

DOI: 10.20103/j.stxb.202403160540

兰梦杰, 王邵军, 李瑞, 罗双, 夏佳慧, 杨胜秋, 郭晓飞, 解玲玲, 肖博, 王郑钧, 郭志鹏. 丛枝菌根真菌接种介导石漠化植物-土壤性质变化对氮积累时空分布的影响. 生态学报, 2025, 45(1): 112-127.

Lan M J, Wang S J, Li R, Luo S, Xia J H, Yang S Q, Guo X F, Xie L L, Xiao B, Wang Z J, Guo Z P. Effects of plant-soil changes on spatiotemporal distribution of nitrogen component accumulation under the arbuscular mycorrhizal fungi inoculation in rocky desertification areas. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(1): 112-127.

丛枝菌根真菌接种介导石漠化植物-土壤性质变化对氮积累时空分布的影响

兰梦杰¹, 王邵军^{1,*}, 李 瑞¹, 罗 双¹, 夏佳慧¹, 杨胜秋¹, 郭晓飞², 解玲玲¹, 肖 博², 王郑钧¹, 郭志鹏¹

¹ 西南林业大学, 生态与环境学院, 昆明 650224

² 西南林业大学, 水土保持学院, 昆明 650224

摘要:为探明丛枝菌根真菌接种处理下石漠化“植物-土壤环境变化”对氮组分含量时空分布的影响规律,选取云南弥勒白枪杆(*Fraxinus malacophylla*)为供试寄主植物,分别接种摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*, FM)、幼套近明球囊霉(*Claroideoglomus etunicatum*, CE)和根内根胞囊霉(*Rhizophagus intraradices*, RI),并设置对照处理(不添加菌种, CK),揭示不同丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM)真菌接种处理下土壤氮库各组分(全氮、水解氮、铵态氮、硝态氮)含量及占比(水解氮/全氮、铵态氮/全氮、硝态氮/全氮)的时空变化特征,分析植物生长和土壤性质变化对氮组分含量时空分布特征的影响。结果表明:1) AM真菌接种显著促进了土壤氮组分含量及其占比的积累($P < 0.05$)。相较于对照,3种菌种处理对4种氮组分含量的提升率达12.09%—156.88%,对水解氮、铵态氮和硝态氮含量占比的提升率变幅达13.25%—60.07%;不同AM菌种对各氮组分含量及占比的提升率均表现为FM>CE>RI。2)不同菌种处理下土壤氮组分含量及占比的时空变化存在差异。除全氮含量在6月最大,其余3种氮组分含量在9月最大,不同菌种处理下各氮组分含量沿土层的减幅大小顺序均表现为:RI>FM>CE;不同菌种处理下水解氮、铵态氮和硝态氮含量占比均在9月最大,其沿土层的减幅均表现为:FM>CE>RI。3)相较于对照,AM真菌处理显著提升树高、地径、根系生物量、土壤含水率及碳组分(总有机碳、易氧化碳、微生物量碳)、磷组分(全磷、有效磷)、钾组分(全钾、有效钾)含量,但降低了土壤pH及容重,FM处理对总有机碳提升率(72.25%)最大,RI处理对有效磷的提升率(1.49%)最小。4)冗余分析表明,土壤总有机碳、易氧化碳、微生物量碳、全磷是氮组分含量积累的主要驱动因子,根系生物量、易氧化碳、微生物量碳是氮组分含量占比增加的主控因子。因此,AM真菌接种通过介导根系生物量及土壤碳磷含量变化,进而调控土壤氮组分含量积累与分配的时空分布。

关键词: AM真菌;白枪杆;氮组分;氮积累;组分占比;石漠化

Effects of plant-soil changes on spatiotemporal distribution of nitrogen component accumulation under the arbuscular mycorrhizal fungi inoculation in rocky desertification areas

LAN Mengjie¹, WANG Shaojun^{1,*}, LI Rui¹, LUO Shuang¹, XIA Jiahui¹, YANG Shengqiu¹, GUO Xiaofei², XIE Lingling¹, XIAO Bo², WANG Zhengjun¹, GUO Zhipeng¹

¹ College of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

² Soil and Water Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

基金项目:国家自然科学基金项目(32271722, 32060281);云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室

收稿日期:2024-03-16; **网络出版日期:**2024-09-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shaojunwang2009@163.com

Abstract: This study aimed to expound the effects of the changes in plant and soil environments on spatiotemporal distribution of nitrogen component accumulation under the arbuscular mycorrhizal fungi inoculation in rocky desertification areas. The *Fraxinus malacophylla* was selected as the host plant and it was inoculated with *Funneliformis mosseae* (FM), *Claroideoglomus etunicatum* (CE), and *Rhizophagus intraradices* (RI), using no fungal inoculation as the control treatment. The effects of changes in plant growth and soil physicochemical properties on the spatiotemporal variations in soil nitrogen components (i.e., total nitrogen, hydrolyzabl nitrogen, ammonium nitrogen, nitrate nitrogen) and their proportion (i.e., hydrolyzable nitrogen/total nitrogen, ammonium nitrogen/total nitrogen, nitrate nitrogen/total nitrogen) were identified under different AM inoculation. The results were as follows: 1) AM fungal inoculation significantly increased the values of soil nitrogen components and their proportion ($P<0.05$). Compared with the control, the concentrations of the four nitrogen fractions increased from 12.09% to 156.88% in three fungal treatments, while the increasing rates of the proportion of hydrolyzabl nitrogen, ammonium nitrogen, and nitrate nitrogen in total nitrogen ranged from 13.25% to 60.07%. The increase in the vales of soil nitrogen components and their proportion ranked as FM>CE>RI. 2) The levels of soil nitrogen components and their proportion had spatiotemporal variations in the three fungal inoculation treatments. The maximum accumulation of the total nitrogen occurred in June, while that of the other nitrogen components occurred in September. They all decreased along the soil layer and the order of reduction magnitude for the four nitrogen components was FM>CE>RI. The maximum proportion rates of the hydrolyzable, ammonium, nitrate components were all in September. The proportion of the three nitrogen components decreased along the soil layer and was ranked as FM>CE>RI. 3) The AM fungal treatments significantly increased ground diameter, tree height, root biomass, soil carbon components (total organic carbon, readily oxidizable carbon, and microbial carbon), phosphorus components (total and available phosphorus), potassium components (total and available potassium), and water content compared with that of the control. In contrast, they significantly decreased soil pH and bulk density. The total organic carbon was at its maximum (72.25%) under FM treatment, while the available phosphorus was at its minimum (1.49%) under RI treatment. 4) Redundancy analysis showed that total organic carbon, readily oxidizable carbon, microbial carbon, and total phosphorus were the main driving factors affecting nitrogen component accumulation, while root biomass, readily oxidizable carbon, and microbial carbon were the main controlling factors of nitrogen component proportion. Therefore, AM fungal inoculation promoted nitrogen component accumulation and proportion through mediating the alterations in root biomass as well as soil carbon and phosphorus concentrations.

Key Words: AM fungi; *Fraxinus malacophylla*; nitrogen components; nitrogen accumulation; component proportion; stony desertification

土壤氮库是陆地生态系统氮循环的重要组成部分,能够调控植物多样性、土壤肥力以及硝化/反硝化过程的 N_2O 释放,其贮量及动态特征常作为表征退化生态系统恢复、生产力提升和全球变化的重要生态学指标^[1-2]。其中,全氮对土壤环境变化具有较高敏感性,能反映氮库容量变化,可作为表征总氮库的重要指标^[3]。水解氮在土壤生态系统迁移性和淋失率较高,影响氮库的积累与分配过程^[4]。铵态氮和硝态氮是植物能够直接利用的有效态氮,虽在土壤中占比较小,但能参与土壤中能量输送和转化,从而间接调控氮库的分配格局^[5-6]。因此,探明土壤氮库各组分含量积累及占比的时空分布特征,对于认识退化生态系统恢复重建过程中的土壤氮循环具有十分重要的科学意义。

石漠化是西南地区典型的土地荒漠化现象,因基岩裸露、地表植被稀少、水土流失严重等^[7],导致土壤氮素缺乏及养分流失严重。丛枝菌根(*Arbuscular mycorrhiza*, AM)真菌在土壤中分布广泛,是一种非专一性寄生真菌,能与陆地上 80% 的高等维管植物建立共生关系^[8]。早在 1986 年时,Skujinš 等^[9]提出利用菌根技术来修复退化生态系统,AM 真菌与根系形成的共生体能够稳定土壤团粒结构,提高植物对土壤水分和氮素的吸收、改善养分循环,并通过影响植物生长及土壤理化环境介导土壤微生物活动,改变其数量、活性、多样性及代谢过程,进而调控土壤氮组分含量的积累、转化和分配过程^[10-11]。研究表明,AM 真菌利用其广泛分布的菌丝网络固定石漠化土壤无机氮和部分氨基酸,并把氮素养分传递给宿主植物,从而有效提高氮素的利用效

率^[12]。此外,AM 真菌利用地下强大的菌丝网络可改善土壤结构和质量,调节水分、碳、磷、钾分配,间接调控氮素的转运与吸收^[13]。目前,关于 AM 真菌提高植物抗逆性、植物光合生理、以及促进碳、磷养分吸收^[14–17]方面的研究不断取得进展。然而,有关 AM 真菌与植物共生对石漠化土壤氮循环过程影响机制的科学认知,却十分模糊。因此,探讨接种 AM 真菌菌种对石漠化土壤氮库组分含量积累时空分布的影响机制,对于提升石漠化植被与土壤恢复效率具有重要的理论与实践意义。

