

涂龙平, 邹孜恒, 王金阳, 刘树伟, 韩召强, 邹建文. 微生物菌剂对茶园土壤 N_2O 排放的影响及其驱动机制[J]. 土壤学报, 2026,

TU Longping, ZOU Ziheng, WANG Jinyang, LIU Shuwei, HAN Zhaoqiang, ZOU Jianwen. Effects of Microbial Inoculants on N_2O Emissions from Tea Plantation Soils and Their Driving Mechanisms[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

微生物菌剂对茶园土壤 N_2O 排放的影响及其驱动机制 *

涂龙平¹, 邹孜恒², 王金阳^{1, 3, 4}, 刘树伟^{1, 3, 4}, 韩召强^{1, 3, 4†},
邹建文^{1, 3, 4}

(1. 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 211800; 2. 南京农业大学生命科学学院, 南京 210095; 3. 江苏省低碳农业与温室气体减排重点实验室, 南京 211800; 4. 农业农村部东南沿海农业绿色低碳重点实验室, 南京 211800)

摘要: 过量化肥施用导致茶园酸性土壤成为氧化亚氮(N_2O)排放的热点, 筛选其减排管理措施意义重大。微生物菌剂可调控氮循环微生物以减少土壤 N_2O 排放, 但目前关于茶园土壤 N_2O 产生途径与排放强度对微生物菌剂施用的响应尚不清楚。本研究通过室内培养实验, 结合 $\delta^{18}\text{O}$ ($\text{N}_2\text{O}/\text{H}_2\text{O}$) vs. $\delta^{15}\text{N}^{\text{SP}}$ 双同位素混合模型, 探究芽孢杆菌和哈茨木霉菌添加对我国不同气候区 7 个典型茶园土壤 N_2O 排放的影响及其过程驱动机制。结果表明, 细菌反硝化和硝化细菌反硝化作用是茶园土壤 N_2O 产生的主导途径。添加芽孢杆菌和哈茨木霉菌分别可使茶园土壤 N_2O 排放量平均降低 48.6% 和 23.5%。这两种菌剂均能通过提高土壤 pH、增加由 *nosZ* 基因丰度介导的 N_2O 还原过程以及抑制真菌反硝化过程等共同机制, 实现茶园土壤 N_2O 的减排。此外, 芽孢杆菌的添加还可显著降低氨氧化细菌(AOB)基因丰度, 从而抑制硝化过程引起的 N_2O 排放。综上所述, 施用微生物菌剂是减少茶园土壤 N_2O 排放的有效途径。研究结果可为制定我国茶园土壤 N_2O 减排的施肥管理策略提供数据支持, 并为微生物菌剂在茶园土壤中的推广应用提供科学依据。

关键词: 茶园土壤; 氧化亚氮; 微生物菌剂; 氮循环; 全球变化

中图分类号: S158.3

文献标志码: A

Effects of Microbial Inoculants on N_2O Emissions from Tea Plantation Soils and Their Driving Mechanisms

TU Longping¹, ZOU Ziheng², WANG Jinyang^{1,3,4}, LIU Shuwei^{1,3,4}, HAN Zhaoqiang^{1,3,4†}, ZOU Jianwen^{1,3,4}

(1. College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 211800, China; 2. College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3. Jiangsu Key Laboratory of Low Carbon Agriculture and GHGs Mitigation, Nanjing 211800, China; 4. Key Laboratory of Low-carbon and Green Agriculture in Southeastern China,

* 国家自然科学基金项目(42407472)和江苏省自然科学基金项目(BK20241557)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 42407472) and the Natural Science Foundation of Jiangsu Province, China (No. BK20241557)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zqhan@njau.edu.cn

作者简介: 涂龙平(2000—), 女, 安徽安庆人, 硕士研究生, 主要从事农业碳中和领域研究。E-mail: 2023803203@stu.njau.edu.cn

收稿日期: 2026-02-28; 收到修改稿日期: 2026-07-15; 网络首发日期(www.cnki.net): 2026-09-

Abstract: 【Objective】 The excessive application of chemical fertilizers has turned tea plantation soils into hotspots for nitrous oxide (N_2O) emissions in China's agricultural systems. Therefore, identifying and optimizing farmland management strategies that effectively mitigate N_2O emissions from tea plantation soils is of great importance for greenhouse gas reduction in both China and the world. Microbial inoculants show considerable potential for reducing N_2O emissions from agricultural soils by modulating soil microbial communities and influencing the activity of N-cycle functional genes. However, how N_2O emission pathways and intensities in tea plantation soils respond to the application of microbial inoculants remains poorly understood. 【Method】 In this study, the effects of *Bacillus* and *Trichoderma harzianum* inoculants on N_2O emissions and their underlying process-driven mechanisms in seven typical tea plantation soils collected from different climatic regions across China were investigated. The investigation was conducted through laboratory incubation experiments combined with a $\delta^{18}\text{O}$ ($\text{N}_2\text{O}/\text{H}_2\text{O}$) versus $\delta^{15}\text{N}^{\text{SP}}$ dual-isotope mixing model. 【Result】 The results showed that bacterial denitrification and nitrifier denitrification were the dominant pathways for N_2O production in the tea plantation soils. Addition of *Bacillus* and *T. harzianum* reduced N_2O emissions from the tea plantation soils by an average of 48.6% and 23.5%, respectively. Both inoculants reduced N_2O emissions through shared mechanisms, including increasing soil pH, enhancing N_2O reduction via *nosZ*-mediated activity, and inhibiting fungal denitrification. Moreover, *Bacillus* addition significantly reduced the gene abundance of ammonia-oxidizing bacteria (AOB), thereby suppressing N_2O emissions from the nitrification process. 【Conclusion】 In conclusion, the application of microbial inoculants is an effective strategy for mitigating N_2O emissions from tea plantation soils. The findings of this study provide data to support the development of fertilization management strategies aimed at reducing N_2O emissions from tea plantation soils in China, and offer scientific guidance for promoting the application of microbial inoculants in tea plantation soil management.

