

DOI: 10.20103/j.stxb.202304190811

王艳芳, 刘金钊, 李志超, 刘领. 丛枝菌根真菌对褐土玉米氮素吸收和土壤 N₂O 排放的影响. 生态学报, 2024, 44(5): 1972-1984.

Wang Y F Liu J Z, Li Z C, Liu L. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on nitrogen uptake of maize and soil N₂O emissions in cinnamon soil. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(5): 1972-1984.

丛枝菌根真菌对褐土玉米氮素吸收和土壤 N₂O 排放的影响

王艳芳¹, 刘金钊², 李志超³, 刘 领^{1,*}

1 河南科技大学农学院, 洛阳 471023

2 中国地质大学环境学院, 武汉 430074

3 洛阳市林业生态建设发展中心, 洛阳 471000

摘要: 探究不同氮肥水平下丛枝菌根(AM)真菌对褐土玉米土壤 N₂O 排放和氮转化功能基因的影响, 为阐明 AM 真菌在褐土 N₂O 排放中的作用和效应提供理论依据。设置氮肥用量(N I: 105 mg/kg; N II: 210 mg/kg)、AM 真菌(M0: 不接种 AM 真菌; M1: 接种根内根抱囊霉(*Rhizophagus intraradices*); M2: 接种摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*); M3: 接种 *Rhizophagus intraradices* + *Funneliformis mosseae* 等比例混合)双因素盆栽试验。测定植株地上部全氮含量、土壤铵态氮、硝态氮含量和 N₂O 排放量, 采用实时荧光定量聚合酶链式反应(PCR)法分析土壤硝化功能基因(*amoA-AOA* 和 *amoA-AOB*)和反硝化功能基因(*nirS*、*nirK* 和 *nosZ*)的丰度。结果表明, 两种施氮水平下, 接种 AM 真菌均可显著降低土壤 N₂O 排放通量和累积排放量, 不同 AM 真菌处理下 N₂O 累积排放量表现为: M0>M2>M1>M3。相同 AM 真菌处理的土壤 N₂O 排放通量和累积排放量在 N II 施氮水平高于 N I 施氮水平; 相同 AM 真菌处理的玉米菌根侵染率在 N II 施氮水平低于 N I 施氮水平。与 M0 相比, N I 条件下 M1、M2 和 M3 处理土壤铵态氮含量分别降低 24.5%、20.8% 和 45.3%, 硝态氮含量分别降低 19.7%、14.9% 和 30.2%, 植株地上部全氮含量分别增加 16.3%、35.2% 和 59.6%; 与 M0 相比, N II 条件下 M1、M2 和 M3 处理土壤铵态氮含量分别降低 20.9%、24.8% 和 40.0%, 硝态氮含量分别降低 36.3%、25.6% 和 45.2%, 植株地上部全氮含量分别增加 33.2%、43.9% 和 95.4%。两种施氮水平下, AM 真菌可显著降低土壤硝化功能基因(*amoA-AOA* 和 *amoA-AOB*)丰度, 增加反硝化功能基因(*nirS*、*nirK* 和 *nosZ*)丰度。AM 真菌与 N₂O 排放通量呈极显著负相关。本盆栽试验条件下, 接种 AM 真菌均可增强两种氮肥用量玉米植株氮素吸收能力, 调节硝化、反硝化相关功能基因的丰度, 减少土壤 N₂O 气体的排放, 且两种 AM 真菌混合处理的 N₂O 减排效应强于单一 AM 真菌接种。

关键词: 丛枝菌根真菌; N₂O 排放; 氮转化功能基因; 褐土; 玉米

Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on nitrogen uptake of maize and soil N₂O emissions in cinnamon soil

WANG Yanfang¹, LIU Jinzhao², LI Zhichao³, LIU Ling^{1,*}

1 College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, China

2 School of Environmental Studies, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

3 Luoyang Forestry Ecological Construction and Development Center, Luoyang 471000, China

Abstract: The aim of this study was to explore the influences of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on N₂O emissions and nitrogen-transforming functional genes in maize-growing cinnamon soil under different nitrogen fertilizer rates, so as to provide the theoretical basis for clarifying the mechanism of AM fungi on N₂O emissions in cinnamon soil. Two factorial pot

基金项目: 国家自然科学基金项目(31700367)

收稿日期: 2023-04-19; **网络出版日期:** 2023-10-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liulinghenan@126.com

experiments were established as follows: nitrogen fertilizer application rates (N I: 105 mg/kg; N II: 210 mg/kg) and AM fungi treatments (M0: no AM fungi inoculation; M1: *Rhizophagus intraradices*; M2: *Funneliformis mosseae*; M3: *Rhizophagus intraradices* + *Funneliformis mosseae*). Soil ammonium nitrogen, nitrate nitrogen, maize total nitrogen content, and soil N₂O flux were measured. The abundance of soil nitrification functional genes (*amoA*-AOA and *amoA*-AOB) and denitrification functional genes (*nirS*, *nirK* and *nosZ*) were determined by using real-time fluorescence quota PCR. The results showed that all AM fungi treatments significantly reduced soil N₂O emission fluxes and emission accumulations. The effect of AM fungi in reducing soil N₂O emission accumulation was ranked as follows: M0>M2>M1>M3. Soil N₂O emission fluxes and emission accumulation of the same AM fungi treatment were higher at N II input than at N I input. AM fungi colonization of the same AM fungi treatment was lower at N II input than at N I input. Compared with M0 treatment, soil ammonium nitrogen content with M1, M2, and M3 treatments under the conditions of N I input reduced by 24.5%, 20.8%, and 45.3%, by 19.7%, 14.9%, and 30.2% for nitrate nitrogen content, and increased by 16.3%, 35.2%, and 59.6% for aboveground total nitrogen content, respectively. However, under the conditions of N II input, soil ammonium nitrogen content with M1, M2, and M3 treatments reduced by 20.9%, 24.8%, and 40.0%, by 36.3%, 25.6%, and 45.2% for nitrate nitrogen content, and increased by 33.2%, 43.9%, and 95.4% for aboveground total nitrogen content, respectively. Under both nitrogen fertilizer input rates, the AM fungi significantly reduced the abundance of nitrification functional genes (*amoA*-AOA and *amoA*-AOB) and increased the abundance of denitrification functional genes (*nirS*, *nirK* and *nosZ*). AM fungi was significantly negatively correlated with the soil N₂O emission fluxes. Under the conditions of the present pot experiment, our study concluded that AM fungi could improve nitrogen absorption capacity of maize plants with two nitrogen fertilizer application rates, regulate nitrification and denitrification functional genes abundance and reduce N₂O emission. The N₂O emission reduction effect of two AM fungi mixed treatment was stronger than the single AM fungi inoculation.

Key Words: arbuscular mycorrhizal fungi; N₂O emission; nitrogen transformation functional genes; cinnamon soil; maize

氧化亚氮(N₂O)是除甲烷(CH₄)和二氧化碳(CO₂)之外导致全球变暖的第三大温室气体,增温潜势比CO₂高约300倍,其浓度变化对全球气候变化产生重要的影响^[1]。近年来由于氮肥的大量施用,农田土壤成为N₂O排放的重要来源,每年排放的N₂O约占全球总排放量的60%^[2]。土壤N₂O的产生主要来自于硝化和反硝化作用^[3],硝化作用是指微生物在氨单氧化酶(*amoA*)的作用下将NH₃氧化成NO₂⁻或NO₃⁻的过程,氨单氧化酶由*amoA*-AOA和*amoA*-AOB功能基因编码;反硝化作用是指由许多厌氧或兼性厌氧微生物参与的将NO₃⁻还原成N₂O/N₂的一系列酶催化反应,这些酶主要包括亚硝酸还原酶和氧化亚氮还原酶,这2种酶分别由*nirK/nirS*和*nosZ*功能基因编码^[4-5]。研究N₂O排放与氮转化功能基因的关系对于揭示N₂O排放机制具有重要的环境学和生物学意义。