本研究以“国家林草局石漠化治理云南弥勒推广示范基地”为试验区,选取白枪杆(*Fraxinus malacophylla*)为寄主植物,分别接种摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*, FM)、幼套近明球囊霉(*Claroideoglomus etunicatum*, CE)和根内根孢囊霉(*Rhizophagus intraradices*, RI),并设置对照(不添加菌种, CK)处理,揭示不同 AM 真菌处理下土壤氮库组分(全氮、水解氮、铵态氮、硝态氮)及占比(水解氮/全氮、铵态氮/全氮、硝态氮/全氮)的动态变化,剖析 AM 真菌接种下土壤氮库各组分含量积累及占比和土壤理化环境、植物生长之间的相互关系,探明石漠化土壤氮库组分含量积累与占比时空变化的关键调控因子,旨在为理解石漠化生态恢复过程中“植被-土壤理化-微生物-氮循环”交互作用机制提供关键数据支撑。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验地设在“国家林草局石漠化治理云南弥勒推广示范基地”,地处东经 103°17',北纬 24°17',具有典型的喀斯特地质地貌。该区年均温 15℃,年降雨量 1000 mm 左右,年日照达 2055 h,全年无霜期 240 d。乔灌木交错分布于丘陵之间,以红壤和砂壤土为主^[18]。选择白枪杆(*Fraxinus malacophylla*)群落作为研究样地。样地基本情况如下:海拔 1700 m,表层覆盖枯枝落叶 0.5 cm。主要植物有白枪杆(*F. malacophylla*)、车桑子(*Dodonaea viscosa*)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophora*)、长波叶山蚂蝗(*Desmodium sequax*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、地果(*Ficus tikoua*)、艾纳草(*Blumea balsamifera*)等。

随机设置 3 个 40 m×40 m 的重复样地进行田间试验,样地之间相距大于 200 m。在每个样地中,选择白枪杆(*F. malacophylla*)作为供试寄主植物,对每个样地白枪杆植株根际分别接种摩西斗管囊霉(FM)、幼套近明球囊霉(CE)、根内根孢囊霉(RI),以不接种菌种为对照(CK)。选择此 3 种 AM 菌种,主要由于它们是该地区的广布种,能与优势种植物白枪杆形成良好的共生关系,可促进植物生长及改良土壤肥力^[15,18]。每种处理均施用等量的农林生物肥,农林生物肥为大豆(*Glycine max*)饼肥与油茶(*Camellia oleifera*)饼肥 1:1(质量比)混合的有机肥。每种菌剂接种量为 40 g/株,孢子数约 144 个/g,菌剂由北京市农林科学院植物营养与资源研究所丛枝菌根真菌种质资源库(BGC)提供。

1.2 样品采集

于 2020 年 6 月、9 月、12 月及 2021 年 3 月在上述样地进行样品采样。在每个菌种处理的样方内按 0—5、5—10 cm 剖面采取土样,采用四分法取 1 kg 左右土壤均匀混合,剔除凋落物及碎石块等杂物后,土样用自封袋保存并注明标签,尽可能保持土壤原有的湿度并及时带回实验室,并将其风干冷藏用于土壤性质测定。同时,在 3 个重复样地各处理样方内分别选取 4 个样点,采用内径 6 cm 根钻分 2 层(0—5、5—10 cm 土层)钻取土壤,装入自封袋并贴好标签带回实验室用于根系生物量测定。

1.3 指标测定

样地内白枪杆植株的树高(Tree height, TH)和地径(Ground diameter, GD; 5 cm 处直径)分别采用钢卷尺、游标卡尺测定。将钻取的土样置于 100 目筛网上用水冲洗收集根系,并置入 65℃ 的烘箱中烘干至恒重后,称重计算根系生物量(Root biomass, RB)。土壤铵态氮(Ammonium nitrogen, AN)与硝态氮(Nitrate nitrogen, NN)采用 1 mol/LKCl 浸提-靛酚蓝比色法测定,全氮(Total nitrogen, TN)用半微量凯氏法测定^[19],水解氮(Hydrolyzable nitrogen, HN)采用碱解扩散法测定^[20],全磷(Total phosphorus, TP)采用钼锑抗比色法测定,有效磷(Available phosphorus, AP)采用 0.5 mol/LNaHCO₃浸提,钼锑抗比色法测定,全钾(Total potassium, TK)和有

效钾 (Available potassium, AK) 采用火焰光度法测定, 总有机碳 (Total organic carbon, TOC) 采用重铬酸钾氧化—油浴加热法测定, 微生物量碳 (Microbial biomass carbon, MBC) 采用液态氯仿熏蒸浸提—水浴法测定^[21], 易氧化碳 (Readily oxidizable carbon, ROC) 采用高锰酸钾氧化法测定, 含水率 (Water content, WC) 采用烘干称量法 (105℃, 24 h) 测定, 容重 (Bulk density, BD) 采用环刀称重法测定, 土壤 pH 采用电极电位法 (土水质量比为 1:2.5) 测定。

1.4 数据分析

采用 Excel 2019 统计试验所获取的数据(白枪杆树高、地径、根系生物量、全氮、水解氮、铵态氮、硝态氮、碳素、磷素、容重和 pH 等),并计算土壤氮库组分含量的占比(水解氮/全氮、铵态氮/全氮、硝态氮/全氮)。利用 IBM SPSS 23.0 软件对氮组分含量、占比与其他理化性质、植物指标进行单因素方差分析(one-way ANOVA),检验不同处理间各项变量的差异性,显著性水平设定为 $\alpha=0.05$,数据呈现为均值 $\pm$ 标准误,数据分析前进行正态性及方差齐性检验。采用 Pearson 相关性分析、Canoco 5.0 软件的冗余分析(RDA)分析不同 AM 真菌接种处理下土壤环境变化、植物生长对氮库组分含量积累及占比的影响,并利用 Origin2021 软件作图分析。

2 结果与分析

2.1 AM 真菌接种下土壤氮组分含量的时空动态

研究表明,不同 AM 真菌菌种接种处理显著促进了土壤氮库各组分含量的积累(图 1 和图 2, $P<0.05$)。

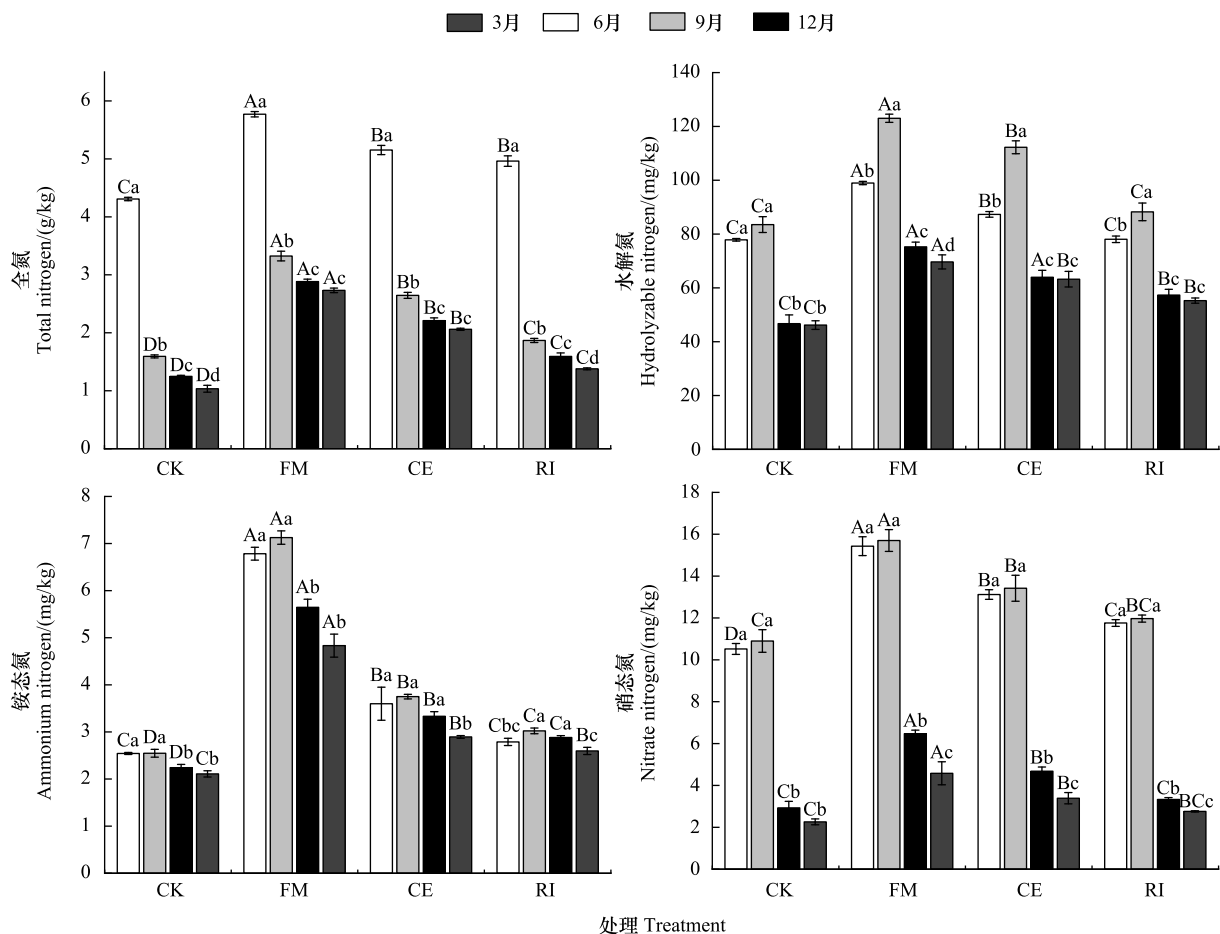


图 1 AM 真菌接种下土壤氮组分含量的季节动态

Fig.1 Temporal dynamics of soil nitrogen components under AM fungal inoculation

CK:对照 Control; FM:摩西斗管囊毒 *Funnelformis mosseae*; CE:幼套近明球囊毒 *Claroideoglomis etunicatum*; RI:根内根孢囊毒 *Rhizophagus intraradices*;不同大写及小写字母分别表示同一月份不同处理、同一处理不同月份之间差异显著性 ($P<0.05$)