Key words: Tea plantation soils; N_2O ; Microbial inoculant; Nitrogen cycle; Global change

氧化亚氮 (N_2O) 作为大气环境中重要的痕量气体, 不仅可以直接导致温室效应, 还能通过破坏臭氧层间接导致辐射强迫增加, 是备受社会关注的大气环境污染物^[1-2]。《2025 年世界气象组织温室气体公报》中指出, 2024 年全球大气中 N_2O 平均浓度已达到工业化前水平的 1.25 倍。氮肥施用引起的农业土壤 N_2O 直接和间接排放是大气 N_2O 的重要来源, 对全球人为 N_2O 总排放的贡献率高达 52%^[3]。随着 N_2O 减排的国际压力剧增以及国内“双碳”目标的深入推进, 探究农业土壤 N_2O 有效的减排策略已成为农业科学领域重要的研究命题。

2024 年我国茶园种植面积为 344.9 万 hm^2 、茶叶产量为 373.7 万 t, 均居全球首位^[4]。由于氮是促进茶叶中茶氨酸合成的主要元素, 高氮肥投入已经成为茶农获取高品质茶叶的重要途径^[5]。据统计, 目前我国茶园年平均施氮量为 491 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 且有 30% 的茶园存在化肥过量施用问题^[6]。由于茶树广泛种植于热带和亚热带地区, 湿热气候下长期过量施肥不仅加剧茶园土壤酸化, 还为茶园土壤 N_2O 产生提供了适宜的条件和充足的氮底物, 使得茶园土壤成为农业领域 N_2O 排放研究关注的热点^[7-8]。因此, 筛选和优化茶园土壤 N_2O 有效减排的农业管理策略对于实现我国温室气体减排具有十分重要的意义。

在茶园土壤 N_2O 减排领域, 现有研究较多关注有机肥替代化肥、添加生物质炭或硝化抑制剂等化学措施^[9-11]。这些研究虽为减少茶园土壤 N_2O 排放提供了重要依据, 但现有措施仍普遍存在减排潜力有限、效果差异大且持续性不足等问题^[12-13]。微生物菌剂施用作为一种环境友好型的农田管理措施, 不仅能减少因化肥不当使用引发的土壤酸化、板结和水体富营养化等问题, 还可改善土壤理化性质与结构、促进养分循环、优化微生物组成, 进而提升作物产量与品质^[14-16]。近年研究进一步表明, 微生物菌剂在降低土壤 N_2O 排放方面亦具潜力。例如, 课题组前期工作发现, 添加贝莱斯芽孢杆菌 *Bacillus velezensis* SQR9 可以通过靶向抑

制真菌反硝化和促进细菌完全反硝化显著降低菜地土壤 N_2O 排放^[17]。Xu 等^[18]报道木霉添加可通过提高 *nosZ* 基因丰度使茶园土壤 N_2O 排放降低 67.6%。Meta 分析显示,施用微生物菌剂后,农田土壤 N_2O 排放量可平均减少 29.8%^[19]。尽管微生物菌剂在减少农田土壤 N_2O 排放方面已取得一定研究进展,但目前仍处于从表观验证向大规模应用过渡的关键阶段。样本量有限、减排效果差异大和过程机制不清仍是制约微生物菌剂在农田土壤中应用的核心瓶颈。因此,为明确微生物菌剂调控茶园土壤 N_2O 排放的内在机制与减排潜力,有必要系统开展不同区域茶园在菌剂施用条件下土壤理化性质、硝化和反硝化途径、功能微生物活性及其与 N_2O 排放关系的综合研究。

因此,本研究采集我国不同气候区 7 个典型茶园土壤,通过室内培养实验,探究芽孢杆菌(细菌)和哈茨木霉菌(真菌)等不同类型菌剂添加对 N_2O 排放通量和排放强度的影响。利用 $\delta^{18}\text{O}$ ($\text{N}_2\text{O}/\text{H}_2\text{O}$) vs. $\delta^{15}\text{N}^{\text{SP}}$ 双同位素混合模型探究了不同菌剂添加对茶园土壤 N_2O 产生和还原主要微生物过程的影响,并结合土壤理化性质和功能微生物活性的测定,系统评估茶园土壤 N_2O 排放对微生物菌剂添加的响应及其相关驱动机制。该研究有助于深化我们对茶园土壤氮循环过程的认识,科学评估微生物菌剂对茶园土壤 N_2O 的减排潜力,对于实现茶产业经济绿色低碳发展具有十分重要的意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与土壤采集