丛枝菌根(AM)真菌是一类分布广泛且数量丰富的土壤有益微生物,它能与80%以上的植物根系形成菌根共生体^[6],菌根共生体依靠寄主提供的碳水化合物进行生存,可以帮助寄主植物吸收土壤养分和水分^[7]。相关研究表明,AM真菌在土壤氮素循环中发挥着重要作用,影响土壤硝化、反硝化过程及N₂O的排放^[8]。近年来,国内外学者通过盆栽和大田试验研究了AM真菌在土壤氮素循环和N₂O排放方面的作用。张学林等^[9]研究发现,沙姜黑土种植玉米接种AM真菌可以通过提高玉米氮素的吸收利用和改善土壤细菌群落组成,降低了土壤N₂O的排放。赵乾旭等^[10]通过盆栽试验发现,紫色土上间作种植玉米大豆,接种AM真菌可促进大豆生长、提高氮素利用率,减少土壤氮素的残留。Gui等^[11]利用分室箱体培养装置,发现在酸性红壤土种植玉米,接种AM真菌可以降低土壤全氮含量,改变氮代谢相关基因及反硝化过程相关的细菌类群的丰度,降低了土壤N₂O排放。李侠和张俊伶^[12]采用空气隔板分室-半液培系统比较了2种AM根外菌丝吸收不同形态氮素的能力,发现AM根外菌丝吸收传递¹⁵N的能力因菌种和氮素形态而异。Cavagnaro等^[13]以番茄为寄主,发

现接种 AM 真菌显著促进了番茄生长和养分吸收,但对土壤 N_2O 排放没有影响。总之,AM 真菌调控土壤氮循环和 N_2O 排放受到土壤类型、AM 真菌类型、寄主植物种类、施肥、栽培管理措施等的影响。

豫西(河南省西部)地区为我国旱作农业区,夏季主要种植玉米等农作物,该地区土壤类型多为褐土。AM 真菌对褐土种植玉米土壤 N_2O 排放和硝化反硝化功能基因丰度的影响尚不明确,且不同 AM 真菌在调控土壤 N_2O 气体排放和硝化反硝化过程是否存在差异,需进一步探究。因此,本研究通过盆栽受控试验,以豫西丘陵区褐土种植玉米土壤为研究对象,研究不同氮肥用量下接种 AM 真菌对褐土土壤 N_2O 排放和硝化、反硝化功能基因的影响,探讨 N_2O 排放与土壤无机氮、AM 真菌、硝化和反硝化功能基因丰度的关系,以期为揭示 AM 真菌对褐土土壤 N_2O 排放的影响及机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试土壤取自河南科技大学开元校区试验农场(34°38'N,112°28'E)0—20 cm 耕层,土壤类型为褐土,土壤有机质含量 15.1 g/kg,全氮 1.0 g/kg,碱解氮 78.6 mg/kg,有效磷 9.2 mg/kg,速效钾 120.4 mg/kg,土壤 pH 7.4,土壤容重 1.2 g/cm³。供试玉米品种为“郑单 958”。AM 真菌菌种由浙江大学生命科学学院陈欣教授课题组提供,菌种使用前以苏丹草 [*Sorghum sudanese* (Piper) Stapf.] 为宿主扩繁,基质为河沙,孢子密度为 20—30 个/g。

1.2 试验设计

设置氮肥用量(N I:105 mg/kg; N II:210 mg/kg)和 AM 真菌(M0:不接种 AM 真菌;M1:接种根内球囊霉(*Rhizophagus intraradices*);M2:接种摩西球囊霉(*Funneliformis mosseae*);M3:接种 *Rhizophagus intraradices* + *Funneliformis mosseae* 等比例混合,双因素试验。共计 8 个处理,每个处理 4 个重复。

试验在河南科技大学开元校区试验农场隔雨透光网室中进行,土壤经自然风干、过筛后,在 121℃ 下蒸汽灭菌 2 h,接种 AM 真菌处理的土壤添加 AM 真菌菌量为 20 g/kg,不接种 AM 真菌处理的土壤添加相同重量的使用苏丹草培养但未添加菌剂的河沙,与土壤充分混匀。将处理好的土壤装入规格为 42 cm(长)×32 cm(宽)×25 cm(高)的周转箱中,各处理重量一致,每箱净重 20 kg。为了确保试验土壤背景微生物与大田土壤一致,所有试验处理均使用采自田间新鲜的土壤制作微生物滤液(通过 0.45 μm 微孔滤膜过滤)进行浇灌,以保证处理间除 AM 真菌之外,其它微生物相似。于 2019 年 6 月 10 日播种玉米种子,选取颗粒饱满、无斑点的玉米种子,每盆播种 4 粒消毒(10% H_2O_2 消毒 0.5 h 后用蒸馏水冲洗)后的玉米种子,待出苗成活后每盆保留两株。磷肥过磷酸钙(75 mg P_2O_5 /kg)和钾肥硫酸钾(150 mg K_2O /kg)作为基肥于播种前与土壤充分混合施入,氮肥(46%N 尿素)溶于蒸馏水于玉米播种后 40 d 作为追肥施入。试验期间于每天 18:00 采用称重法,计算并补充去离子水使各处理土壤含水量一致,维持在土壤最大田间持水量的 60%—70%。播种后 60 d 收获植株,并采集根际土壤。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 N_2O 的收集和测定

于播种后的第 41、42、43、44、45、47、49、51、54 天采用密闭式静态箱法测定 N_2O 排放通量,气体采样箱体为立方体(长 30 cm、宽 20 cm、高 15 cm),由有机玻璃制作而成,箱体顶部有气体取样口,气密性良好,采集 N_2O 气体前安放在各处理周转箱中,插入土层深度为 3 cm。采样时间为 8:00—10:00,分别于罩箱后 0、15 min 和 30 min 时用带有三通阀的注射器采集箱内气体 40 mL,将采集的气体注射入 40 mL 已抽为真空的集气瓶中,带回实验室检测,同时采用 TPM-10 数字温度计测定各时间段箱体内温度。使用岛津气相色谱仪(GC-2010)测定 N_2O 浓度。

N_2O 排放通量计算公式如下:

$$F = \frac{273}{273 + T} \times \rho \times h \times \frac{dc}{dt} \quad (1)$$

式中, F 为 N₂O 排放通量 ($\mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$); ρ 为 N₂O 气体在标准状态下的密度 (1.96 kg/m^3); dc/dt 为采气箱内 N₂O 气体的浓度变化率 ($\mu\text{g L}^{-1} \text{h}^{-1}$); h 为采气箱高度 (m); T 为采样箱内平均温度 ($^{\circ}\text{C}$)。

N₂O 累积排放量计算公式如下:

$$M = \sum \left[\frac{F_{i+1} + F_i}{2} \right] \times (T_{i+1} - T_i) \times 24/1000 \quad (2)$$

式中, M 为土壤 N₂O 累积排放量 (mg/m^2); F 为 N₂O 排放通量 ($\mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$); i 为采样次数; T_i 和 T_{i+1} 分别为第 i 次和 $i+1$ 次采样时间 (d)。

1.3.2 土壤无机氮和植株全氮测定

玉米收获期用抖根法^[14]采集玉米根际土壤,一部分土壤储存在 -80°C 冰箱用于土壤 DNA 提取,一部分土壤采用连续流动分析仪 (AA3, SEAL, 德国) 测定土壤无机氮 (硝态氮、铵态氮) 含量。

玉米植株收获后,用烘箱在 105°C 杀青 30 min 后, 70°C 烘干至恒重,粉碎后用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮,采用流动分析仪 (AA3, SEAL, 德国) 测定植株全氮含量。

1.3.3 土壤总 DNA 提取

称取保存在 -80°C 冰箱中的土壤样品 0.5 g, 按照 Fast DNAsPIN Kit for Soil (MP Biomedicals, 美国) 试剂盒方法和步骤进行土壤总 DNA 提取。提取后使用 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测所提 DNA 片段的完整性,并用紫外分光光度计 (NanoDrop2000, Thermo Fisher Scientific, 美国) 测定 DNA 浓度和纯度,检测质量合格的 DNA 样品交由上海美吉生物医药有限公司进行荧光定量聚合酶链式反应 (PCR) 分析。

1.3.4 实时荧光定量 PCR

对 *amoA*-AOA、*amoA*-AOB、*nirK*、*nirS* 和 *nosZ* 基因进行定量分析。用 ChamQ SYBR Color qPCR Master Mix (南京诺唯赞生物科技有限公司) 试剂盒,在荧光定量 PCR 仪 (ABI7500 型, Applied Biosystems, 美国) 上进行绝对定量 PCR 的分析,具体 PCR 引物和扩增条件见表 1。荧光定量 PCR 的反应体系为 20 μL ,其中包含 10 μL 2X Taq Plus Master Mix 的反应液、各 0.8 μL 的上游引物和下游引物 ($5 \mu\text{mol/L}$)、1 μL 稀释的 DNA 模板和 7.4 μL 超纯水。分别以重组 pMD18-T 载体作为标准质粒 (质粒大小 2692 bp),然后通过公式计算出标准质粒的拷贝数,按照 10 倍浓度梯度进行稀释,设置阴性对照 3 个,并以 10^{-1} — 10^{-8} 浓度梯度的标准质粒作为模板,进行实时荧光定量 PCR 扩增。扩增反应的程序为: 95°C 预变性 5 min, 95°C 变性 30 s, 72°C 延伸 1 min, 35 个循环。