不同 AM 菌种接种处理下土壤氮库组分(TN、HN、AN、NN)含量平均大小顺序为:FM(3.68 g/kg、91.72 mg/kg、6.10 mg/kg、10.55 mg/kg)>CE(3.02 g/kg、81.69 mg/kg、3.39 mg/kg、8.65 mg/kg)>RI(2.45 g/kg、69.73 mg/kg、2.82 mg/kg、7.46 mg/kg)。与 CK 相比,接种 FM 的 TN、HN、AN、NN 提升率(109.40%、46.58%、156.88%、78.68%)>CE(65.45%、30.10%、43.65%、39.47%)>RI(23.29%、12.09%、19.99%、14.46%)。不同处理下土壤氮组分含量时间变化存在一定差异(图 1),其中 TN 在 6 月最大、3 月最小,而 HN、AN、NN 在 9 月最大、3 月最小,但各氮库组分均呈现出湿季(6 月、9 月)大于干季(12 月、3 月)的现象。

不同 AM 真菌接种下土壤氮组分含量均随土层的增加而减少,但不同氮组分在不同处理下存在一定的差异(图 2, $P<0.05$)。在同一土层,不同 AM 真菌处理下土壤氮组分含量均表现为 FM>CE>RI>CK。其中 0—5 cm 土层 FM 处理的氮组分(TN、HN、AN、NN)含量分别是 CE 和 RI 的 0.30、0.22、0.15、0.31 倍和 0.44、0.36、0.57、0.55 倍,5—10 cm 土层 FM 处理的氮组分含量是 CE 和 RI 的 0.21、0.15、0.15、0.19 倍和 0.26、0.29、0.91、0.36 倍。FM 处理下,5—10 cm 土层 TN、HN、AN、NN 含量比 0—5 cm 土层分别减少了 15.45%、12.21%、23.89%、28.53%;CE 处理下,5—10 cm 土层比 0—5 cm 土层分别减少了 7.28%、5.9%、23.22%、17.12%;RI 处理下,5—10 cm 土层比 0—5 cm 土层分别减少了 22.4%、6.76%、50.92%、12.82%,沿土层平均减幅 RI(23.23%)>FM(20.02%)>CE(13.38%)。

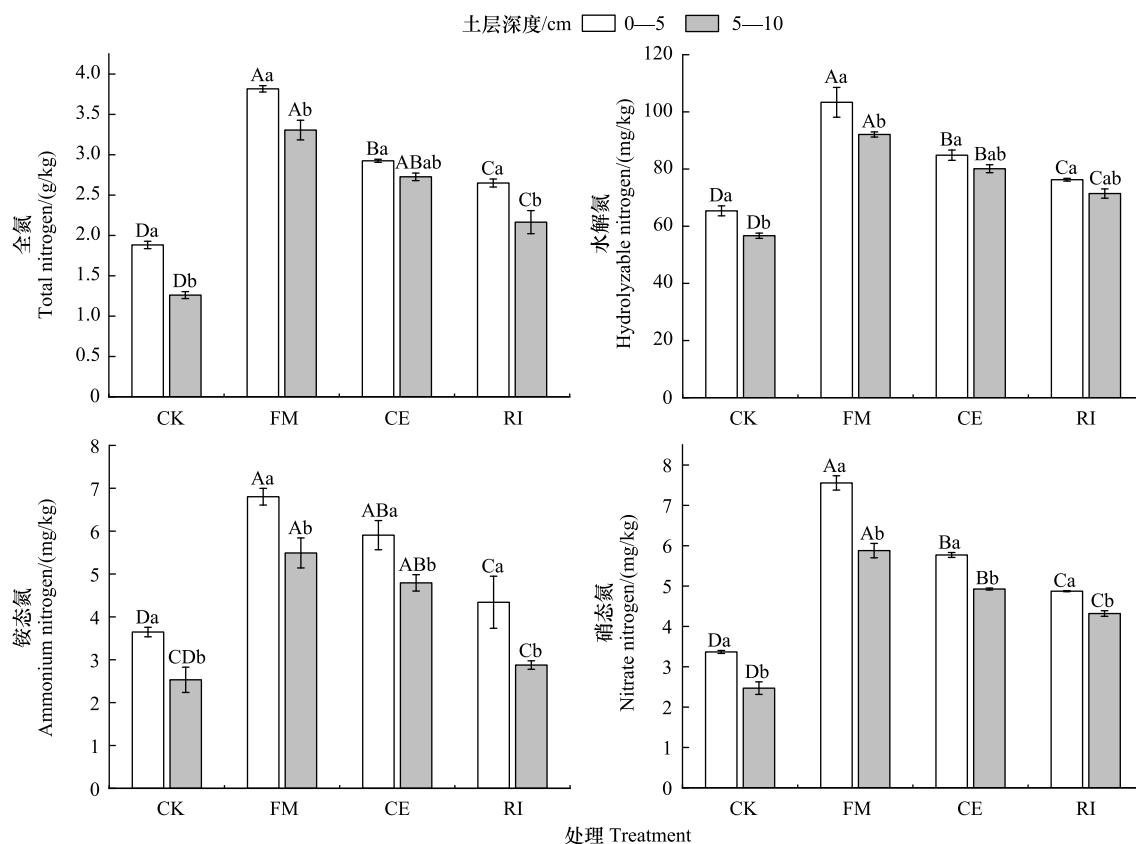


图 2 AM 真菌接种下土壤氮组分含量的垂直变化

Fig.2 Vertical changes of soil nitrogen components under AM fungal inoculation

不同大写及小写字母分别表示同一土层不同处理、同一处理不同土层的之间差异显著性 ($P<0.05$)

2.2 AM 真菌接种下土壤氮组分含量占比的时空变化

AM 真菌接种显著提高土壤氮组分含量的占比(图 3, $P<0.05$),不同接种处理 HN/TN、AN/TN、NN/TN 表现为 FM(3.90%、1.83%、0.39%)>CE(3.41%、1.53%、0.34%)>RI(2.98%、1.40%、0.30%)。与 CK 相比,接种 FM 的提升率(46.48%、60.07%、57.96%)>CE(28.81%、26.20%、37.32%)>RI(13.25%、13.48%、20.61%)。土

壤氮组分含量占比随时间变化显著(图3),HN/TN、AN/TN、NN/TN在9月(4.48%、1.86%、0.57%)最大,3月(1.70%、0.77%、0.19%)最小。CK处理9月比3月提升了136.31%、174.55%、214.29%;FM处理提升了194.45%、90.59%、200%;CE处理提升了167.82%、147.37%、215%;RI处理提升了153.61%、203.39%、173.68%。因此,HN/TN、AN/TN、NN/TN在同一月份均呈现出FM>CE>RI>CK,湿季(6月、9月)组分含量占比高于干季(12月、3月)的现象。

3种菌种处理下氮组分含量占比(HN/TN、AN/TN、NN/TN)均表现出沿土层加深而减少的变化特征(图3, $P<0.05$)。同一土层下氮组含量占比均表现出FM>CE>RI>CK,其中0—5 cm土层FM的氮组分含量占