本研究中的茶园土壤采自中国 7 个主要产茶省份(表 1):山东省青岛市(SD; 36°22'N, 120°40'E)、浙江省杭州市(ZJ; 29°11'N, 119°21'E)、福建省福安市(FJ; 27°13'N, 119°34'E)、湖北省宜昌市(HB; 30°58'N, 111°18'E)、河南省信阳市(HeN; 32°00'N, 113°30'E)、安徽省六安市(AH; 31°19'N, 117°00'E)和湖南省娄底市(HN; 27°30'N, 111°01'E)。所有茶园的施肥制度均为当地传统模式,每年施氮量约为 300 kg·hm⁻²。每个采样点设置一个 20 m × 20 m 的样方,去除土壤表面凋落物后于 2023 年 9 月利用五点采样法采集表层土样(0~20 cm),混匀带回实验室过 2 mm 筛备用。不同采样点土壤初始理化性质见表 1。

表 1 采样点地理位置与土壤初始理化性质

Table 1 Geographical locations of sampling points and initial soil physicochemical properties

采样点 Sampling site	pH	全碳 TC/ (g·kg ⁻¹)	全氮 TN/ (g·kg ⁻¹)	可溶性有机 碳 DOC/ (mg·kg ⁻¹)	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N/ (mg·kg ⁻¹)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/ (mg·kg ⁻¹)	黏粒 Clay/ %	粉粒 Silt/ %	砂粒 Sand/ %
SD	5.21	17.15	1.76	90.28	14.01	23.78	2.10	29.09	68.81
ZJ	5.33	25.30	2.77	113.67	21.52	26.50	13.60	73.93	12.47
FJ	3.77	13.14	1.33	33.94	14.46	17.70	9.85	76.05	14.10
HB	5.79	52.47	4.57	454.41	38.22	51.09	9.47	75.10	15.43
HeN	5.41	22.00	2.49	64.29	15.10	33.12	4.14	37.70	58.16
AH	4.32	13.08	1.58	79.55	11.60	17.46	9.88	62.28	27.84
HN	5.48	0.36	0.16	23.46	13.26	19.72	6.16	77.48	16.36

注: SD, ZJ, FJ, HB, HeN, AH 和 HN 分别代表山东、浙江、福建、湖北、河南、安徽和湖南。Note: SD, ZJ, FJ, HB, HeN, AH and HN represent Shandong, Zhejiang, Fujian, Hubei, Henan, Anhui and Hunan Province, respectively.

1.2 试验设计

每个地区茶园土壤设置 3 个处理: 仅添加尿素溶液作为对照(CK)、添加尿素溶液+芽孢杆菌菌剂(BOF)、添加尿素溶液+木霉菌剂(TOF)。每个处理设 12 个重复供气体采集与

土壤破坏性采样。正式培养开始前,所有样品均进行预培养以活化土壤微生物。具体步骤为:称取相当于 20 g 干土重的新鲜土样置于 250 mL 锥形瓶中,调节土壤含水量至 50%田间持水量(WHC),随后置于 25 °C 黑暗环境中预培养 7 d。预培养结束后进行尿素溶液与菌剂添加。所有处理均按每千克干土 200 mg 氮的量添加尿素溶液。此外,分别称取 1.0 g 芽孢杆菌和哈茨木霉菌原粉,加入 80 mL 无菌水,定容至 100 mL,获得 1×10^7 CFU·mL⁻¹ 的浓度的 BOF 和 TOF。利用移液管精准吸取 2 mL 菌液均匀滴洒至对应处理锥形瓶的土壤表层。随后将土壤含水量统一调节至 60% WHC,用封口膜覆盖瓶口并扎孔以维持好氧条件。将所有锥形瓶置于 25 °C 黑暗培养箱中持续培养,期间每 2~3 天称重补水以保持水分稳定。

1.3 N₂O 通量和累积排放量的测定

分别在正式培养的第 1、3、5、7、11、17、25、35 和 40 天收集气体样品进行 N₂O 排放通量的测定。收集气体样品前,取下锥形瓶上的封口膜通风 10 min,吹扫锥形瓶中的气体。再利用带有三通阀的橡胶塞密封锥形瓶的瓶口,连接 20 mL 注射器,反复推拉注射器活塞以混匀瓶中气体后,采集 20 mL 气体样品。然后关闭三通阀,密封 2 h 后,再采集一次瓶中气体样品。采集完样品后,移除橡胶塞,令锥形瓶重新通风并用封口膜覆盖扎孔,然后放回培养箱。

使用气相色谱仪(Agilent 7890A)测定 N₂O 浓度。N₂O 检测器为电子捕获检测器(ECD),气相色谱的柱温和检测器温度分别为 50 和 330 °C。N₂O 通量基于 0 h 和 2 h 之间的浓度差异计算。2 h 内测得的 N₂O 通量代表采样日的平均通量^[20]。累积 N₂O 排放量(E)通过累加整个培养期间所有时间间隔的 N₂O 排放量计算,两个采样日之间的 N₂O 排放量通过平均 N₂O 通量乘以时间间隔计算^[20]。

1.4 N₂O 产生途径和还原比例划分

利用同位素异位体法中的 3DI 模型和 SP/O Map 模型,以量化微生物产生途径对 N₂O 排放的相对贡献以及 N₂O 还原比例^[21-22]。将 N₂O 排放峰值期采集的气体样品及实验室背景空气送往中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所利用同位素质谱仪(IRMS, Isoprime 100)测定气体样品和背景空气中的 N₂O 同位素特征值,包括 $\delta^{15}\text{N}^{\text{bulk}}$, $\delta^{15}\text{N}^{\alpha}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$, 计算公式如下^[23]:

$$\begin{aligned}\delta^{15}\text{N}^i &= \frac{5^{15}\text{N}_{\text{sample}}^i}{5^{15}\text{N}_{\text{standard}}^i} - 1 (i = \text{bulk}, \alpha, \text{ or } \beta) \\ \delta^{18}\text{O} &= \frac{0^{18}\text{O}_{\text{sample}}}{0^{18}\text{O}_{\text{standard}}} - 1 \\ \delta^{15}\text{N}^{\text{bulk}} &= \frac{\delta^{15}\text{N}^{\alpha} + \delta^{15}\text{N}^{\beta}}{2} \\ \delta^{15}\text{N}^{\text{sp}} &= \delta^{15}\text{N}^{\alpha} - \delta^{15}\text{N}^{\beta}\end{aligned}$$