表 1 荧光定量 PCR 所用引物及条件
Table 1 Primers and conditions for RT-PCR

目标基因 Target gene	引物 Primer	引物序列 5'-3' Primer sequence	定量 PCR 反应程序 Reaction conditions of quantitative amplification PCR	参考文献 Reference
<i>amoA</i> -AOA	Arch- <i>amoA</i> F	STAATGGTCTGGCTTAGACG	程序 1	[15]
	Arch- <i>amoA</i> R	GCGGCCATCCATCTGTATGT		
<i>amoA</i> -AOB	<i>amoA</i> -1F	GGGGTTTCTACTGCTGCT	程序 1	[16]
	<i>amoA</i> -2R	CCCCTCKGSAAGCCTTCTTC		
<i>nirS</i>	<i>nirSCd3AF</i>	GTSACGTSAAAGGARACSGG	程序 1	[17]
	<i>nirSR3cd</i>	GASTTCGGRTGSGTCTTGA		
<i>nosZ</i>	<i>nosZ</i> -1F	CGYTGTTCMTCGACAGCCAG	程序 1	[18]
	<i>nosZ</i> -1622R	CGSACCTTSTTGCCSTYGCG		
<i>nirK</i>	<i>nirK</i> 1F	GGMATGGTKCCSTGGCA	程序 2	[19]
	<i>nirK</i> 5R	GCCTCGATCAGRTRTGG		

PCR: 聚合酶链式反应; 程序 1: 95°C 预变性 5 min, 95°C 变性 30 s, 58°C 退火 30 s, 72°C 延伸 1 min, 35 个循环; 程序 2: 95°C 预变性 5 min, 95°C 变性 30 s, 50°C 退火 30 s, 72°C 延伸 1 min, 35 个循环; 程序 3: 95°C 预变性 5 min, 95°C 变性 30 s, 60°C 退火 30 s, 72°C 延伸 1 min, 35 个循环

1.3.5 菌根侵染率测定

使用抖根法取好土壤样品后,仔细收集玉米根系,用清水清洗干净。取新鲜须根(直径 ≤ 2 mm),剪成1 cm根段,每株随机剪取50条大小相似的根段。放入试管并加入10% KOH 煮沸后用蓝墨水染色液染色,清水浸泡脱色后,在显微镜(100 $\times$)下观察丛枝菌根侵染状况,使用方格十字交叉法计算菌根侵染率^[20]。

1.4 数据处理与分析

利用 Excel 2016 和 SPSS 25.0 进行数据整理分析,显著性检验采用方差分析法,采用最小显著差异法(LSD)法进行多重比较。采用 Pearson 相关分析对 AM 真菌、土壤硝态氮、铵态氮,氮转化功能基因丰度与 N_2O 排放通量之间相关性进行分析,采用 Origin 2018 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 AM 真菌和氮肥对土壤 N_2O 排放的影响

2.1.1 土壤 N_2O 排放通量动态变化

由图1可知,两种施氮水平下,不同 AM 真菌处理土壤 N_2O 排放通量均呈先增加后降低的趋势,土壤 N_2O 排放峰出现在施肥后第3—4天,AM 真菌处理的土壤 N_2O 排放峰较未接种 AM 真菌的排放峰提前。 N I 水平下, N_2O 排放通量变化范围为 24.7—507.6 $\mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$,与 M_0 相比, M_1 、 M_2 、 M_3 处理的 N_2O 排放通量峰值分别降低 32.7%、37.5% 和 46.8%; N II 水平下, N_2O 排放通量变化范围为 21.6—655.8 $\mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$,与 M_0 相比, M_1 、 M_2 、 M_3 处理的 N_2O 排放通量峰值分别降低 25.7%、24.5% 和 32.8%。与 N I 相比, N II 施氮水平下 M_0 、 M_1 、 M_2 和 M_3 处理的 N_2O 排放通量峰值分别增加 29.2%、41.1%、57.3% 和 63.5%。 M_3 处理在各采样时期 N_2O 排放量均表现出最低,而 M_0 处理表现出最高,可见,施用氮肥增加土壤 N_2O 排放通量,接种 AM 真菌降低土壤 N_2O 排放通量。双因素方差分析表明,氮肥、AM 真菌及二者互作显著影响土壤 N_2O 排放通量(表2)。

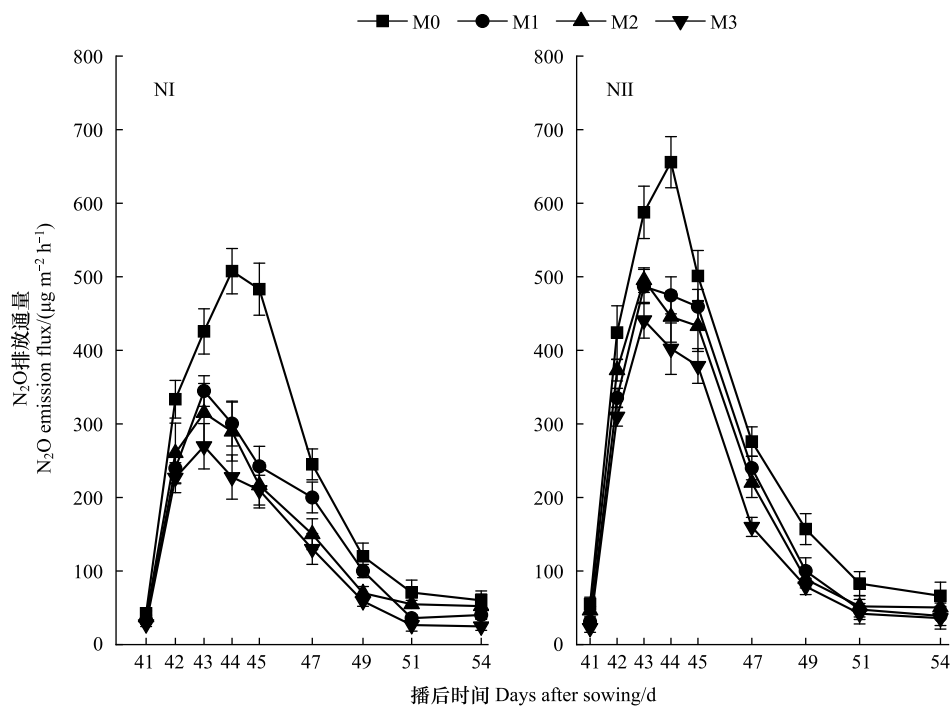


图1 不同处理下土壤 N_2O 排放通量动态变化

Fig.1 Dynamic changes of soil N_2O emission flux under different treatments

M_0 : 不接种 AM 真菌; M_1 : 接种根内球囊霉 (*Rhizophagus intraradices*); M_2 : 接种摩西球囊霉 (*Funneliformis mosseae*); M_3 : 接种 *Rhizophagus intraradices* + *Funneliformis mosseae* 等比例混合; N I : 105 mg/kg 施氮量; N II : 210 mg/kg 施氮量

表 2 氮肥和 AM 真菌处理及其交互作用对植株、土壤相关指标影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA for the effects of nitrogen fertilizer, arbuscular mycorrhizal fungi and their interaction on plant and soil related indices

因子 Factors	氮肥 (N) Nitrogen fertilizer	AM 真菌 (M) AM fungi	N×M
N ₂ O 排放通量 N ₂ O emission flux / (μg m ⁻² h ⁻¹)	126.2 ***	79.4 ***	25.7 ***
植株地上部全氮 Total nitrogen of the plant / (mg/kg)	146.8 ***	102.5 ***	34.2 ***
土壤无机氮 Soil inorganic nitrogen / (mg/kg)	47.9 ***	123.6 ***	16.8 **
amoA-AOA / (拷贝数/g)	65.6 ***	78.6 ***	23.9 ***
amoA-AOB / (拷贝数/g)	47.9 ***	86.4 ***	16.9 **
nirK / (拷贝数/g)	35.4 ***	78.5 ***	13.7 **
nirS / (拷贝数/g)	56.2 ***	82.3 ***	17.5 **
nosZ / (拷贝数/g)	38.9 ***	78.5 ***	24.7 ***