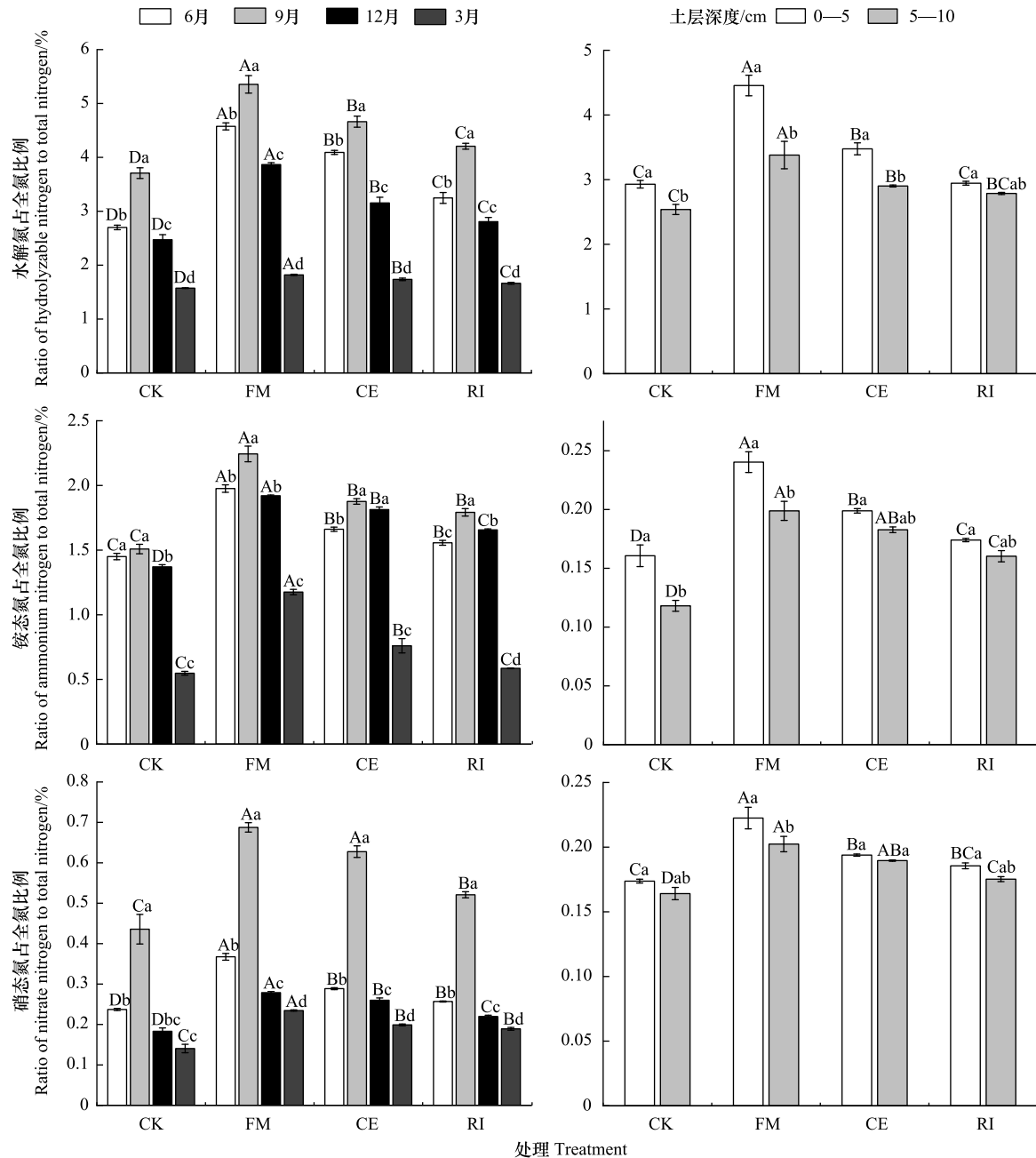


图3 AM真菌接种下土壤氮组分含量占比

Fig.3 Soil nitrogen component proportion under AM fungal inoculation

不同大写及小写字母分别表示同一月份不同处理、同一处理不同月份之间差异显著性($P<0.05$);不同大写及小写字母分别表示同一土层不同处理、同一处理不同土层之间差异显著性($P<0.05$)

比是 CE、RI 的 0.28、0.21、0.15 倍和 0.51、0.38、0.20 倍;5—10 cm 土层 FM 的氮组分含量占比是 CE、RI 的 0.16、0.09、0.05 倍和 0.21、0.24、0.15 倍。FM 处理下,5—10 cm 土层 HN、AN、NN 配比相较于 0—5 cm 土层分别减少了 31.82%、20.85%、9.95%;CE 处理下,5—10 cm 土层相较于 0—5 cm 土层分别减少了 19.75%、8.82%、2.25%;RI 处理下,5—10 cm 土层相较于 0—5 cm 土层减少了 5.68%、8.60%、5.87%。因此,沿土层平均减幅 FM (20.87%) > CE (10.27%) > RI (6.72%)。

2.3 AM 真菌接种处理下植物及土壤性质变化对氮组分含量及占比的影响

不同处理对植物-土壤理化性质存在显著差异(表 1, $P < 0.05$)。接种 AM 真菌显著提高植物地径、树高、根系生物量、土壤碳组分(TOC、ROC、MBC)、磷组分(TP、AP)、钾组分(TK、AK)、WC,其平均增幅在 3.45%—54.55%,但降低了土壤 pH 和 BD。接种 FM 对土壤 TOC 提升效率最大(72.25%),接种 RI 对 AP 提升率最小(1.49%)。

表 1 不同 AM 真菌处理下植物生长及土壤理化性质变化

Table 1 Changes of plant growth and soil physicochemical properties under different AM fungi treatments

指标 Index	处理 Treatment			
	CK	FM	CE	RI
pH	7.67±0.01a	7.38±0.01b	7.36±0.02bc	7.27±0.02c
总有机碳 Total organic carbon/(g/kg)	4.18±0.45b	7.20±0.56a	6.69±0.55ab	5.49±0.35bc
易氧化碳 Readily oxidizable carbon/(g/kg)	3.49±0.21c	5.81±0.29a	4.48±0.33b	4.49±0.08b
微生物量碳 Microbial biomass carbon/(g/kg)	1.03±0.01c	1.43±0.05a	1.21±0.04b	1.24±0.08b
全磷 Total phosphorus/(g/kg)	0.99±0.03b	1.29±0.13a	1.23±0.06ab	1.22±0.02ab
有效磷 Available phosphorus/(mg/kg)	7.34±0.75a	8.34±1.26a	8.68±2.83a	7.45±0.52a
全钾 Total potassium/(g/kg)	0.19±0.01a	0.23±0.01a	0.22±0.01a	0.21±0.01a
有效钾 Available potassium/(mg/kg)	14.67±0.09c	15.01±0.03b	15.12±0.04b	15.40±0.14a
含水率 Water content/%	5.54±0.08b	6.16±0.01a	6.13±0.01a	6.38±0.25a
容重 Bulk density/(g/cm ³)	1.84±0.01a	1.54±0.03b	1.47±0.01c	1.43±0.01c
地径 Ground diameter/mm)	6.33±0.11b	6.75±0.19a	6.57±0.21ab	6.42±0.12b
树高 Tree height/cm)	71.21±2.01b	78.85±0.29a	77.5±1.44a	74.25±1.43ab
根系生物量 Root biomass/(g/kg)	0.75±0.01c	1.26±0.08a	1.03±0.07b	0.95±0.07bc

CK:对照 Control;FM:摩西斗管囊霉 *Funneliformis mosseae*;CE:幼套近明球囊霉 *Claroideoglomus etunicatum*;RI:根内根孢囊霉 *Rhizophagus intraradices*;同一行数据中小写字母表示不同处理间的差异显著性($P < 0.05$)

利用皮尔逊相关性分析对土壤理化指标、白枪杆生长与氮组分含量及其占比之间的关系进行研究(表 2 和表 3)。其中,土壤 MBC 与土壤氮组分(TN、HN、AN、NN)存在强相关性($P < 0.01$,相关系数:0.895—0.907),但与氮组分占比(HN/TN、AN/TN、NN/TN)存在中等相关性($P < 0.01$,相关系数:0.760—0.802),土壤氮组分含量及占比与 TOC、ROC 存在中等相关性($P < 0.01$,相关系数:0.735—0.872),与 TP、AK、pH 存在弱相关性($P < 0.05$,相关系数:0.51—0.61, -0.513—-0.614),而土壤 BD 只与 TN、HN、NN、HN/TN、NN/TN 存在弱相关性($P < 0.05$,相关系数-0.526—-0.571)。土壤氮组分含量及占比与 RB、GD、TH 存在中等相关性($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$,相关系数:0.600—0.844),但 HN、NN/TN 则与 GD 和 TH 表现出了弱相关性($P < 0.05$,相关系数 0.548—0.621)。

通过 RDA 冗余分析可进一步了解氮组分含量积累/占比与土壤环境因子、植物生长的相互关系(图 5)。土壤理化环境因素及植物生长第一主轴分别解释了 96.37%的氮库组分(TN、HN、AN、NN)含量与 94.82%的占比(HN/TN、AN/TN、NN/TN)的变化。其中,土壤 TP、TOC 与 HN 夹角最小,MBC 与 TN 夹角最小,ROC 与 AN、NN 夹角最小,是影响土壤氮组分含量积累的主要驱动因子,而 TH、RB、TK 次之;RB、ROC、MBC 分别与 AN/TN、HN/TN 夹角最小,TOC 与 NN/TN 夹角最小,是影响土壤氮组分占比的主控因子,TP、TK 次之。因此,AM 真菌接种通过主导土壤碳组分(TOC、ROC、MBC)、全磷(TP)及根系生物量大小改变了云南石漠化土壤氮库组分含量积累及占比的格局。

表 2 土壤氮组分含量与土壤理化性质、植物生长的相关性分析

指标 Index	全氮	水解氮	铵态氮	硝态氮	pH	总有机碳	易氧化碳	微生物量碳	全磷	有效磷	全钾	有效钾	含水率	容重	地径	树高	根系生物量
全氮 Total nitrogen	1																
水解氮 Hydrolyzable nitrogen	0.974**	1															
铵态氮 Ammonium nitrogen	0.984**	0.963**	1														
硝态氮 Nitrate nitrogen	0.978**	0.971**	0.989**	1													
pH	-0.614*	-0.584*	-0.513*	-0.561*	1												
总有机碳 Total organic carbon	0.757**	0.774**	0.750**	0.798**	-0.581*	1											
易氧化碳 Readily oxidizable carbon	0.872**	0.792**	0.824**	0.818**	-0.554*	0.770**	1										
微生物量碳 Microbial biomass carbon	0.897**	0.895**	0.904**	0.907**	-0.527*	0.687**	0.775**	1									
全磷 Total phosphorus	0.609*	0.599*	0.570*	0.582*	-0.571*	0.412	0.445	0.396	1								
有效磷 Available phosphorus	0.228	0.344	0.243	0.246	-0.104	0.243	0.061	0.145	0.535*	1							
全钾 Total potassium	0.556*	0.585*	0.513*	0.553*	-0.464	0.556*	0.599*	0.580*	0.136	0.254	1						
有效钾 Available potassium	0.303	0.255	0.207	0.262	-0.811**	0.305	0.335	0.221	0.399	0.002	0.340	1					
含水率 Water content	0.287	0.236	0.296	0.326	-0.134	0.436	0.424	0.407	-0.254	-0.364	0.468	-0.155	1				
容重 Bulk density	-0.571*	-0.566*	-0.484	-0.558*	0.970**	-0.596*	-0.485	-0.512*	-0.597*	-0.161	-0.424	-0.824**	-0.078	1			
地径 Ground diameter	0.596*	0.548*	0.600*	0.620*	-0.395	0.802**	0.680**	0.507*	0.193	-0.009	0.542*	0.107	0.724**	-0.324	1		
树高 Tree height	0.637**	0.576*	0.618*	0.626**	-0.570*	0.621*	0.533*	0.442	0.451	-0.177	0.134	0.272	0.326	-0.499*	0.702**	1	
根系生物量 Root biomass	0.816**	0.732**	0.807**	0.779**	-0.568*	0.543*	0.671**	0.611*	0.677**	0.108	0.087	0.315	0.032	-0.523*	0.400	0.724**	1