式中, $^{15}\text{N}^i$ 和 ^{18}O 分别表示 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 和 $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ 的比值。 δ 值表示相对于大气中的空气-氮气(^{15}N)和维也纳标准水(VSMOW, ^{18}O)的相对标准偏差(‰)。 $^{15}\text{N}^{\alpha}$ 和 $^{15}\text{N}^{\beta}$ 分别表示 N₂O 分子中的中心位点($^{14}\text{N}-^{15}\text{N}-^{16}\text{O}$)和末端位点($^{15}\text{N}-^{14}\text{N}-^{16}\text{O}$)的 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 比值。 $^{15}\text{N}^{\text{bulk}}$ 表示两个 N 原子上 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 比值的平均值。 $^{15}\text{N}^{\text{sp}}$ 代表 N₂O 分子内部两个氮原子之间 ^{15}N 同位素的差值。

气体样品中的 N₂O 同位素特征值反映了土壤排放的 N₂O 与背景空气中 N₂O 的混合效应。因此,为准确表征土壤源 N₂O 的同位素特征值,应依据质量守恒原则对测得值进行校正^[24]。

在 3DI 模型中^[25],结合同位素特征值定量解析硝化作用(ni)、硝化细菌反硝化(nD)、细菌反硝化(bD)和真菌反硝化(fD)这四种主要微生物途径对 N₂O 产生的相对贡献,并评估 N₂O 还原比例^[26]。本研究分别考虑了 N₂O 混合与还原的两种情景假设:(1)先还原后

混合,即由细菌反硝化产生的 N_2O 先部分还原成 N_2 , 剩余未还原的 N_2O 与其他途径产生的 N_2O 混合; (2) 先混合后还原, 即各个途径产生的 N_2O 先混合, 而后部分 N_2O 还原为 N_2 。在该模型中, 利用马尔可夫链蒙特卡罗算法的稳定同位素分馏与混合评估方法来评估微生物途径对 N_2O 产生的贡献及 N_2O 还原比例^[27]。

在 SP/O Map 模型中^[21], 硝化作用和真菌反硝化作用, 两者均具有较高的 $\delta^{15}\text{N}^{\text{SP}}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 值, 被归为同一组 (Ni/fD); 细菌反硝化作用和硝化细菌反硝化作用, 两者均具有较低的 $\delta^{15}\text{N}^{\text{SP}}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 值, 被归为另一组 (bD/nD)。该模型中, 计算 N_2O 产生途径贡献以及 N_2O 还原比例时也分别考虑了 N_2O 混合与还原的两种情景假设, 具体方法参考先前的研究^[21]。

1.5 土壤理化性质和功能基因丰度的测定

分别在正式培养的第 1、7、21 和 35 天进行破坏性采样, 收集土壤样品以测定土壤 pH、铵态氮 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$)、硝态氮 ($\text{NO}_3^-\text{-N}$) 以及 DOC 含量。土壤 pH 采用复合玻璃电极 (PH3-SC mv/pH detector, 中国) 测定, 土水比为 1 : 2.5 (w/v)。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 用 $2\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 KCl 溶液 (1 : 5, w/v) 提取, 采用连续流动分析仪 (SANPlus System, Skalar, 荷兰) 测定。土壤可溶性有机碳 (DOC) 用超纯水浸提后, 采用 TOC 分析仪 (TOC-VCPH, Shimadzu, kyoto, 日本) 测定。初始土壤理化性质中, 土壤质地采用激光粒度分析仪 (Mastersizer 3000+) 测定, 土壤全碳 (TC) 和全氮 (TN) 含量采用元素分析仪 (multi EA 5000, 德国) 测定。

每份样品称取 0.25 g 新鲜土壤, 使用 DNA 提取试剂盒 (Power Soil DNA Isolation kit), 严格按照试剂盒操作手册步骤提取土壤样品 DNA。DNA 样品采用实时荧光定量 PCR (qPCR) 对氮循环有关功能基因进行定量分析。qPCR 反应采用 SYBR® Premix Ex Taq™ 试剂盒 (Takara 生物技术, 中国), 目标基因包括硝化过程功能基因 (AOB-*amoA* 和 AOA-*amoA*), 以及反硝化过程功能基因 (Bacteria-*nirK*、Fungi-*nirK*、*nirS* 和 *nosZ*)。qPCR 标准曲线按照 MiniBEST Plasmid Purification Kit (Takara, 日本) 试剂盒说明书制备。