AM: 丛枝菌根; 表中数据为双因素分析的 *F* 值, *、** 和 *** 分别表示 0.05、0.01 和 0.001 水平差异性

2.1.2 土壤N₂O累积排放量

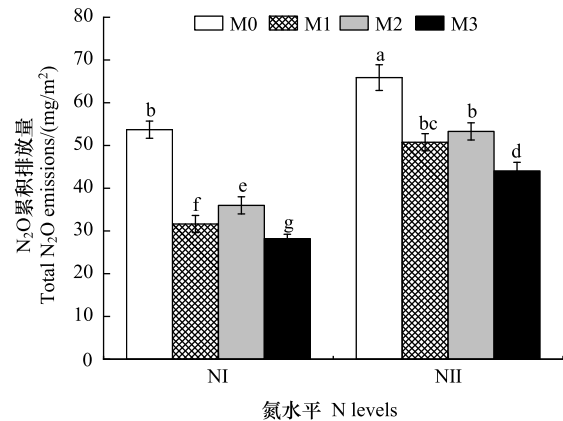
由图 2 可知, 两种施氮水平下, 不同 AM 真菌处理的土壤N₂O累积排放量均表现为 M0>M2>M1>M3。N I 水平下, 与 M0 相比, M1、M2 和 M3 处理土壤N₂O累积排放量分别显著降低 32.9%、37.3%和 47.4%; N II 水平下, 与 M0 相比, M1、M2 和 M3 处理的土壤N₂O累积排放量分别显著降低 20.6%、21.5%和 33.8%。与 N I 水平相比, N II 水平下 M0、M1、M2 和 M3 处理N₂O累积排放量分别增加 22.7%、39.5%、49.1%和 56.7%。总体而言, 与 M0 相比, M1、M2 和 M3 处理下土壤N₂O累积排放量均显著降低 ($P<0.05$), 其中 M3 处理对降低土壤N₂O累积排放量的效果最佳。

2.2 AM 真菌和氮肥对土壤铵态氮、硝态氮的影响

由图 3 可知, 两种施氮水平下, AM 真菌处理均显著降低土壤铵态氮和硝态氮含量 ($P<0.05$), 在 N I 水平下, 与 M0 相比, M1、M2 和 M3 处理下土壤铵态氮含量分别降低 24.5%、20.8%和 45.3%, 土壤硝态氮含量分别降低 19.7%、14.9%和 30.2%; 在 N II 水平下, 与 M0 相比, M1、M2 和 M3 处理下土壤铵态氮含量分别降低 20.9%、24.8%和 40.0%, 土壤硝态氮含量分别降低 36.3%、25.6%和 45.2%。N II 水平下, 不同 AM 菌根处理的土壤铵态氮、硝态氮含量均大于 N I 条件, 与 N I 相比, N II 施氮水平条件下 M0、M1、M2 和 M3 处理的土壤铵态氮含量分别增加 49.5%、51.8%、46.8%和 53.9%, 硝态氮含量分别增加 73.4%、37.7%、51.6%和 36.2%。双因素方差分析结果表明, 氮肥、AM 真菌及二者互作显著影响土壤无机氮含量 (表 2)。

2.3 AM 真菌和氮肥对玉米植株地上部全氮含量的影响

由图 4 可知, 同一施氮水平下, AM 真菌处理后玉米地上部全氮含量表现为 M0<M1<M2<M3。在 N I 水平下, 与 M0 相比, M1、M2 和 M3 处理下玉米地上部全氮含量分别显著增加 16.3%、35.2%和 59.6%; 在 N II 水平下, 与 M0 相比, M1、M2 和 M3 处理下玉米地上部全氮含量分别显著增加 33.2%、43.9%和 95.4%。与 N I 相比, N II 施氮水平下 M0、M1、M2 和 M3 处理玉米地上部全氮含量分别增加 7.6%、23.4%、14.3%和 33.3%。双因素方差分析结果表明, 氮肥、AM 真菌及二者互作显著影响植株地上部全氮含量 (表 2)。

图 2 不同处理下土壤N₂O累积排放量Fig.2 Total N₂O emissions under different treatments

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

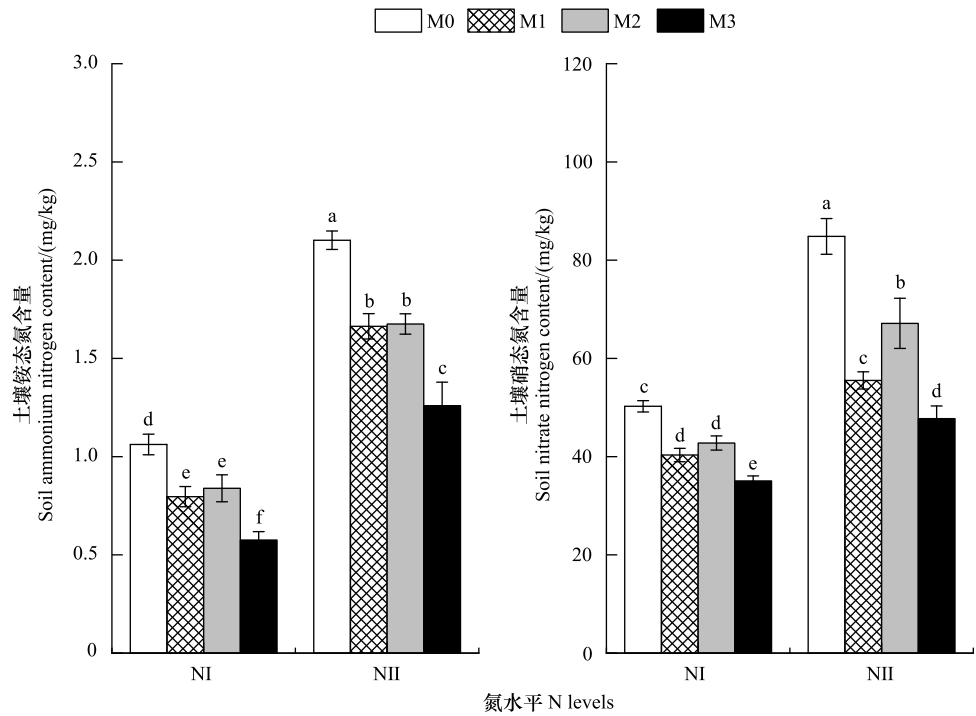


图3 不同处理下土壤铵态氮和硝态氮含量

Fig.3 Soil ammonium nitrogen and nitrate nitrogen content under different treatments

2.4 AM 真菌和氮肥对 AM 真菌侵染率影响

由图 5 可知,同一施氮水平下,不同 AM 真菌处理均对玉米根系有良好的侵染效果,且各 AM 真菌处理间差异不显著($P>0.05$)。NII水平下,不同 AM 真菌处理的菌根侵染率均低于NI水平下不同 AM 真菌处理的菌根侵染率。与 NI相比,NII水平下 M1、M2 和 M3 处理的玉米菌根侵染率分别显著降低 18.2%、25.7%和 23.4%。

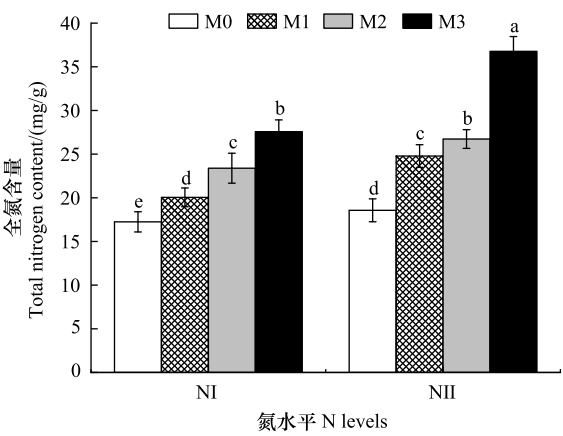


图4 不同处理下玉米植株地上部全氮含量变化

Fig.4 Total nitrogen content in maize shoot under different treatments

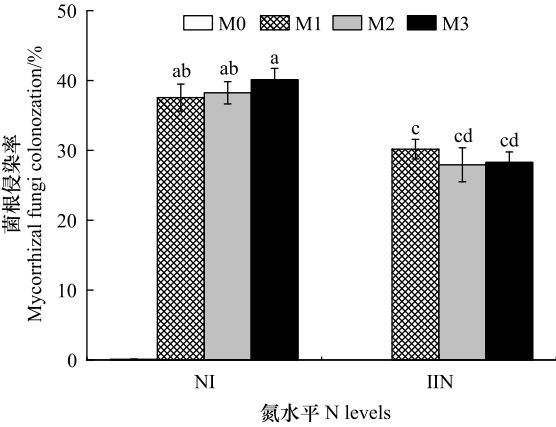


图5 AM 真菌和氮肥对玉米 AM 真菌侵染率的影响

Fig.5 Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen on arbuscular mycorrhizal fungi colonization