*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$

表 3 土壤氮组分占比与土壤理化性质、植物生长的相关性分析
Table 3 Correlation analysis of the proportion of soil nitrogen components with soil and plant properties

指标 Index	水解氮/ 全氮	铵态氮/ 全氮	硝态氮/ 全氮	pH	总有机碳	易氧化碳	微生物 量碳	全磷	有效磷	全钾	有效钾	含水率	容重	地径	树高	根系 生物量
水解氮/全氮 Ratio of hydrolyzable nitrogen to total nitrogen	1															
铵态氮/全氮 Ratio of ammonium nitrogen to total nitrogen	0.977**	1														
硝态氮/全氮 Ratio of nitrate nitrogen to total nitrogen	0.972**	0.953**	1													
pH	-0.579*	-0.561*	-0.608*	1												
总有机碳 Total organic carbon	0.796**	0.735**	0.749**	-0.581*	1											
易氧化碳 Readily oxidizable carbon	0.855**	0.868**	0.831**	-0.554*	0.770**	1										
微生物量碳 Microbial biomass carbon	0.802**	0.788**	0.760**	-0.518*	0.687**	0.774**	1									
全磷 Total phosphorus	0.544*	0.577*	0.530*	-0.575*	0.416	0.452	0.401	1								
有效磷 Available phosphorus	0.228	0.177	0.238	-0.105	0.242	0.061	0.150	0.537*	1							
全钾 Total potassium	0.530*	0.509*	0.561*	-0.453	0.536*	0.592*	0.563*	0.097	0.222	1						
有效钾 Available potassium	0.280	0.292	0.350	-0.812**	0.310	0.342	0.218	0.402	0.002	0.336	1					
含水率 Water content	0.345	0.313	0.232	-0.133	0.436	0.424	0.405	-0.252	-0.364	0.477	-0.156	1				
容重 Bulk density	-0.526*	-0.490	-0.562*	0.968**	-0.600*	-0.484	-0.500*	-0.602*	-0.169	-0.411	-0.824**	-0.076	1			
地径 Ground diameter	0.697**	0.689**	0.587*	-0.395	0.803**	0.680**	0.510*	0.197	-0.009	0.536*	0.109	0.724**	-0.327	1		
树高 Tree height	0.702**	0.705**	0.621*	-0.570*	0.622*	0.533*	0.440	0.453	-0.178	0.100	0.277	0.325	-0.497*	0.702**	1	
根系生物量 Root biomass	0.813**	0.844**	0.800**	-0.559*	0.537*	0.665**	0.604*	0.674**	0.102	0.066	0.313	0.030	-0.512*	0.397	0.723**	1

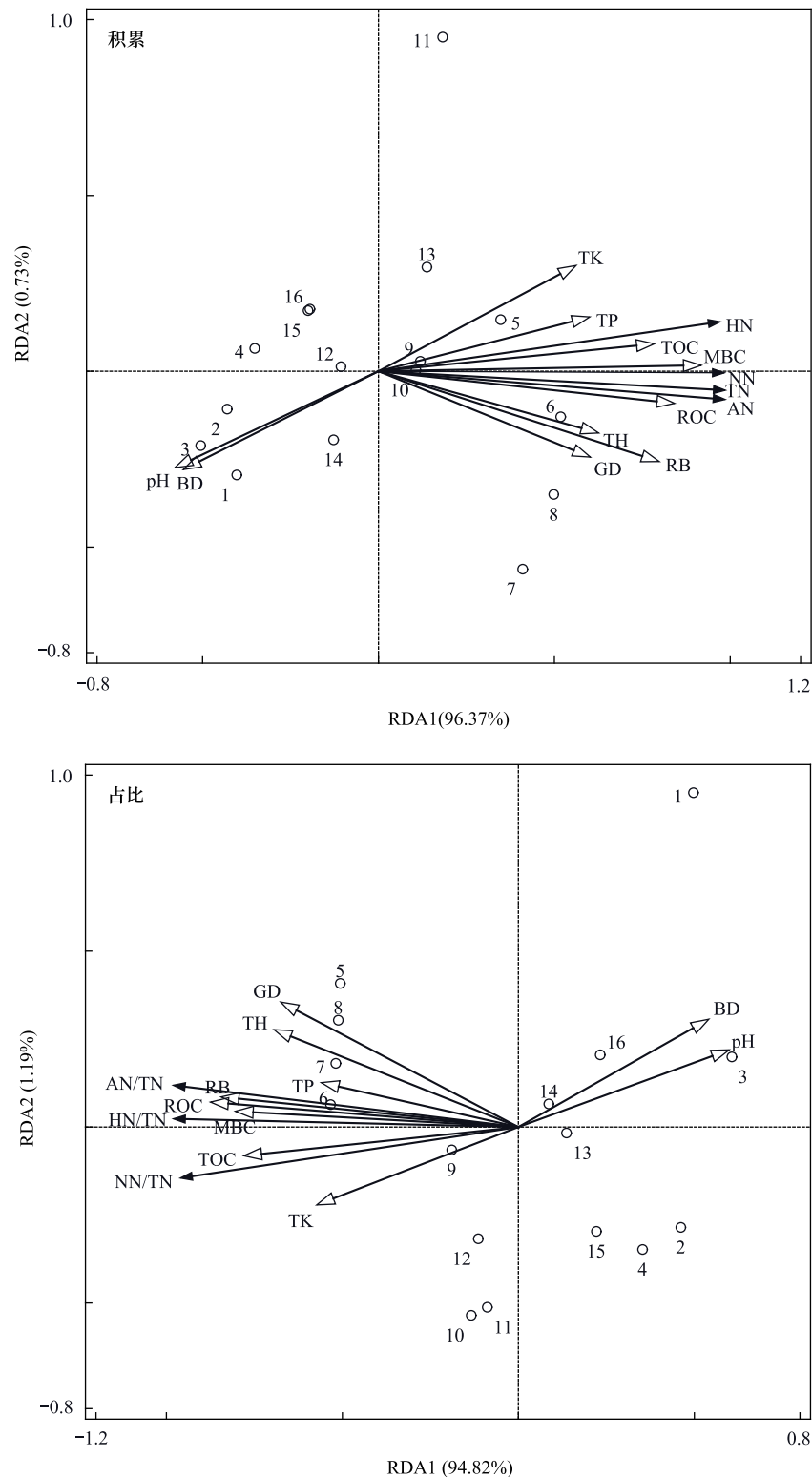


图4 植物与土壤性质对土壤氮组分含量积累/占比影响的冗余分析

Fig.4 Redundancy analysis showing effects of plant and soil properties on accumulation and proportion of soil nitrogen components

TN:全氮;HN:水解氮;AN:铵态氮;NN:硝态氮;HN/TN:水解氮占全氮比例;AN/TN:铵态氮占全氮比例;NN/TN:硝态氮占全氮比例;TOC:总有机碳;ROC:易氧化碳;MBC:微生物量碳;TP:全磷;TK:全钾;BD:容重;GD:地径;TH:树高;RB:根系生物量

3 讨论

3.1 AM 真菌接种对土壤氮组分含量积累时空动态的影响

本研究发现 AM 真菌接种显著提升土壤氮库各组分含量,这与郭鹏等^[22]研究得出接种 AM 真菌后氮素含量增加的结果相类似。这可能由于接种 AM 真菌能够刺激土壤微生物活性,提升土壤养分利用效率,增加土壤团聚体稳定性^[23],从而促进对氮素的积累能力。AM 真菌与寄主植物的耦合作用,形成复杂的菌丝体结构并扩增了植物根系的表面积,增加土壤中固氮微生物数量并激活其分解及代谢功能,促进游离的碳、磷等养分元素向植物根系输送,有利于土壤团聚体的形成,从而改善石漠化土壤质量,直接或间接提高氮组分含量的积累^[14]。同时,AM 真菌可通过菌丝体表面承载能固持氮素和分解磷、以及含有促生能力的多种细菌,能有效扩大菌根之间对土壤养分的获取能力,增大侵染植物的效率^[24-25],从而促进氮组分含量的积累。不同 AM 真菌菌种对氮组分含量的积累能力存在差异。本研究中,FM 处理对氮组分的提升率优于 CE 和 RI。其原因可能是:一方面 AM 真菌的寄主偏好性致使菌根功能表现差异^[26],尤其是 FM 接种后,可能会改善土壤中各种(如磷溶细菌、菌根促生菌和土壤团聚体促生菌等)有益微生物的活性^[27],使其丛枝结构、孢子密度得到改善和提升,导致其对氮素的提升率高于其他两个菌种;另一方面是由于不同菌种对石漠化土壤理化性质的影响存在差异,相较于 CE 和 RI,FM 接种对土壤碳、磷、钾及水分的提升能力较强,可能有利于植物对氮的获取和转化,从而对土壤氮组分含量积累与占比提升产生重要影响。

AM 真菌接种对氮库组分含量积累的时间动态表现为湿季大于干季,且 FM 处理下的氮组分含量积累大于 CE 和 RI 处理。这可能与 FM 接种下土壤含水率变化规律一致,说明土壤微气候对氮组分含量积累有重要促进作用。特别是湿季中全氮含量在 6 月最大,水解氮、铵态氮、硝态氮含量在 9 月最大,可能是由于湿季较高的土壤湿度促进了 AM 真菌的活性及其参与的有机物降解,从而提升土壤各氮组分含量的积累^[28]。而干季时,土壤微生物活动因缺水而受限^[29],AM 真菌对水分的可利用范围和根系活力减弱,降低了氮组分含量的积累,由此呈现出湿季氮库组分含量积累高于干季的变化规律。涂德辉等^[30]研究表明,接种 AM 真菌能促进氮的积累,而 RI 处理下氮素的积累高于 FM 处理,但邢丹等^[31]研究表明,接种 FM 和 RI 后氮素含量降低,与本研究 FM 处理的氮库组分含量大于 CE 和 RI 有所差异,主原因是季节导致 AM 真菌不同程度的浸染或与寄主植物耦合的特异性改变^[32],进而对氮组分产生不同的调控效应。