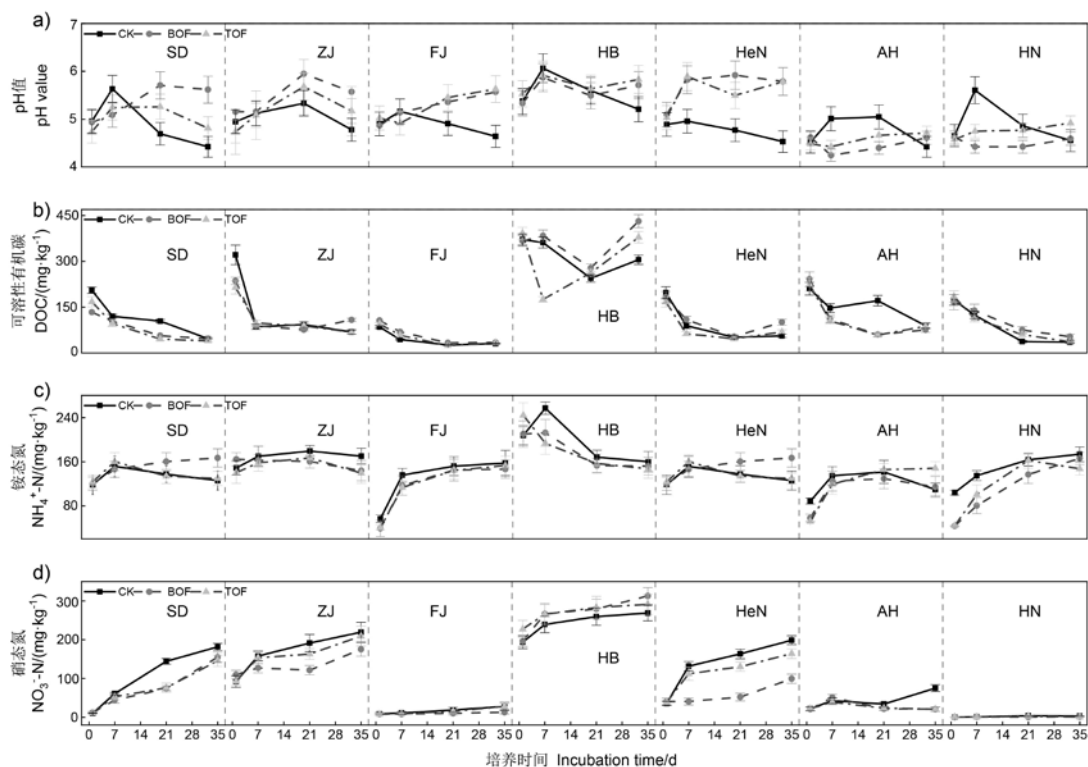
1.6 统计分析

所有测定结果均以烘干土重为基准进行标准化处理, 功能基因的拷贝数采用对数转换后计算。使用 IBM SPSS 软件通过单因素方差分析 (ANOVA) 检验不同地区茶园土壤各处理间 pH、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、DOC 以及功能基因丰度的显著性差异。在 R 软件 (版本 4.4.1) 中利用 “ggplot2” 和 “dplyr” 包进行 SP/O Map 同位素模型的建立, 在 Origin 2021 软件中进行 3DI 模型的建立。

2 结果

2.1 土壤理化性质的动态变化

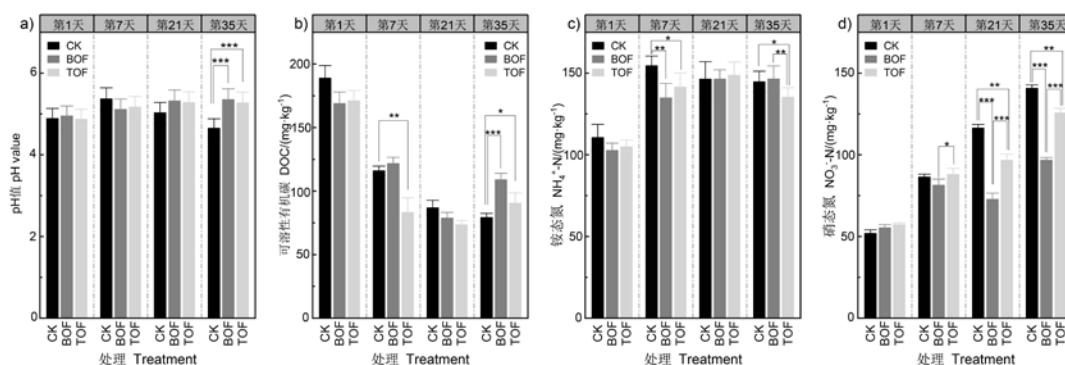
不同培养时期土壤的 pH、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 DOC 含量变化见图 1 和图 2。总体而言, 微生物菌剂在培养期间显著改变了土壤的理化性质。在整个试验周期内, BOF 与 TOF 处理的土壤 pH 整体上均高于 CK 处理 (图 1a)。至 35 d 时, 两种菌剂处理均显著提高了土壤 pH, 与 CK 的差异均达到极显著水平 ($P < 0.001$; 图 2a)。随着培养时间的延长, 所有处理茶园土壤中 DOC 含量不断下降。在培养的第 7 天, TOF 处理土壤中 DOC 含量较 CK 处理显著降低 ($P < 0.01$; 图 1b), 而在第 35 天, BOF 和 TOF 处理的 DOC 含量显著高于 CK (BOF: $P < 0.001$; TOF: $P < 0.05$; 图 2b)。BOF 和 TOF 处理培养 7 d 显著降低了茶园土壤中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量 (BOF: $P < 0.01$; TOF: $P < 0.05$; 图 2c), 且在 35 d 的 BOF 土壤中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量显著高于 TOF ($P < 0.01$)。所有处理土壤的 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量在培养期间含量均有所增加, 且在 21 d 和 35 d, BOF 和 TOF 的 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量均显著低于 CK ($P < 0.01$)。



注：图中的误差线为标准差（SD， $n = 21$ ）。Note: The error bars in the figure represent the standard deviation (SD, $n = 21$).

