 413(6853): 297-299.

[4] Veresoglou S D, Chen B D, Rillig M C. Arbuscular mycorrhiza

and soil nitrogen cycling. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 46: 53-62.

[5] Tanaka Y, Yano K. Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied. Plant, Cell and Environment, 2005, 28(10): 1247-1254.

[6] Frey B, Schüepp H. Acquisition of nitrogen by external hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Zea mays* L. New Phytologist, 1993, 124(2): 221-230.

[7] Hart M M, Reader R J. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, 2002, 153(2): 335-344.

[8] Reynolds H L, Hartley A E, Vogelsang K M, Bever J D, Schultz P A. Arbuscular mycorrhizal fungi do not enhance nitrogen acquisition and growth of old-field perennials under low nitrogen supply in glasshouse culture. New Phytologist, 2005, 167(3): 869-880.

[9] Talbot J M, Allison S D, Treseder K K. Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. Functional Ecology, 2008, 22(6): 955-963.

[10] Whiteside M D, Treseder K K, Atsatt P R. The brighter side of soils: quantum dots track organic nitrogen through fungi and plants. Ecology, 2009, 90(1): 100-108.

[11] Whiteside M D, Digman M A, Gratton E, Treseder K K. Organic nitrogen uptake by arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal forest. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 55: 7-13.

[12] Hodge A, Fitter A H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(31): 13754-13759.

[13] Atul-Nayyar A, Hamel C, Hanson K, Germida J. The arbuscular mycorrhizal symbiosis links N mineralization to plant demand. Mycorrhiza, 2009, 19(4): 239-246.

[14] Leigh J, Hodge A, Fitter A H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. New Phytologist, 2009, 181(1): 199-207.

[15] Aristizábal C, Rivera E L, Janos D P. Arbuscular mycorrhizal fungi colonize decomposing leaves of *Myrica parvifolia*, *M. pubescens* and *Paepalanthus sp.*. Mycorrhiza, 2004, 14(4): 221-228.

[16] Toljander J F, Lindahl B D, Paul L R, Elfstrand M, Finlay R D. Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure. FEMS Microbiology Ecology, 2007, 61(2): 295-304.

[17] Welc M, Ravnskov S, Kieliszewska-Rokicka B, Larsen J. Suppression of other soil microorganisms by mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi in root-free soil. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(2): 1534-1540.

[18] Nuccio E E, Hodge A, Pett-Ridge J, Herman D J, Weber P K, Firestone M K. An arbuscular mycorrhizal fungus significantly modifies the soil bacterial community and nitrogen cycling during litter decomposition. Environmental Microbiology, 2013, 15(6): 1870-1881.

[19] Cheng L, Booker F L, Tu C, Burkey K O, Zhou L S, Shew H D, Rufty T W, Hu S J. Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO_2. Science, 2012, 337(6098): 1084-1087.

[20] Johansen A, Jakobsen I, Jensen E S. Hyphal transport of ^{15}N-labelled nitrogen by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and its effect on depletion of inorganic soil N. New Phytologist, 1992, 122(2): 281-288.

[21] Leigh J, Fitter A H, Hodge A. Growth and symbiotic effectiveness of an arbuscular mycorrhizal fungus in organic matter in competition with soil bacteria. FEMS Microbiology Ecology, 2011, 76(3): 428-438.

[22] Jin H R, Tian M M. Different forms of nitrogen utilization and effect of exogenous glucose on their metabolism in germinating spores of AM fungus. Scientia Sinica Vitae, 2010, 40(3): 239-249.

[23] Hodge A. N capture by *Plantago lanceolata* and *Brassica napus* from organic material: the influence of spatial dispersion, plant competition and an arbuscular mycorrhizal fungus. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(391): 2331-2342.

[24] Cappellazzo G, Lanfranco L, Bonfante P. A limiting source of organic nitrogen induces specific transcriptional responses in the extraradical structures of the endomycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. Current Genetics, 2007, 51(1): 59-70.

[25] Fellbaum C R, Gachomo E W, Beesetty Y, Choudhari S, Strahan G D, Pfeffer P E, Kiers E T, Bücking H. Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(7): 2666-2671.