土壤全氮、水解氮、铵态氮、硝态氮含量均呈现沿土层加深而减小的变化特征。这可能是土壤表层的凋落物输入量、根系生物量较大,被微生物与动物取食和分解的部分较多,有利于腐殖质和氮素养分的积累^[33-34]。另外,土壤表层水热条件和通透性较高,有利于 AM 真菌形成菌丝桥^[35],能够对氮库组分起到固持的作用。而更深土层的有机质分解速率较慢,碳源物质较少,可能影响 AM 真菌菌丝的形成,从而改变氮素的转化过程,导致氮的累积量低。不同 AM 菌种处理对土壤各氮组分含量沿土层垂直变化的影响存在差异。RI 处理下氮组分沿土层的减幅显著大于 FM 和 CE,可能是由于较于 FM 和 CE,RI 真菌对表层土壤碳氮磷钾等养分含量的提升率最大,而对较深土层养分的影响差异不显著,从而导致其土层之间的变幅较大。不同菌种与寄主植物根系的亲和性各异^[36-37],进而对氮组分的调控存在差异,这与赵顺鑫等^[38]的研究结果相似。

3.2 AM 真菌接种对土壤氮组分含量占比时空分布的影响

AM 真菌能够分解有机质,改善土壤结构,刺激土壤微生物活动,促进有机残体分解及碳氮养分的释放,从而影响氮组分含量的占比变化^[39]。本研究中,不同 AM 真菌处理显著增加了水解氮、铵态氮、硝态氮的占比。这可能是 AM 真菌能定殖于有机质中并分泌了多种酶类物质(蛋白酶、脂肪酶等)降解蛋白质和糖类化合物,释放氮素养分,从而提高氮组分含量的占比^[40]。AM 真菌的菌丝结构可将土壤的微小颗粒聚结形成大团聚体,这有利于增加土壤的孔隙度和疏水性,从而提升氮的转运能力^[41]。AM 真菌能够刺激植物分泌激素促进微生物分解土壤动植物残体,提升矿质养分含量,从而提高氮组分含量的占比^[42]。AM 真菌能够增加光合产物的输入,促进微生物对土壤有机氮的矿化^[43],增加铵态氮和硝态氮含量的积累,从而提升氮组分占比。

不同 AM 真菌接种下的氮组分占比存在差异,FM 处理的氮组分占比最高。研究表明,AM 真菌分泌的球囊霉素是形成氮素的重要来源,其能够调控微生物群落大小,影响养分动态平衡^[44]。这可能是 FM 分泌的球囊霉素较高,抑制了病原菌的繁殖和生长,使氮素的溶出量较多,从而促进了真菌与根际土壤间氮素的交换^[45]。因此,FM 处理对氮组分含量占比的影响最大。此外,不同 AM 真菌的生长周期及产孢能力各异,对营养资源的应答策略有所差异,可能会导致各氮组分含量占比的格局发生改变。

氮组分含量占比(水解氮/全氮、铵态氮/全氮、硝态氮/全氮)在湿季最大,干季最小,且 FM 处理对氮组分占比的提升率最大。湿季高温多雨的环境可能会促进土壤碳氮磷养分库组分的溶出及微生物转变,释放更多磷及碳化合物,提升球囊霉属菌种的定殖率^[46],尤其是 FM 构建了复杂的菌丝网结构,加强自身的适应性,导致氮库组分的分解、周转及含量积累活动的加强,从而使水解氮、铵态氮、硝态氮在土壤氮库中的占比较大。干季条件下,土壤保水保肥能力较弱,不同 AM 真菌因养分的缺乏而降低其多样性及丰富度,造成菌株的有效性、孢子密度及浸染率降低^[47],其根外菌丝吸附氮的能力减弱,降低了对氮组分含量的积累与转化能力,导致氮组分占比比湿季少。由于石漠化土地地表破损度大,季节会造成土壤水热差异,形成复杂多样的微生气候特征,导致不同 AM 真菌的活性以及对宿主植物的选择有差异性^[48],可能会影响微生物对碳、氮的代谢水平,从而改变氮组分含量占比的时间变化格局。因此,探索不同 AM 真菌接种对氮组分含量占比的季节变化,对于理解水分缺乏的石漠化土壤氮库组分含量分配动态具有十分重要的科学意义。

3 种菌种处理下水解氮、铵态氮、硝态氮占比的垂直变化表现为随土层的加深而减少。这可能是地表枯落物能够提供给微生物足够的营养物质,致使土壤浅层根系易产生菌根并建立共生体^[49],拓展了 AM 真菌的菌丝网,从而减少氮组分含量的流失并促进其占比的增加。随着土层加深,土壤透气性较差,有机营养物质运输效率低,微生物分泌的酶类物质较少^[50],使 AM 真菌的定殖范围变小,对氮的固持能力减弱,从而降低了氮组分含量的占比。不同菌种处理对土壤各氮组分占比沿土层变化的影响存在差异。FM 处理对氮组分占比沿土层的减幅显著大于 CE 和 RI。其原因可能是较于 CE 和 RI,FM 的好气性更强,表层土空气通透性较好,是微生物活动及酶活性较高的主要区域,养分周转速率较快,有利于促进其菌根的繁殖并有效提高氮组分占比^[51]。而随着土层加深,水热条件变差,养分供给能力及微生物生物量低,FM 菌丝体对可利用氮的吸收能力较弱^[52],从而导致其土层间的变幅较大。因此沿土层变化中 AM 真菌对氮组分占比的调控效应不同。

3.3 AM 真菌介导土壤环境变化及植物生长对氮组分含量积累与占比的影响

AM 真菌与寄主植物耦合能够引起土壤碳、磷、钾、pH 和容重等指标的显著变化,从而调控土壤氮库组分含量与占比(水解氮/全氮、铵态氮/全氮、硝态氮/全氮)的增加,而氮库组分含量积累与占比能够敏感反映土壤养分状况变化,对于石漠化植物生长至关重要。

AM 真菌接种显著促进了土壤碳组分(有机碳、易氧化有机碳、微生物量碳)含量的增加。这可能是由于 AM 真菌能够通过菌丝体固碳,并促进植物光合碳的输入,从而提高土壤中的碳组分含量。AM 真菌的菌丝分泌物可通过与土壤微生物残体的偶联作用形成激发效应,促进凋落物的归还,补充碳组分含量^[40]。另外,AM 真菌可通过促进土壤团粒结构的形成对碳组分形成物理保护作用,从而减少碳组分流失。碳的积累和转化可能会增加 AM 真菌的丰度和生物量,促进凋落物中氮素的溶出,从而引起氮组分含量和占比的增加。土壤微生物是土壤微生境中最为活跃的部分^[53],能够对外部环境变化快速做出敏感响应。研究表明,AM 真菌通过影响土壤微生物数量及其组成,间接刺激土壤酶活性,从而调节有机物的溶解和矿化过程^[54-55],进而影响氮组分含量和占比的变化。本研究中土壤碳组分对氮组分含量与占比的增加具有重要的促进作用。主要原因是 AM 真菌与植物协同促进碳组分的输入,扩大土壤微生物利用碳的空间有效性,改变了固氮微生物群落的大小,促进土壤酶对有机氮底物的分解速率^[56],从而增加了氮组分含量的积累和占比。另外,AM 真菌通过与寄主植物的耦合作用不仅能够减少石漠化土壤的氮组分流失^[5],还有利于强化“土壤微生物-氮循环-植物”之间的联合效应,从而提高氮组分含量的积累和占比。因此 AM 真菌与植物耦合,通过刺激土壤微生物活性引起碳素增加,进而调控土壤氮组分含量的积累和占比。

AM 真菌能够调控土壤磷和钾的输入,从而影响氮组分含量积累和占比增加。本研究中,接种 AM 真菌后全磷、及全钾均高于对照。这可能是 AM 真菌能够分泌酸性、碱性磷酸酶和调控植物与土壤间离子的交换率,促进有机磷的矿化并增加钾离子蛋白基因的表达,从而增加了磷和钾的溶解和释放^[57]。孙佳琦等^[58]表明接种外生菌根后能提高磷和钾含量,促进植物对养分元素的吸收,植物可通过光合作用传导磷和钾以及微量元素的输送调节植物与菌根之间的养分平衡,进而影响氮组分含量和占比的变化。宋微等^[59]研究表明,接种 AM 真菌后,菌丝的延伸与植物根系活力的增强能够促进磷和钾含量的输入,并有效提高氮组分含量的积累。本研究中,土壤全磷、全钾与氮组分含量及其占比呈显著正相关。说明磷及钾的输入影响了氮组分含量及其占比的变化,这与温婷等^[60]的研究结果相似。主要原因可能是 AM 真菌与植物共生增加了土壤磷和钾的吸收,并活化了微生物的功能,尤其是土壤解磷菌以及钾细菌发挥与植物的协同作用而填补缺磷和钾的部分区域,从而增加氮组分的含量和占比。因此,AM 真菌与植物共生能够诱导磷及钾的输入,进而影响氮组分含量积累和占比的增加。

AM 真菌与植物的耦合能够引起土壤容重的变化,通过改变土壤通气性而对微生物营养代谢产生重要影响,进而影响氮组分含量积累及占比变化。Jakhar 等^[61]认为,土壤容重因土壤质地及结构变化而具有动态性,能够通过改变土壤孔隙度,影响根系养分的输入,调节微生物群的分布,进而调控氮组分含量并影响其占比的变化。李潮海等^[62]研究表明,氮组分含量及占比随土壤容重的降低而呈现增加的趋势。这与本研究中土壤容重降低,对氮组分含量及占比具有负向调控作用的结果相似。容重的减少一定程度上有利于土壤形成透气空间,有利于 AM 真菌转运养分资源,促进微生物对氮素的固定和分配,从而直接或间接提高氮组分含量及占比。因此,AM 真菌能够降低土壤容重,从而增加氮组分含量的积累和占比。