图 1 培养期间土壤理化性质动态变化

Fig. 1 Dynamics of soil physical and chemical properties during the cultivation period



注：图中的误差线为标准误（SE， $n = 21$ ）。*表示 $P < 0.05$ ，**表示 $P < 0.01$ ，***表示 $P < 0.001$ 。Note: The error bars in the figure represent the standard error (SE, $n = 21$). *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$.

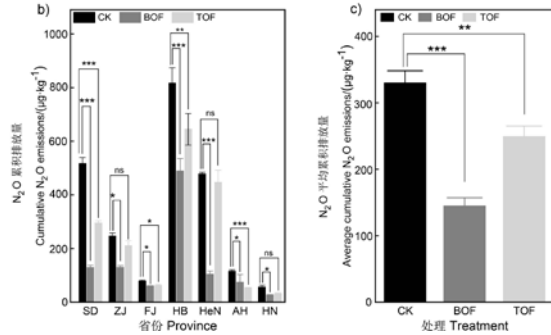
图 2 培养期间不同处理土壤 pH (a)、DOC 含量 (b)、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量 (c) 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量 (d) 变化

Fig. 2 Dynamics of soil pH (a), DOC content (b), $\text{NH}_4^+\text{-N}$ content (c), and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ content (d) under different treatments the cultivation period

2.2 土壤 N_2O 排放

培养试验期间土壤 N_2O 排放通量的动态变化如图 3a，各处理的 N_2O 排放通量均随时间呈现先升高后降低的趋势，并在 10 d 左右达到峰值。其中，CK 处理的排放峰值最高，BOF 和 TOF 的峰值均显著低于 CK，且 BOF 的排放通量略低于 TOF。峰值过后， N_2O 排放通量迅速下降，期间虽有小幅波动，但至 40 d 左右均逐渐降至接近零的水平。培养期间 N_2O 累积排放量结果表明（图 3b），与 CK 相比，BOF 和 TOF 处理在不同地区的茶园土壤中均

表现出减排效果,且在多数土壤中 BOF 的减排潜力更大(图 3b)。总体而言,相较于 CK, BOF 和 TOF 处理分别显著降低了 48.6%和 23.5%的 N_2O 累积排放量(BOF: $P < 0.001$; TOF: $P < 0.01$; 图 3c)。



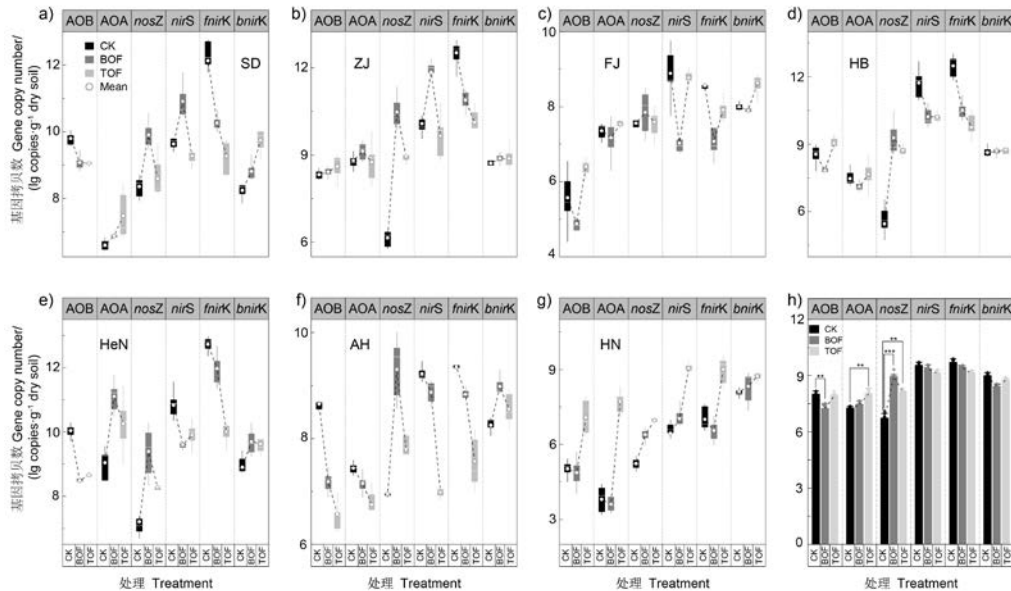
注: 图中误差线为标准误差 (SE, a 和 b: $n = 3$, c: $n = 21$)。*表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$, ***表示 $P < 0.001$ 。Note: Error bars indicate the standard error (SE, a 和 b: $n = 3$, c: $n = 21$). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

图 3 茶园土壤 N_2O 排放动态变化 (a)、累积排放量 (b) 以及平均累积排放量 (c)

Fig. 3 Temporal dynamics of soil N_2O emissions (a), cumulative emissions (b), and average cumulative emissions (c) from different sampling sites in various treatments