AM: 丛枝菌根

2.5 AM 真菌和氮肥对土壤硝化反硝化功能基因丰度的影响

2.5.1 土壤 *amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB 基因丰度变化

由图 6 可知,同一施氮水平下,接种 AM 真菌后土壤硝化功能 *amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB 基因拷贝数均显

著降低。N I 水平下, M1、M2 和 M3 处理的土壤 *amoA*-AOA 基因拷贝数分别较 M0 处理降低 15.3%、33.7% 和 40.5%, 土壤 *amoA*-AOB 基因拷贝数分别较 M0 处理降低 48.5%、34.1% 和 60.0%; N II 水平下, M1、M2 和 M3 处理的土壤 *amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB 基因拷贝数分别较 M0 降低 11.6%、18.0%、38.3% 和 45.9%、44.4%、56.7%。与 N I 相比, N II 水平下 M0、M1、M2 和 M3 处理的土壤 *amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB 基因拷贝数分别增加 26.4%、31.9%、36.0%、31.2% 和 42.6%、49.8%、16.9%、54.3%。双因素方差分析表明, 氮肥、AM 真菌及二者互作显著影响土壤 *amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB 基因丰度(表 2)。

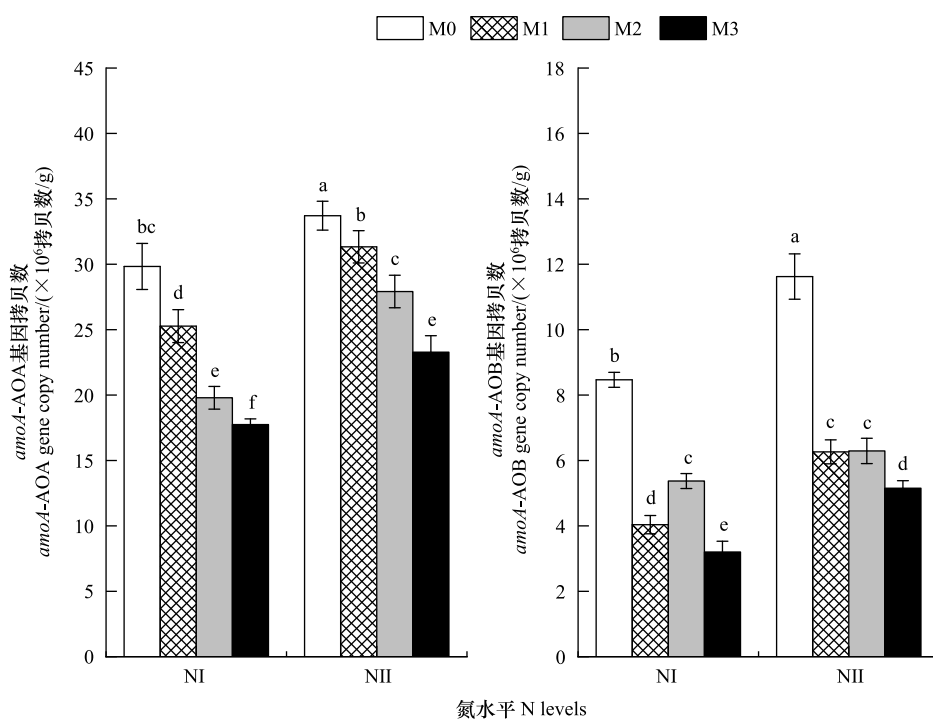


图 6 AM 真菌和氮肥处理对 *amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB 基因丰度的影响

Fig.6 Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen on gene abundance of *amoA*-AOA and *amoA*-AOB

2.5.2 土壤 *nirS*、*nirK* 和 *nosZ* 基因丰度变化

由图 7 可知, 同一施氮水平下, 不同 AM 真菌处理均可显著增加土壤 *nirS*、*nirK* 和 *nosZ* 基因拷贝数 ($P < 0.05$), 在 N I 施氮水平下, M1、M2 和 M3 处理的土壤 *nirS* 基因拷贝数分别较 M0 显著增加 50.9%、41.5% 和 122.6%, 土壤 *nirK* 基因拷贝数分别较 M0 显著增加 19.7%、50.3% 和 86.7%, 土壤 *nosZ* 基因拷贝数分别较 M0 显著增加 61.9%、83.5% 和 169.6%; 在 N II 施氮水平下, M1、M2 和 M3 处理的土壤 *nirS* 基因拷贝数分别较 M0 显著增加 60.8%、77.5% 和 124.5%, 土壤 *nirK* 基因拷贝数分别较 M0 显著增加 55.5%、72.1% 和 130.9%, 土壤 *nosZ* 基因拷贝数分别较 M0 显著增加 66.2%、82.5% 和 168.8%。与 N I 施氮水平相比, N II 施氮水平下 M0、M1、M2 和 M3 处理的土壤 *nirS* 基因拷贝数分别显著增加 18.1%、25.9%、32.5% 和 19.1%, 土壤 *nirK* 基因拷贝数分别显著增加 13.8%、47.8%、23.3% 和 40.7%, 土壤 *nosZ* 基因拷贝数分别显著增加 18.4%、21.5%、15.1% 和 18.1%。双因素方差分析表明, 氮肥、AM 真菌及二者互作显著影响土壤 *nirS*、*nirK* 和 *nosZ* 基因丰度(表 2)。

由图 7 可知, 同一施氮水平下, AM 真菌处理显著降低 (*nirK*+*nirS*)/*nosZ* ($P < 0.05$), M1 和 M2 处理间差异不显著 ($P > 0.05$)。在 N I 水平下, 与 M0 相比, M1、M2 和 M3 处理的 *nirS*+*nirK*/*nosZ* 分别显著降低 16.3%、17.2% 和 23.4%; 在 N II 水平下, 与 M0 相比, M1、M2 和 M3 处理的 *nirS*+*nirK*/*nosZ* 分别显著降低 16.8%、15.2% 和 30.5%。与 N I 水平相比, N II 水平下 M0、M1 和 M2 处理的 *nirS*+*nirK*/*nosZ* 比值分别显著增加 16.2%、15.5% 和 15.9%。

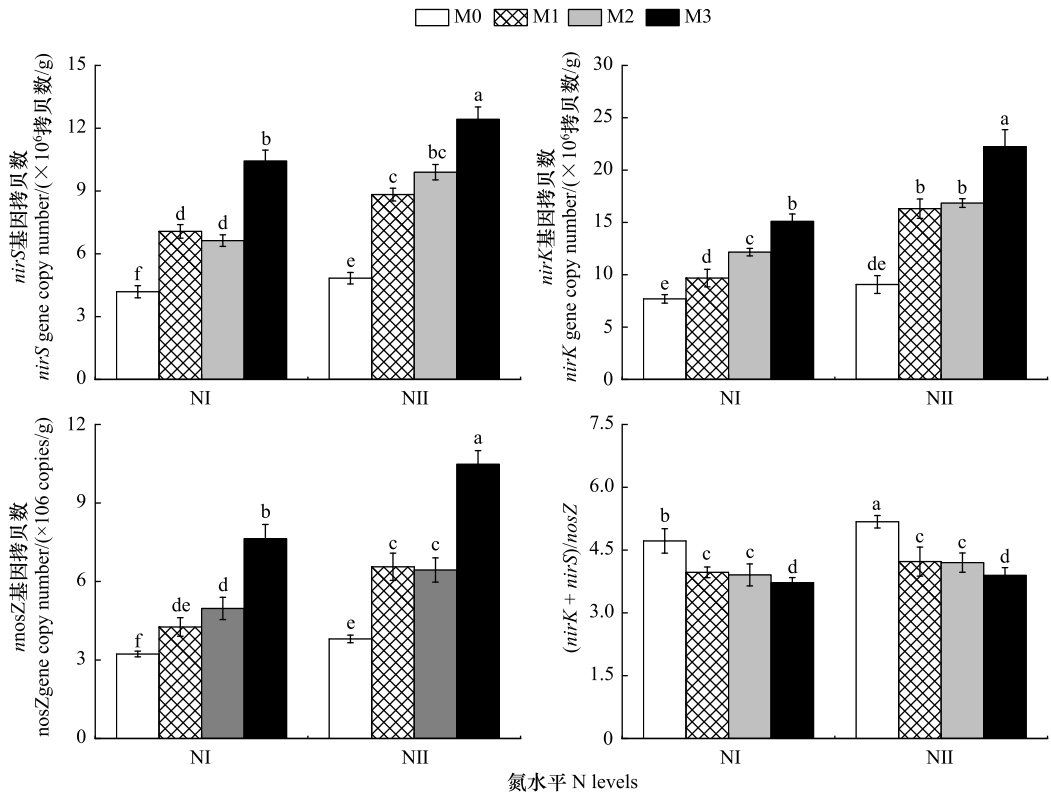


图 7 AM 真菌和氮肥处理对反硝化基因丰度的影响

Fig.7 Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen on denitrifying gene abundance