AM 真菌与植物共生能够引起土壤 pH 改变对氮组分含量积累及其占比产生重要影响。AM 真菌通过菌丝体的延伸可调控有机酸溶解土壤矿物质而影响 pH 变化,进而调控氮库各组分含量的积累与占比。而土壤 pH 通过影响微生物对底物的分解,进一步促进或抑制菌丝体对周围养分的吸收利用^[63],最终影响氮组分含量及其占比变化。然而,关于 pH 对氮组分含量与占比的影响说法不一。黄金等^[64]研究表明,AM 真菌接种后显著提高土壤 pH,促进了氮组分含量的积累,而马雪珍等^[65]研究表明,土壤 pH 与氮组分具有显著负相关性。李子密^[66]和宋世威等^[67]则指出土壤 pH 是影响氮组分含量与占比的负向因子。这与本研究中土壤 pH 变化与氮组分含量积累与占比具有负向调控作用的结论一致。这可能是 AM 真菌通过根外菌丝分泌有机酸降低土壤 pH,影响了微生物对碳氮的吸收和转化,进而对氮组分含量及占比产生重要影响。因此,AM 真菌能够通过影响土壤酸碱度变化进而调控石漠化土壤氮组分含量的积累与占比的增加。

AM 真菌能够通过与植物根系的共生,促进植物生长、增加光合产物的转运并提高土壤养分的有效性,影响微生物对氮组分的固定、分解与转化过程,从而增加氮组分含量积累和占比^[68-69]。本研究中,AM 真菌处理显著促进了植物地上与地下的生长(地径、树高、根系生物量),且显著促进氮组分含量的积累和占比的增加。这可能是 AM 真菌能够增加植物细胞内的水分渗透调节并提高植物体内抗氧化酶的活性^[70],激发了植物根系活力及根际固氮微生物的活动,促进寄主植物的水分与养分的吸收能力,提升了植物—土壤间氮的交换能力,从而提高土壤氮组分含量的积累和占比的增加^[71]。植物能将光合产物中的蛋白质和糖类等物质转化形成氨基酸,而 AM 真菌能够通过其根内外菌丝分解氨基酸,引起氮化合物的降解,促进土壤氮素的形成与转变,从而提高氮组分含量及其占比^[72]。另外,AM 真菌与土壤的氨氧化细菌结合,能够促进有机氮化合物(谷氨酸,丙氨酸)的生成,这些化合物可进一步被植物和微生物吸收,从而显著增加氮组分含量及占比^[73]。因此,AM 真菌通过与植物根系的共生,能够刺激植物生长、植物对水分/养分的吸收、以及改善土壤理化环境,进而直接或间接调控石漠化土壤氮组分含量积累及其占比的时空变化。

4 结论

丛枝菌根真菌接种显著影响土壤氮组分含量积累及分配的时空动态。不同菌种处理下土壤氮库各组分

含量积累及占比增加,均表现为摩西斗管囊霉菌显著高于幼套近明球囊霉菌和根内根孢囊霉菌。土壤氮组分含量积累及其占比提升率均表现为湿季大于干季,且沿土层加深而显著降低。冗余分析表明,丛枝菌根真菌接种主要通过改变土壤总有机碳、微生物量碳、易氧化碳、全磷含量及根系生物量,从而调控石漠化土壤氮库组分含量积累和占比的时空变化。因此,丛枝菌根真菌接种能够通过介导植物与土壤环境变化而调控土壤氮素的积累与分配。研究结果有助于深化石漠化“土壤氮库形成、积累和分配”生物学调控机制的科学认识,为提升石漠化植被与土壤的修复效率提供关键科技支撑。

参考文献(References):

- [1] 许华,何明珠,孙岩. 不同降水控制对荒漠土壤中可溶性碳、氮组分的影响. 兰州大学学报:自然科学版, 2018, 54(6): 798-803.
- [2] 朱航勇,汪久连,赵志明,邓智文,邓泽伟,张中瑞. 梅州市林地土壤氮储量及空间分布特征. 林业与环境科学, 2022, 38(4): 7-12.
- [3] 唐艳梅,马维伟. 尕斯库勒湖湿地退化演替过程中土壤氮组分的变化特征. 草原与草坪, 2021, 41(6): 74-80, 87.
- [4] 于明乾. 高黎贡山东坡典型森林类型土壤氮库时空变化[D]. 昆明:昆明理工大学, 2015.
- [5] 胡宁. 岩溶石漠化区植被恢复对土壤有机碳、氮积累与氮素矿化特征影响研究[D]. 重庆:西南大学, 2015.
- [6] 马寰菲,解梦怡,胡汗,郭垚鑫,任成杰,赵发珠. 秦岭不同海拔森林土壤-植物-凋落物化学计量特征对土壤氮组分的影响. 生态学报, 2020, 39(3): 749-757.
- [7] 王邵军,左倩倩,曹乾斌,王平,杨波,赵爽,陈闽昆. 云南寻甸石漠化土壤易氧化碳对丛枝菌根真菌共生的响应. 南京林业大学学报:自然科学版, 2022, 46(1): 7-14.
- [8] 王邵军,李霁航,陆梅,张哲,李少辉,陈闽昆,曹润. “AM 真菌-根系-土壤”耦合作用机制研究进展. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(12): 1-9.
- [9] Skujis J, Allen M F. Use of mycorrhizae for land rehabilitation. MIRCEN Journal of Applied Microbiology and Biotechnology, 1986, 2(1): 161-176.
- [10] 郭良栋,田春杰. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展. 微生物学通报, 2013, 40(1): 158-171.
- [11] 吴响纾,蔡柏岩. 丛枝菌根真菌介导植物磷元素吸收机理的研究进展. 山东农业科学, 2022, 54(8): 137-143.
- [12] 孟庆英. AM 真菌在不同磷浓度下对玉米氮、磷的影响. 现代化农业, 2021(9): 19-20.
- [13] 杨应,蒋长洪,何跃军,欧静,王鹏鹏,司建朋,何敏红,林艳. 丛枝菌根网对喀斯特适生植物氮、磷化学计量特征的影响. 植物生理学报, 2017, 53(12): 2078-2090.
- [14] 祖艳群,卢鑫,湛方栋,胡文友,李元. 丛枝菌根真菌在土壤重金属污染植物修复中的作用及机理研究进展. 植物生理学报, 2015, 51(10): 1538-1548.
- [15] 杨波,王邵军,赵爽,张路路,张昆凤,樊宇翔,解玲玲,王郑均,郭志鹏,肖博. 丛枝菌根真菌共生对石漠化生境白枪杆生长及光合特性的影响. 浙江农林大学学报, 2022, 39(5): 1028-1036.
- [16] 高露,何跃军,徐鑫洋,谢佩耘,郭云,胡小润,王丽,李锦婷,申开平,夏婷婷,吴邦利. 非根际土壤中丛枝菌根网和碳酸钙互作对樟幼苗氮磷养分的影响. 重庆师范大学学报:自然科学版, 2023, 40(4): 154-162.
- [17] 李梦瑶,蒋湘艳,金海如. AM 真菌共生系统中硝态氮吸收转运途径及对寄主生长的作用. 土壤学报, 2020, 57(6): 1483-1491.
- [18] 赵爽,王邵军,杨波,张昆凤,张路路,樊宇翔. 接种丛枝菌根真菌对云南石漠化土壤呼吸的影响. 生态学报, 2022, 42(21): 8830-8838.
- [19] 王晋,庄舜尧,朱兆良. 不同种植年限水田与旱地土壤有机氮组分变化. 土壤学报, 2014, 51(2): 286-294.
- [20] 孙福来,张延霞,庞祥峰,刘翠先,姚源喜. 长期定位施肥对土壤有机质和碱解氮及冬小麦产量的影响. 土壤通报, 2007, 38(5): 1016-1018.
- [21] 李洪杰,刘军伟,杨林,郑海峰,刘洋,杨万勤,张健. 海拔梯度模拟气候变暖对高山森林土壤微生物生物量碳氮磷的影响. 应用与环境生物学报, 2016, 22(4): 599-605.
- [22] 郭鹏,贺学礼. AM 真菌对草莓的接种效应研究. 河北农业大学学报, 2006, 29(4): 53-56.
- [23] 叶佳舒,李涛,胡亚军,郝志鹏,高彦征,王幼珊,陈保冬. 干旱条件下 AM 真菌对植物生长和土壤水稳定性团聚体的影响. 生态学报, 2013, 33(4): 1080-1090.
- [24] 石晶晶,张林,江飞焰,王晓,冯固. AM 真菌菌丝际细菌具有固氮解磷双重功能. 土壤学报, 2021, 58(5): 1289-1298.
- [25] 丁效东,张林,李淑仪,冯固. 丛枝菌根真菌与根瘤菌接种对大豆根瘤分布及磷素吸收的影响. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(3): 662-669.
- [26] Burke D J. Shared mycorrhizal networks of forest herbs: does the presence of conspecific and heterospecific adult plants affect seedling growth and nutrient acquisition? Botany, 2012, 90(10): 1048-1057.