2.3 土壤氮循环功能基因丰度

通过 qPCR 技术与土壤 N_2O 排放相关的氮循环功能基因,可以看出,微生物菌剂处理显著影响了功能基因的丰度(图 4)。与 CK 处理相比,BOF 处理显著降低了 AOB-*amoA* 基因的丰度 ($P < 0.001$; 图 4h),同时提高了 *nosZ* 基因的丰度 ($P < 0.001$);此外, *nirS*、真菌和细菌 *nirK* 的基因丰度也呈下降趋势。TOF 处理虽然显著提高了 *nosZ* 基因的相对丰度 ($P < 0.01$),但同时也显著提高了 AOA-*amoA* 基因的相对丰度 ($P < 0.01$)。 *nirS* 和真菌 *nirK* 基因的相对丰度在 TOF 处理中也有所下降。



注: 图中的误差线为标准误差 (SE, $n = 21$)。*表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$, ***表示 $P < 0.001$ 。Note: The error bars in the figure represent the standard error (SE, $n = 21$). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

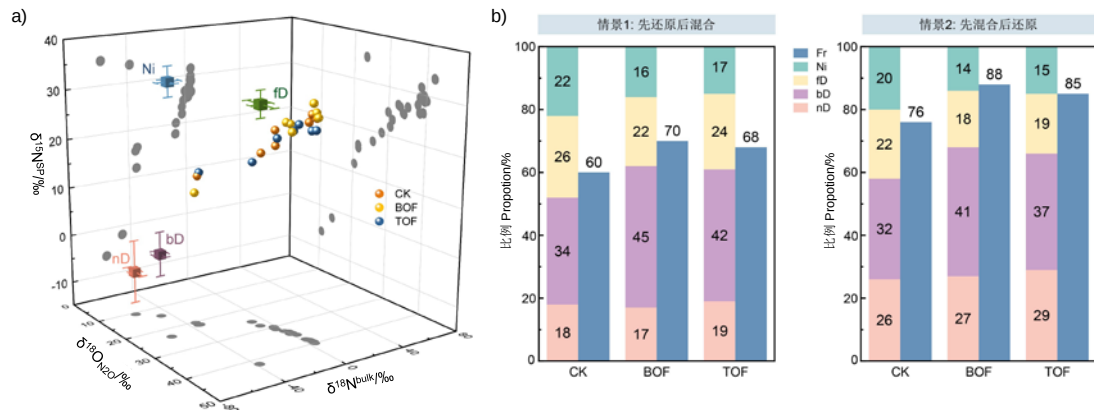
图 4 各地点不同处理茶园土壤氮循环功能基因丰度

Fig. 4 Abundance of functional genes involved in nitrogen cycling in tea plantation soils varies at different locations

2.4 土壤 N_2O 产生途径的贡献及还原比例

采用 3DI 模型与 SP/O Map 模型定量解析茶园土壤 N_2O 产生途径的相对贡献及 N_2O 还

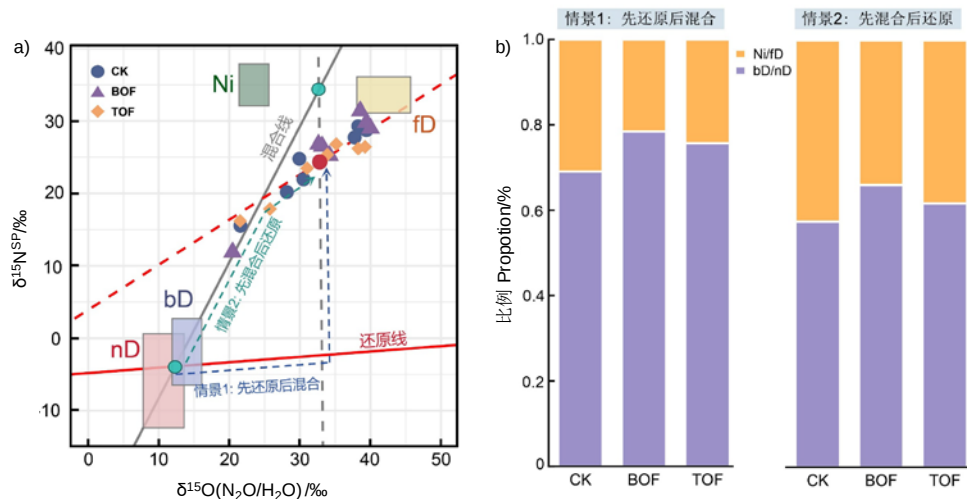
原比例(图5和图6)。总体而言,微生物菌剂显著改变了 N_2O 的产生途径贡献与还原比例,且在情景1(先还原后混合)与情景2(先混合后还原)中呈现一致的变化趋势。3DI模型结果表明,细菌反硝化是 N_2O 产生的主要来源,其次为硝化细菌反硝化、真菌反硝化与硝化作用。与CK相比,BOF和TOF处理均抑制了硝化作用对 N_2O 排放的贡献,且提高了细菌反硝化的贡献并降低了真菌反硝化的贡献,并显著提高了 N_2O 的还原比例(图5)。SP/O Map模型分析进一步显示(图6),细菌反硝化/硝化细菌反硝化作用是茶园土壤 N_2O 产生的主导途径。在该模型中,BOF与TOF处理降低了硝化作用/真菌反硝化作用对 N_2O 排放的贡献,表明两种模型在评估土壤 N_2O 产生途径的相对贡献与还原比例方面具有良好的一致性。



注: Ni、fD、bD和nD分别表示硝化作用、真菌反硝化作用、细菌反硝化作用和硝化细菌反硝化作用。Fr表示 N_2O 还原比例。Ni、fD、bD和nD过程的 $\delta^{15}\text{N}^{\text{bulk}}$ 、 $\delta^{15}\text{N}^{\text{sp}}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 的端元值范围,参考先前的研究^[28],fD、bD和nD过程的 $\delta^{18}\text{O}$ 端元范围已依据土壤水的 $\delta^{18}\text{O}$ 进行校正。Note: Ni, fD, bD, and nD represent nitrification, fungal denitrification, bacterial denitrification, and nitrifier denitrification, respectively. Fr represents the N_2O reduction ratio. The end-member value ranges of $\delta^{15}\text{N}^{\text{bulk}}$, $\delta^{15}\text{N}^{\text{sp}}$ and $\delta^{18}\text{O}$ for the Ni, fD, bD and nD processes have been corrected based on the $\delta^{18}\text{O}$ of soil water^[28].