2.6 N₂O排放通量与土壤无机氮、AM 真菌和硝化、反硝化功能基因间相关性分析

由表 3 可知,AM 真菌、*nirK*、*nirS*、*nosZ* 基因丰度和N₂O排放通量呈极显著负相关($P<0.01$),土壤硝态氮、铵态氮、*amoA*-AOA 和 N₂O排放通量呈极显著正相关($P<0.01$),*amoA*-AOB 与N₂O排放通量呈显著正相关($P<0.05$)。

表 3 N₂O排放通量与土壤无机氮、AM 真菌和功能基因间的相关关系分析

Table 3 Pearson correlation coefficients between the N₂O emission fluxes with soil inorganic nitrogen, arbuscular mycorrhizal fungi and functional gene abundance

	铵态氮 Ammonium nitrogen/ (mg/kg)	硝态氮 Nitrate nitrogen/ (mg/kg)	<i>amoA</i> -AOA/ (拷贝数/g)	<i>amoA</i> -AOB/ (拷贝数/g)	<i>nirK</i> / (拷贝数/g)	<i>nirS</i> / (拷贝数/g)	<i>nosZ</i> / (拷贝数/g)	AM 真菌 AM fungi/%
相关系数 Correlation coefficient	0.834 **	0.678 **	0.734 **	0.451 *	-0.802 **	-0.724 **	-0.810 **	-0.839 **

** 表示相关性达 0.01 极显著水平; * 表示相关性达 0.05 显著水平

2.7 土壤无机氮、AM 真菌、硝化、反硝化功能基因间的相关性分析

图 8 相关性分析表明,土壤铵态氮含量与硝态氮含量、*amoA*-AOA、*amoA*-AOB 基因丰度呈极显著正相关($P<0.01$)。土壤硝态氮含量与 *amoA*-AOA、*amoA*-AOB 基因丰度呈极显著正相关($P<0.01$),与 *nirS*、*nosZ* 基因丰度、AM 真菌呈极显著负相关($P<0.01$)。*amoA*-AOA 基因丰度与 *amoA*-AOB 基因丰度极显著正相关($P<0.01$),与 *nirK*、*nirS*、*nosZ* 基因丰度、AM 真菌呈极显著负相关($P<0.01$)。*nirK* 和 *nirS* 基因丰度均与 *nosZ* 基因丰度、AM 真菌呈极显著正相关($P<0.01$)。*nosZ* 基因丰度与 AM 真菌呈显著正相关($P<0.05$)。

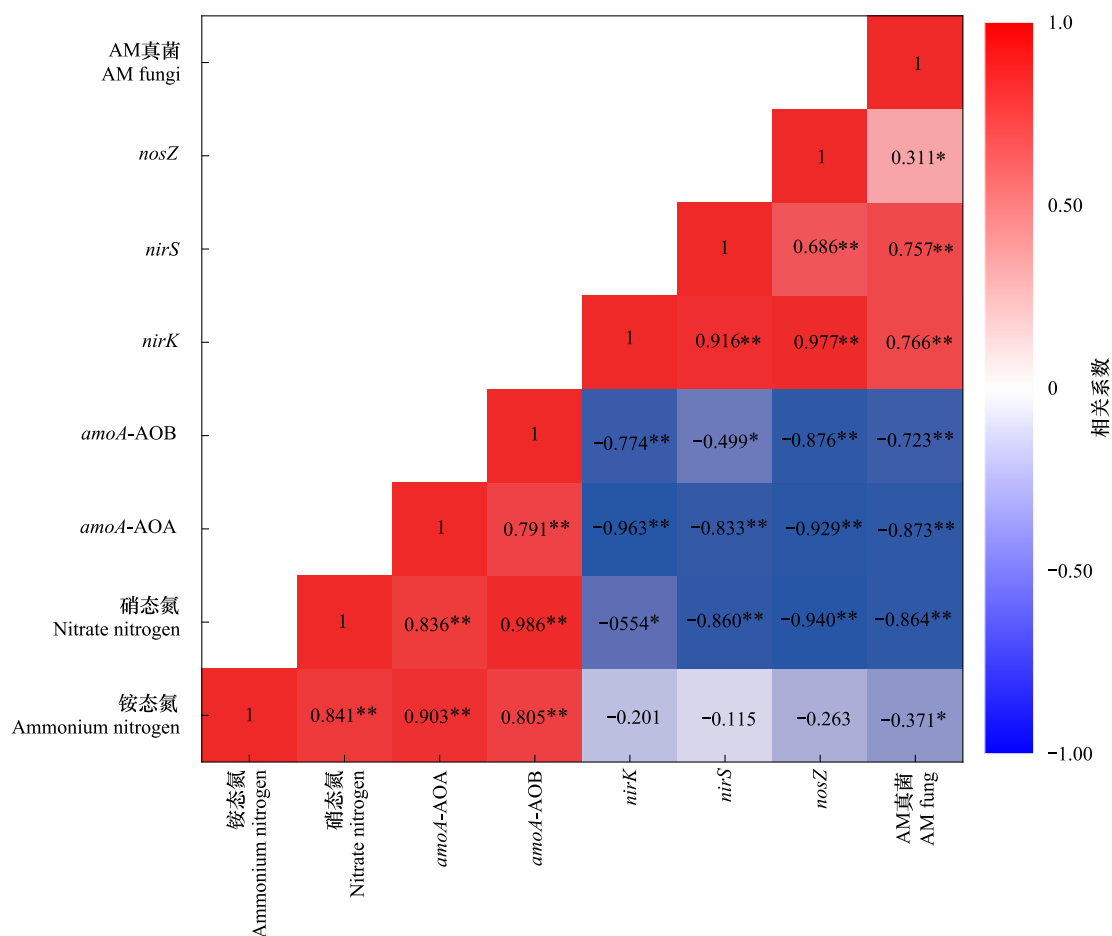


图 8 土壤无机氮、功能基因丰度、AM 真菌间 Pearson 相关性分析

Fig.8 Pearson correlation between soil inorganic nitrogen, functional gene abundance and arbuscular mycorrhizal fungi

** 表示 0.01 水平相关性; * 表示 0.05 水平相关性

3 讨论

本研究发现,氮肥施用量的增加使土壤N₂O排放通量和累积排放量增加,主要是由于施用氮肥后,土壤中氮素有效性提高,硝化和反硝化作用也随之增强,进而促进了N₂O的排放^[21]。Xu 等^[22]研究表明,施用氮肥还可以通过促进氮素矿化和硝化菌介导的N₂O产生过程,引发土壤本底N₂O排放。本研究两种氮添加水平下,玉米接种 AM 真菌均显著降低了土壤N₂O排放通量和累积排放量(图 1 和 2)。AM 真菌降低土壤N₂O排放一方面可能是因为 AM 真菌直接吸收土壤中的大量氮素用以自身生长需要之外,还可以将氮素传递给寄主植物,改善宿主植物的氮素营养。AM 真菌对氮素的吸收和传递降低了硝化和反硝化作用的底物,从而减少了N₂O的排放^[23]。另一方面,AM 真菌在侵染过程中,会刺激根系产生较多的内源生长素,促进根系细胞伸长、分裂和根系的生长,较大的根系体积能够接触更大面积的土壤,扩大养分的吸收范围,增加了植株氮素积累量,减少了转化形成N₂O的底物-土壤可利用性氮素的含量^[24-25]。本研究中 AM 真菌处理的玉米植株全氮含量显著增加、土壤无机氮含量显著降低(图 3 和 4),表明 AM 真菌从土壤中吸收了氮素并转运给玉米植株,降低了土壤N₂O的排放。此外,AM 真菌可以改变菌丝际环境,如土壤水分、氧气、团聚体等,影响土壤N₂O排放。相关研究表明,AM 菌丝体能够提高水稳定性土壤团聚体的形成,改善土壤结构,减少N₂O排放^[26]。AM 真菌可以提高植物对水分的利用,降低土壤含水量和N₂O排放^[27]。AM 真菌还可以影响土壤微生物的群落组成和丰