- [27] 石兆勇, 魏艳丽, 王发园. 地球上最广泛的共生体——丛枝菌根. 生物学通报, 2007, 42(8): 21-22.
- [28] Tian M H, Feng C, Zhang X L, Gilliam F S, Giri B, Chen Y L, Zhang H, Zha F N, Liu T X, Yang Q H. Arbuscular mycorrhiza enhances maize grain yield and nitrogen uptake during the grain filling stage with contrasting nitrogen status in two types of soils. *Plant Growth Regulation*, 2023, 101: 727-742.
- [29] Johansen A, Finlay R D, Olsson P A. Nitrogen metabolism of external hyphae of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*, 1996, 133(4): 705-712.
- [30] 涂德辉, 张芳, 毛明明, 邢丹. 丛枝菌根真菌对桑树根系氮积累及水通道蛋白表达的影响. *植物生理学报*, 2022, 58(8): 1607-1616.
- [31] 邢丹, 张惠荣, 张芳, 石燕金, 彭世清, 肖玖军. 接种丛枝菌根真菌对石漠化地区桑树器官氮含量及其内稳性的影响. *应用与环境生物学报*, 2024, 30(1): 105-110.
- [32] 李晴, 段文艳, 李鑫, 景若楠, 盛敏. 丛枝菌根真菌对元宝枫生长及其根系形态的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2024, 52(1): 79-86.
- [33] 王璐, 喻阳华, 邢容容, 秦仕忆. 喀斯特高寒干旱区不同经济树种的碳氮磷钾生态化学计量特征. *生态学报*, 2018, 38(15): 5393-5403.
- [34] 田静, 盛茂银, 汪攀, 温培才. 西南喀斯特土地利用变化对植物凋落物-土壤 C、N、P 化学计量特征和土壤酶活性的影响. *环境科学*, 2019, 40(9): 4278-4286.
- [35] Mar Vázquez M, César S, Azcón R, Barea J M. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and other microbial inoculants (*Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Trichoderma*) and their effects on microbial population and enzyme activities in the rhizosphere of maize plants. *Applied Soil Ecology*, 2000, 15(3): 261-272.
- [36] 崔利, 郭峰, 张佳蕾, 杨莎, 王建国, 孟静静, 耿耘, 李新国, 万书波. 摩西斗管囊霉改善连作花生根际土壤的微环境. *植物生态学报*, 2019, 43(8): 718-728.
- [37] 宋凤鸣, 刘建华, 刘登彪, 史正军, 王文明. 3 种丛枝菌根真菌对任豆生长和抗旱性的影响研究. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2018, 38(6): 97-105.
- [38] 赵顺鑫, 魏祖晨, 李卓蔚, 王骞, 郭冬琴, 周浓. 丛枝菌根真菌对滇重楼根系活力及药材化学成分的影响. *华西药学杂志*, 2021, 36(5): 510-515.
- [39] Leigh J, Hodge A, Fitter A H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *The New Phytologist*, 2009, 181(1): 199-207.
- [40] 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.
- [41] Guhr A, Marzini C, Borken W, Poll C, Matzner E. Effect of water redistribution by two distinct saprotrophic fungi on carbon mineralization and nitrogen translocation in dry soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 103: 380-387.
- [42] Calvet C, Pera J, Barea J M. Growth response of marigold (*Tagetes erecta* L.) to inoculation with *Glomus mosseae*, *Trichoderma aureoviride* and *Pythium ultimum* in a peat-perlite mixture. *Plant and Soil*, 1993, 148(1): 1-6.
- [43] VanZomerem C M, Bhomia R K, Tfaily M M, Inglett K S, Cooper W T, White J R, Reddy K R. Influence of vegetation on soil organic nitrogen composition and mineralization in a subtropical wetland. *Ecological Engineering*, 2024, 200: 107186.
- [44] 陈颖, 贺学礼, 山宝琴, 赵丽莉. 荒漠油蒿根围 AM 真菌与球囊霉素的时空分布. *生态学报*, 2009, 29(11): 6010-6016.
- [45] He Y J, Cornelissen J H C, Wang P P, Dong M, Ou J. Nitrogen transfer from one plant to another depends on plant biomass production between conspecific and heterospecific species via a common arbuscular mycorrhizal network. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(9): 8828-8837.
- [46] 赵蕾, 盖爽爽, 郑生猛, 胡亚军, 刘华英, 何寻阳. 季节与小生境对喀斯特灌丛土壤丛枝菌根真菌群落的影响. *农业现代化研究*, 2019, 40(5): 870-877.
- [47] Zangaro W, Lescano L E A M, Matsuura E M, Rondina A B L, Nogueira M A. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and exotic grasses differentially affect the establishment of seedlings of early- and late-successional woody species. *Applied Soil Ecology*, 2018, 124: 394-406.
- [48] 何跃军, 钟章成. 喀斯特土壤上香樟幼苗接种不同 AM 真菌后的耐旱性效应. *植物研究*, 2011, 31(5): 597-602, 622.
- [49] 梁艺凡, 万晓华, 桑昌鹏, 王民煌, 林宇, 黄志群. 滨海防护林土壤氮组分对凋落物和根系去除的响应. *森林与环境学报*, 2019, 39(2): 127-134.
- [50] 杨万勤, 王开运. 土壤酶研究动态与展望. *应用与环境生物学报*, 2002, 8(5): 564-570.
- [51] 黄雨轩, 李晓跃, 张林平, 林宇岚, 吴斐, 张扬, 胡冬南. 油茶根际 AM 真菌群落对不同季节、土层和品种的反应. *中南林业科技大学学报*, 2023, 43(1): 84-95.
- [52] Azcón R, Rodríguez R, Amora-Lazcano E, Ambrosano E. Uptake and metabolism of nitrate in mycorrhizal plants as affected by water availability and N concentration in soil. *European Journal of Soil Science*, 2008, 59(2): 131-138.

- [53] 陈永成, 李肖, 蔡宜东, 郭志国, 张凡凡, 马春晖. 昆仑山沙区旱作紫花苜蓿根际/非根际土壤理化性质及真菌群落特征. 草业科学, 2023, 40(5): 1232-1242.
- [54] 胡宁, 马志敏, 蓝家程, 伍宇春, 傅瓦利, 袁红, 娄露玲. 石漠化区植被恢复过程凋落叶分解特征及其对土壤有机碳/氮的影响——以重庆中梁山为例. 中国岩溶, 2016, 35(5): 539-549.
- [55] 段嘉靖. 丛枝菌根真菌和外生菌根真菌对凋落物分解及腐生微生物的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2022.
- [56] Cheng Y L, Xu X, Zhang Y, Gu X D, Nie H J, Zhu L. Intercropping of *Echinochloa frumentacea* with leguminous forages improves hay yields, arbuscular mycorrhizal fungi diversity, and soil enzyme activities in saline-alkali soil. *Agronomy*, 2023, 13(9): 2356.
- [57] 韩金吉, 沈小奥, 杨帆, 王非, 覃崇源, 邹东言, 胡千怡, 蔺吉祥, 王竞红. 丛枝菌根真菌(AMF)介导植物矿质元素吸收机制的研究进展. 草地学报, 2023, 31(6): 1609-1621.
- [58] 孙佳琦, 曹文琪, 冷平生, 胡增辉. 接种4种外生菌根真菌对榲桲幼苗生长、光合及营养元素含量的影响. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(10): 67-74, 101.
- [59] 宋微, 吴小芹, 叶建仁. 6种外生菌根真菌对895杨矿质营养吸收的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2011, 35(2): 35-38.
- [60] 温婷, 吴靖, 蔡军火, 王琼, 姜雪茹, 魏绪英, 萨日娜, 钟良涛. 丛枝菌根真菌对红花石蒜植株及根际土壤养分影响. 江西农业大学学报, 2023, 45(5): 1196-1207.
- [61] Jakhar G L, Sharma P, Sharma K R, Sharma V, Abrol V, Sharma M, Sharma N. Soil bulk density as a soil physical health indicator under different land use systems. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, 18(4): 326.
- [62] 李潮海, 梅沛沛, 王群, 郝四平. 下层土壤容重对玉米植株养分吸收和分配的影响. 中国农业科学, 2007, 40(7): 1371-1378.
- [63] 曹萍麟, 陆梅, 田昆, 吕思彤, 杨洪昇, 姚茜, 李丽萍, 岳海涛. 纳帕海高原湿地不同干扰强度下土壤真菌的分布格局. 植物生态学报, 2014, 38(11): 1166-1173.
- [64] 黄金, 肖信锦, 王慧娟, 孙雪菲, 邓扬悟. AM真菌对离子型稀土矿山废弃地土壤修复改良效果研究. 植物营养与肥料学报, 2023, 29(1): 132-141.
- [65] 马雪珍. 南亚热带典型乡土阔叶人工林土壤微生物量氮、可溶性氮及活性有机碳研究[D]. 南宁: 广西大学, 2016.
- [66] 李子密. 不同土地利用方式对有机氮组分的影响[D]. 金华: 浙江师范大学, 2019.
- [67] 宋世威, 葛体达, 季凯莉, 黄丹枫. 无机氮和氨基酸态氮对甜瓜幼苗生长和氮素吸收的影响. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2008, 26(5): 398-402.
- [68] 杨国, 卢可, 朱高樑, 潘敏昕, 董丽佳, 罗洁, 莫亿伟. 丛枝菌根真菌摩西球囊霉对铜胁迫下白术幼苗光合特性及抗氧化酶活性的影响. 植物生理学报, 2018, 54(4): 618-626.
- [69] 杨雪, 曹霞, 白冰, 袁艳娜, 张宁, 谢洋, 武春成. 根施生物炭对设施连作土壤氮素转化及黄瓜幼苗根系氮代谢的影响. 应用生态学报, 2024, 35(3): 713-720.
- [70] 杜宣瑾, 朱源, 张露, 贾婷, 刘玮, 马际凯. 接种丛枝菌根真菌对毛红椿幼苗生长及抗旱性的影响. 森林与环境学报, 2024, 44(1): 71-78.
- [71] 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.
- [72] 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.
- [73] Jin H R, Liu J, Liu J, Huang X W. Forms of nitrogen uptake, translocation, and transfer via arbuscular mycorrhizal fungi: a review. *Science China Life Sciences*, 2012, 55(6): 474-482.