[26] López-Pedrosa A, González-Guerrero M, Valderas A, Azcón-Aguilar C, Ferrol N. *GintAMT*1 encodes a functional high-affinity ammonium transporter that is expressed in the extraradical mycelium of *Glomus intraradices*. Fungal Genetics and Biology, 2006, 43(2): 102-110.

[27] Pérez-Tienda J, Testillano P S, Balestrini R, Fiorilli V, Azcón-Aguilara C, Ferrol N. GintAMT2, a new member of the ammonium transporter family in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. Fungal Genetics and Biology, 2011, 48(11): 1044-1055.

[28] Tian C J, Kasiborski B, Koul R, Lammers P E, Bücking H, Shachar-Hill Y. Regulation of the nitrogen transfer pathway in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: Gene characterization and the coordination of expression with nitrogen flux. Plant Physiology, 2010, 153(3): 1175-1187.

[29] Cappellazzo G, Lanfranco L, Fitz M, Wipf D, Bonfante P. Characterization of an amino acid permease from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. Plant Physiology, 2008, 147(1): 429-437.

[30] Ibijbijen J, Urquiaga S, Ismaili M, Alves B J R, Boddey R M. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition and nitrogen fixation of three varieties of common beans (*Phaseolus vulgaris*). New Phytologist, 1996, 134(2): 353-360.

[31] Toro M, Azcon R, Barea J M. The use of isotopic dilution techniques to evaluate the interactive effects of Rhizobium genotype, mycorrhizal fungi, phosphate-solubilizing rhizobacteria and rock phosphate on nitrogen and phosphorus acquisition by *Medicago sativa*. New Phytologist, 1998, 138(2): 265-273.

[32] Martin P. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. Nature, 2008, 6(10): 763-775.

[33] Marsh J F, Schultze M. Analysis of arbuscular mycorrhizas using symbiosis-defective plant mutants. New Phytologist, 2001, 150(3): 525-532.

[34] Shrihari P C, Sakamoto K, Inubushi K, Akao S. Interaction between supernodulating or non-nodulating mutants of soybean and two arbuscular mycorrhizal fungi. Mycorrhiza, 2000, 10(3): 101-106.

[35] Scheublin, T R, van der Heijden, Marcel G A. Arbuscular mycorrhizal fungi colonize nonfixing root nodules of several legume species. New Phytologist, 2006, 172(4): 732-738.

[36] Scheublin T R, Ridgway K P, Young J P W, van der Heijden M G A. Nonlegumes, legumes, and root nodules harbor different arbuscular mycorrhizal fungal communities. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(10): 6240-6246.

[37] Veresoglou S D, Shaw L J, Hooker J E, Sen R. Arbuscular mycorrhizal modulation of diazotrophic and denitrifying microbial communities in the (mycor) rhizosphere of *Plantago lanceolata*. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 53: 78-81.

[38] Wuchter C, Abbas B, Coolen M J L, Herfort L, van Bleijswijk J, Timmers P, Strous M, Teira E, Herndl G J, Middelburg J J, Schouten S, Sinninghe Damsté J S. Archaeal nitrification in the ocean. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(33): 12317-12322.

[39] Lam P, Jensen M M, Lavik G, McGinnis D F, Müller B, Schubert C J, Amann R, Thamdrup B, Kuypers M M M. Linking crenarchaeal and bacterial nitrification to anammox in the Black Sea. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(17): 7104-7109.

[40] Chen Y L, Xu Z W, Hu H W, Hu Y J, Hao Z P, Jiang Y, Chen B D. Responses of ammonia-oxidizing bacteria and archaea to nitrogen fertilization and precipitation increment in a typical temperate steppe in Inner Mongolia. Applied Soil Ecology, 2013, 68: 36-45.

[41] Shen J P, Zhang L M, Zhu Y G, Zhang J B, He J Z. Abundance and composition of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing archaea communities of an alkaline sandy loam. Environmental Microbiology, 2008, 10(6): 1601-1611.

[42] Bollmann A, Bär-Gilissen M J, Laanbroek H J. Growth at low ammonium concentrations and starvation response as potential factors involved in niche differentiation among ammonia-oxidizing bacteria. Applied and Environmental Microbiology, 2002, 68(10): 4751-4757.

[43] Amora-Lazcano E, Vazquez M M, Azcon R. Response of nitrogen-transforming microorganisms to arbuscular mycorrhizal fungi. Biology and Fertility of Soils, 1998, 27(1): 65-70.