度^[28-29],特别是 AM 真菌可以影响硝化、反硝化微生物,进而影响土壤 N_2O 排放。本研究结果表明,土壤接种 AM 真菌显著降低 *amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB 基因丰度。主要是由于 AM 真菌、*amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB 均以 NH_4^+ 为底物,AM 真菌与氨氧化菌竞争 NH_4^+ 时,AM 真菌一般处于优势,会抑制氨氧化菌对 NH_4^+ 的利用,减少 *amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB 丰度,进而降低土壤硝化速率^[30]。与 Storer 等^[31]利用分室装置研究 AM 真菌减少土壤 N_2O 排放机制的结果一致。Teutscherova 等^[32]研究发现,AM 真菌会提高氨氧化微生物对土壤氮素的利用,显著增加土壤根际 AOB 基因的丰度,这与本研究结果相反,可能与供试土壤养分的有效性和酸碱度有关。AM 真菌对土壤反硝化功能微生物(*nirK*、*nirS* 和 *nosZ*)的基因丰度具有显著的影响^[33]。Wang 等^[34]研究了 AM 真菌对豆科植物 N_2O 排放影响,表明 AM 真菌提高 *nirS* 和 *nirK* 基因丰度,对 *nosZ* 基因丰度无影响,促进了土壤 N_2O 排放,主要是由于豆科植物的生物固氮引起的。本研究结果表明,接种 AM 真菌处理的 *nirS*、*nirK* 和 *nosZ* 丰度显著增加,一方面可能是由于 AM 真菌与宿主形成根外菌丝体,其分泌物及其非活性的菌丝残体可作为土壤反硝化微生物充足的养分来源,促进反硝化功能微生物的生长和繁殖^[35-36];另一方面,AM 真菌可以影响寄主植物根系分泌物的组成及数量,进而影响反硝化微生物群落结构^[37]。此外,AM 真菌可以改变菌丝际环境,对反硝化微生物的丰度产生影响。本研究中 AM 真菌处理的 *nirS* 和 *nirK* 基因丰度增加,促进了土壤反硝化进程和 N_2O 气体的形成,*nirS*+*nirK*/*nosZ* 比值降低、*nosZ* 基因丰度的提高使得反硝化过程进行完全,促进 N_2O 还原为 N_2 ^[38],这可能是本研究土壤 N_2O 累积排放量减少的主要原因。本研究相关性分析结果也表明,土壤 N_2O 排放通量与 *nosZ* 丰度呈极显著负相关($P<0.01$)。

不同氮肥用量水平下,AM 真菌降低 N_2O 排放的能力存在差异,这主要与 AM 真菌的侵染率有关。本研究发现,相同 AM 真菌处理的土壤 N_2O 累积排放量降幅表现为: N I 施氮水平 > N II 施氮水平(图 2)。Bakhshandeh 等^[39]研究表明,较低的土壤养分条件下有利于菌根的定殖和发育。本研究也表明,低氮施用量的 AM 真菌侵染率高于高氮施用量(图 5)。本试验中,不同 AM 真菌处理降低 N_2O 排放的效果有差异,M3 处理降低 N_2O 排放的效应最好。一是与 AM 真菌自身的特性有关,不同 AM 真菌将吸收的氮素转移至寄主植物的效率不同,相关研究表明,*Glomus intraradices* 能够转移大量氮素进入宿主植物,而 *Glomus hoi* 将吸收的氮素积累于菌丝内而转移至宿主植物的比例较小^[40]。二是由于 M3 处理是两种 AM 真菌的组合,不同 AM 真菌之间存在一定的兼容性和互补效应^[41]。Waller 等^[42]研究表明,具有不同空间需求的 AM 真菌可以在同一根上定殖,从而可以更有效地利用土壤养分,提高寄主植物生物量,AM 真菌之间存在互补效应。Thomas 等^[43]研究了不同 AM 真菌的多种组合对宿主植物养分吸收的影响,发现 AM 真菌菌剂多样性可能对植物养分吸收有互补效应或加性效应。Jin 等^[44]研究了 *Glomus irregulare*、*Glomus mosseae* 和 *Glomus clarum* 三种 AM 真菌菌剂混合接种对豌豆生长的影响,发现混合施用 AM 真菌菌剂能够增加菌根侵染率,促进氮、磷的吸收,提高豌豆生物量。本试验 M3 处理的土壤无机氮含量最低,玉米植株全氮含量最高,说明 M3 处理对土壤氮素的吸收和向植株转移的效率最高,降低了硝化和反硝化作用的底物,减少了 N_2O 排放。另外,同一施氮量下,M3 处理的反硝化基因(*nirK*、*nirS* 和 *nosZ*)丰度最高,*nirS*+*nirK*/*nosZ* 比值最低,表明该处理下土壤反硝化作用较强, N_2O 消耗多于产生,加速 N_2O 还原为 N_2 。

土壤环境(水分、养分、氧气和团聚体等)影响 AM 真菌的侵染和功能的发挥,相应的,AM 真菌也可以改变菌丝际环境,影响土壤微生物的群落分布和代谢活性^[29,45],进而影响土壤氮循环和 N_2O 排放。本试验是在盆栽中进行,与大田试验环境条件(施肥、降雨、灌溉、秸秆还田等)存在差异,AM 真菌影响 N_2O 排放的效应有所不同。需要开展大田试验深入探究不同 AM 真菌类型对玉米褐土土壤 N_2O 排放的影响。

4 结论

本盆栽试验条件下,两种施氮水平的玉米接种 AM 真菌均可降低土壤 N_2O 排放,主要原因一方面是 AM 菌从土壤中吸收氮素并转运给玉米植株,降低了硝化和反硝化作用的底物;另一方面是 AM 真菌对土壤硝化功能微生物(*amoA*-AOA 和 *amoA*-AOB)活性的抑制和 *nirS*+*nirK*/*nosZ* 比值的降低,导致硝化过程减弱,用于反硝

化作用的底物浓度(硝态氮)降低,而反硝化过程进行完全促进 N_2O 还原成 N_2 ,其中混合 AM 真菌菌剂接种效果优于单一 AM 真菌菌剂接种。

参考文献(References):