[44] Klopatek C C, Klopatek J M. Nitrifiers and mycorrhizae in pristine and grazed Pinyon-Juniper ecosystems. Arid Soil Research and Rehabilitation, 1997, 11(4): 331-342.

[45] Cavagnaro T R, Jackson L E, Scow K M, Hristova K R. Effects of arbuscular mycorrhizas on ammonia oxidizing bacteria in an organic farm soil. Microbial Ecology, 2007, 54(4): 618-626.

[46] Veresoglou S D, Sen R, Mamolos A P, Veresoglou D S. Plant species identity and arbuscular mycorrhizal status modulate potential nitrification rates in nitrogen-limited grassland soils. Journal of Ecology, 2011, 99(6): 1339-1349.

[47] Chen Y L, Chen B D, Hu Y J, Li T, Zhang X, Hao Z P, Wang Y S. Direct and indirect influence of arbuscular mycorrhizal fungi on abundance and community structure of ammonia oxidizing bacteria and archaea in soil microcosms. Pedobiologia, 2013, 56(4/6): 205-212.

[48] Yao Q, Wang L R, Zhu H H, Chen J Z. Effect of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on root system architecture of trifoliate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.) seedlings. Scientia Horticulturae, 2009, 121(4): 458-461.

[49] Fitter A H, Stickland T R, Harvey M L, Wilson G W. Architectural analysis of plant-root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. New Phytologist, 1991, 118(3): 375-382.

[50] Meyer J R, Linderman R G. Selective influence on populations of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*. Soil Biology and Biochemistry, 1986, 18(2): 191-196.

[51] van der Heijden M G A. Mycorrhizal fungi reduce nutrient loss from model grassland ecosystems. Ecology, 2010, 91(4): 1163-1171.

[52] Asghari H, Cavagnaro T R. Arbuscular mycorrhizas enhance plant interception of leached nutrients. Functional Plant Biology, 2011, 38(3): 219-226.

[53] Asghari H, Cavagnaro T R. Arbuscular mycorrhizas reduce nitrogen loss via leaching. PLoS ONE, 2012, 7(1): e29825.

[54] Rillig M C, Hoye A T, Carran A. Minimal direct contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to DOC leaching in grassland through losses of glomalin-related soil protein. Soil Biology and

Biochemistry, 2006, 38(9): 2967-2970.

[55] Newman E I. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. Advances in Ecological Research, 1988, 18: 243-271.

[56] Cheng X M, Baumgartner K. Arbuscular mycorrhizal fungi-mediated nitrogen transfer from vineyard cover crops to grapevines. Biology and Fertility of Soils, 2004, 40(6): 406-412.

[57] He X H, Critchley C, Bledsoe C S. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). Critical Reviews in Plant Sciences, 2003, 22(6): 531-567.

[58] He X H, Xu M G, Qiu G Y, Zhou J B. Use of ^{15}N stable isotope to quantify nitrogen transfer between mycorrhizal plant. Journal of Plant Ecology, 2009, 2(3): 107-118.

[59] Johansen A, Jensen E S. Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. Soil Biology and Biochemistry, 1996, 28(1): 73-81.

[60] Li Y F, Ran W, Zhang R P, Sun S B, Xu G H. Facilitated legume nodulation, phosphate uptake and nitrogen transfer by arbuscular inoculation in an upland rice and mung bean intercropping system. Plant and Soil, 2009, 315(1/2): 285-296.

[61] Treseder K K, Cross A. Global distributions of arbuscular mycorrhizal fungi. Ecosystems, 2006, 9(2): 305-316.

[62] Olsson P A, Thingstrup I, Jakobsen I, Bååth E. Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31(13): 1879-1887.

[63] Staddon P L, Ramsey C B, Ostle N, Ineson P, Fitter A H. Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ^{14}C. Science, 2003, 300(5622): 1138-1140.

[64] Schädler M, Brandl R, Kempel A. "Afterlife" effects of mycorrhization on the decomposition of plant residues. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(3): 521-523.

参考文献:

[22] 金海如, 田萌萌. 丛枝菌根真菌萌发孢子利用不同氮素及外源葡萄糖对其代谢的影响. 中国科学: 生命科学, 2010, 40(3): 239-249.