- [1] Domeignoz-Horta L A, Philippot L, Peyrard C, Bru D, Breuil M C, Bizouard F, Justes E, Mary B, Léonard J, Spor A. Peaks of *in situ* N_2O emissions are influenced by N_2O -producing and reducing microbial communities across arable soils. *Global Change Biology*, 2018, 24(1): 360-370.
- [2] Meng Q F, Yue S C, Hou P, Cui Z L, Chen X P. Improving yield and nitrogen use efficiency simultaneously for maize and wheat in China: a review. *Pedosphere*, 2016, 26(2): 137-147.
- [3] 朱永官, 王晓辉, 杨小茹, 徐会娟, 贾炎. 农田土壤 N_2O 产生的关键微生物过程及减排措施. *环境科学*, 2014, 35(2): 792-800.
- [4] 张盛博, 何小娟, 吴海露, 王欣泽. 分子生态学技术用于反硝化微生物群落研究的进展. *环境科学与技术*, 2017, 40(6): 120-126.
- [5] 徐驰, 谢海宽, 丁武汉, 戴震, 张婧, 王立刚, 李虎. 油菜-水稻复种系统一次性施肥对 CH_4 和 N_2O 净排放的影响. *中国农业科学*, 2018, 51(20): 3972-3984.
- [6] 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.
- [7] 刘云龙, 钱浩宇, 张鑫, 郑成岩, 邓艾兴, 江瑜, 张卫建. 丛枝菌根真菌对豆科作物生长和生物固氮及磷素吸收的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(5): 1761-1767.
- [8] Kang F R, Yang B, Wujisiguleng, Yang X, Wang L, Guo J X, Sun W, Zhang Q, Zhang T. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate the negative effect of nitrogen deposition on ecosystem functions in meadow grassland. *Land Degradation & Development*, 2020, 31(6): 748-759.
- [9] 张学林, 何堂庆, 张晨曦, 田明慧, 李晓立, 吴梅, 周亚男, 郝晓峰. 丛枝菌根真菌对玉米生育期土壤 N_2O 排放的影响. *中国农业科学*, 2022, 55(10): 2000-2012.
- [10] 赵乾旭, 史静, 张仕颖, 年夫照, 张乃明, 陈雪娇, 夏运生. 土著丛枝菌根真菌(AMF)与不同形态氮对紫色土间作大豆生长及氮利用的影响. *菌物学报*, 2017, 36(7): 983-995.
- [11] Gui H, Gao Y, Wang Z H, Shi L L, Yan K, Xu J C. Arbuscular mycorrhizal fungi potentially regulate N_2O emissions from agricultural soils via altered expression of denitrification genes. *Science of the Total Environment*, 2021, 774: 145133.
- [12] 李侠, 张俊伶. 丛枝菌根根外菌丝对不同形态氮素的吸收能力. *核农学报*, 2007, 21(2): 195-200.
- [13] Cavagnaro T R, Barrios-Masias F H, Jackson L E. Arbuscular mycorrhizas and their role in plant growth, nitrogen interception and soil gas efflux in an organic production system. *Plant and Soil*, 2012, 353(1): 181-194.
- [14] Zhang X L, Ma L, Gilliam F S, Wang Q, Li C H. Effects of raised-bed planting for enhanced summer maize yield on rhizosphere soil microbial functional groups and enzyme activity in Henan Province, China. *Field Crops Research*, 2012, 130: 28-37.
- [15] Francis C A, Roberts K J, Beman J M, Santoro A E, Oakley B B. Ubiquity and diversity of ammonia-oxidizing Archaea in water columns and sediments of the ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(41): 14683-14688.
- [16] Rothauwe J H, Witzel K P, Liesack W. The ammonia monooxygenase structural gene *amoA* as a functional marker; molecular fine-scale analysis of natural ammonia-oxidizing populations. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(12): 4704-4712.
- [17] Guo G X, Deng H, Qiao M, Mu Y J, Zhu Y G. Effect of pyrene on denitrification activity and abundance and composition of denitrifying community in an agricultural soil. *Environmental Pollution*, 2011, 159(7): 1886-1895.
- [18] Throbäck I N, Enwall K, Jarvis Å, Hallin S. Reassessing PCR primers targeting *nirS*, *nirK* and *nosZ* genes for community surveys of denitrifying bacteria with DGGE. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 49(3): 401-417.
- [19] Braker G, Fesefeldt A, Witzel K P. Development of PCR primer systems for amplification of nitrite reductase genes (*nirK* and *nirS*) to detect denitrifying bacteria in environmental samples. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64(10): 3769-3775.
- [20] Biermann B, Linderman R G. Quantifying vesicular-arbuscular mycorrhizae: a proposed method towards standardization. *New Phytologist*, 1981, 87(1): 63-67.
- [21] Wu D, Wei Z J, Well R, Shan J, Yan X Y, Bol R, Senbayram M. Straw amendment with nitrate-N decreased $N_2O/(N_2O+N_2)$ ratio but increased soil N_2O emission: a case study of direct soil-born N_2 measurements. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127: 301-304.
- [22] Xu C, Zhu H S, Wang J, Ji C, Liu Y B, Chen D Y, Zhang H, Wang J D, Zhang Y C. Fertilizer N triggers native soil N-derived N_2O emissions by priming gross N mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 178: 108961.
- [23] Walder F, van der Heijden M G A. Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature Plants*, 2015, 1: 15159.
- [24] Zhang X L, Qiu Y P, Gilliam F S, Gillespie C J, Tu C, Reberg-Horton S C, Hu S J. Arbuscular mycorrhizae shift community composition of N-cycling microbes and suppress soil N_2O emission. *Environmental Science & Technology*, 2022, 56(18): 13461-13472.

- [25] 刘领, 马宜林, 悦飞雪, 乔鑫鑫, 尹飞, 王艳芳. 生物炭对褐土旱地玉米季氮转化功能基因、丛枝菌根真菌及 N_2O 释放的影响. 生态学报, 2021, 41(7): 2803-2815.
- [26] 李文彬, 宁楚涵, 徐孟, 刘润进, 郭绍霞. 丛枝菌根真菌和高羊茅对压实土壤的改良效应. 草业学报, 2018, 27(11): 131-141.
- [27] Lazcano C, Barrios-Masias F H, Jackson L E. Arbuscular mycorrhizal effects on plant water relations and soil greenhouse gas emissions under changing moisture regimes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 74: 184-192.
- [28] 张学林, 李晓立, 何堂庆, 张晨曦, 田明慧, 吴梅, 周亚男, 郝晓峰, 杨青华. 丛枝菌根真菌对玉米籽粒产量和氮素吸收的影响. 作物学报, 2021, 47(8): 1603-1615.
- [29] Zhang Q, Chen M, Leng Y F, Wang X T, Fu Y J, Wang D F, Zhao X W, Gao W L, Li N, Chen X, Fan C H, Li Q F. Organic substitution stimulates ammonia oxidation-driven N_2O emissions by distinctively enriching keystone species of ammonia-oxidizing Archaea and bacteria in tropical arable soils. *Science of the Total Environment*, 2023, 872: 162183.
- [30] Veresoglou S, Sen R, Mamolos A, 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.
- [31] Storer K, Coggan A, Ineson P, Hodge A. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce nitrous oxide emissions from N_2O hotspots. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1285-1295.
- [32] Teutschero N, Vazquez E, Arango J, Arevalo A, Benito M, Pulleman M. Native arbuscular mycorrhizal fungi increase the abundance of ammonia-oxidizing bacteria, but suppress nitrous oxide emissions shortly after urea application. *Geoderma*, 2019, 338: 493-501.
- [33] 何广, 李侠, 赵若桐, 张俊伶. 丛枝菌根真菌调控土壤氧化亚氮排放的机制. 土壤学报, 2021, 58(1): 23-30.
- [34] Wang L, Liu Y L, Zhu X C, Zhang Y, Yang H Y, Dobbie S, Zhang X, Deng A X, Qian H Y, Zhang W J. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on crop growth and soil N_2O emissions in the legume system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 322: 107641.
- [35] Zhang L, Zhou J C, George T S, Limpens E, Feng G. Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(4): 402-411.
- [36] 韦莉莉, 卢昌熠, 丁晶, 俞慎. 丛枝菌根真菌参与下植物—土壤系统的养分交流及调控. 生态学报, 2016, 36(14): 4233-4243.
- [37] Qiu Y P, Jiang Y, Guo L J, Burkey K O, Zobel R W, Shew H D, Hu S J. Contrasting warming and ozone effects on denitrifiers dominate soil N_2O emissions. *Environmental Science & Technology*, 2018, 52(19): 10956-10966.
- [38] Bender S F, Plantenga F, Neftel A, Jocher M, Oberholzer H R, Köhl L, Giles M, Daniell T J, van der Heijden M G. Symbiotic relationships between soil fungi and plants reduce N_2O emissions from soil. *The ISME Journal*, 2014, 8(6): 1336-1345.
- [39] Bakhshandeh S, Corneo P E, Mariotte P, Kertesz M A, Dijkstra F A. Effect of crop rotation on mycorrhizal colonization and wheat yield under different fertilizer treatments. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2017, 247: 130-136.
- [40] Thirkell T J, Cameron D D, Hodge A. Resolving the 'nitrogen paradox' of arbuscular mycorrhizas: fertilization with organic matter brings considerable benefits for plant nutrition and growth. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(8): 1683-1690.
- [41] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5330): 1330-1332.
- [42] Waller L P, Hahn P G, Maron J L, Lekberg Y. Trait differences in responses to arbuscular mycorrhizal fungi are stronger and more consistent than fixed differences among populations of *Asclepias speciosa*. *American Journal of Botany*, 2018, 105(2): 207-214.
- [43] Thomas C, Clarisse M, Dirk R, Simon G, Valérie M, Gilles D, Yvon C, Hamid A. Is a mixture of arbuscular mycorrhizal fungi better for plant growth than single-species inoculants? *Mycorrhiza*, 2019, 29(4): 325-339.
- [44] Jin H Y, Germida J J, Walley F L. Impact of arbuscular mycorrhizal fungal inoculants on subsequent arbuscular mycorrhizal fungi colonization in pot-cultured field pea (*Pisum sativum* L.). *Mycorrhiza*, 2013, 23(1): 45-59.
- [45] 宋雅琦, 吴电明, 俞元春. 土壤活性氮气体排放研究进展. 科技导报, 2022, 40(3): 130-144.