图5 3DI模型图(a)及 N_2O 产生途径的贡献与还原比例(b)

Fig. 5 3DI model (a) and the contributions of N_2O production pathways and the reduction ratio of N_2O (b)



注: 红线表示 N_2O 还原线。蓝色虚线箭头表示情景1,绿色虚线箭头表示情景2。Note: The red line indicates the N_2O reduction pathway. The blue dotted arrow represents Case 1, while the green dotted arrow denotes Case 2.

图6 SP/O Map模型图(a)及 N_2O 产生途径的贡献与还原比例(b)

Fig. 6 SP/O Map (a) and the contributions of production pathways and the reduction ratio of N_2O (b)

3 讨论

3.1 芽孢杆菌和哈茨木霉菌减少茶园土壤 N_2O 排放的共同机制

两种菌剂在培养中后期均显著提高了土壤 pH，尤其在 35 d，BOF 和 TOF 处理土壤 pH 分别提高了 15% 和 13%（图 2a），这可能是菌剂代谢活性的直接体现。研究表明，芽孢杆菌具有双向调节 pH 的能力，即在酸性条件下芽孢杆菌可大量富集碱性代谢产物（如月桂胺），而在碱性条件下则分泌更多的酸性代谢产物（如有机酸），以此将土壤 pH 调节至最有力的中性范围^[29]。此外，Vitale 等^[30]的研究揭示，在营养丰富的条件下，哈茨木霉也表现出先酸化后碱化的双相 pH 响应模式，即初期产酸、后期产碱，其中碱化阶段与孢子形成增强密切相关。在本研究茶园土壤酸性条件下（pH: 3.77~5.79），芽孢杆菌和哈茨木霉菌均可通过代谢有机酸或分泌碱性物质中和土壤 H^+ ，从而缓解酸化^[18, 31]。pH 的升高一方面抑制了对酸敏感的氨氧化细菌（AOB）活性，减少硝化源 N_2O 的产生^[32]；另一方面优化了反硝化微生物群落的活性，特别是提高了对 pH 敏感的细菌反硝化最后一环，即 *nosZ* 基因编码的 N_2O 还原酶活性，为 N_2O 向 N_2 转化创造了必要的化学基础^[33]。此外，菌剂处理后土壤 DOC 含量的升高，可能与菌剂自身代谢产物释放、促进土壤有机质转化或细胞降解有关，为反硝化过程提供了关键的电子供体，进一步驱动 N_2O 还原^[34]。

BOF 和 TOF 均显著提升了 *nosZ* 基因的丰度（平均提升幅度分别为 33% 和 21%），与前文讨论结果一致（pH 升高提高 *nosZ* 基因丰度），这可能是微生物菌剂实现茶园土壤减排的核心机制。此外，菌剂的添加还可能通过资源竞争或分泌信号物质，刺激了具有强 N_2O 还原能力的本土微生物（如部分芽孢杆菌属、假单胞菌属等）的生长，或直接表达了外源菌剂的 *nosZ* 基因^[35]。同时，BOF 和 TOF 分别减少了 12% 和 15% 的真菌 *nirK* 基因丰度，表明菌剂处理可能通过改变碳源构成、引发微生物竞争或产生拮抗物质，特异性抑制了真菌反硝化途径，从而削减了该途径的 N_2O 产量^[17]。基于 3DI 与 SP/O Map 模型的解析一致表明，两种菌剂均系统性地改变了 N_2O 的产生路径：抑制硝化作用贡献，并大幅提升 N_2O 还原比例（Fr 值）（图 5、图 6）。这说明菌剂的核心调控作用并非单纯抑制 N_2O 产生，而是更倾向于将氮流向引导至完全反硝化途径（至 N_2 ），从而在源头上减少 N_2O 的净排放。

3.2 芽孢杆菌和哈茨木霉菌减少茶园土壤 N_2O 排放的差异机制

在硝化过程调控方面，BOF 处理显著降低了 9% 的 AOB 基因丰度（图 4）。芽孢杆菌作为典型的 r-策略微生物，具备快速增殖、高效底物吸收和广谱抗菌产物分泌能力^[36]。其可能通过资源竞争（快速同化 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ；图 2c）与干扰竞争（分泌抗生素、细菌素等）双重机制^[37]，降低硝化作用过程产生的 N_2O 排放（图 5）。相比之下，TOF 处理虽在模型结果中显示硝化贡献下降（图 5），但 AOA 基因丰度反而升高 11%（图 4）。这表明木霉菌对硝化过程的抑制可能并非通过降低 AOA 丰度实现，而是可能通过以下方式：（1）木霉菌强烈的代谢活动改变局部微氧环境，干扰 AOB 关键酶（如氨单加氧酶 AMO）的活性^[38]；（2）分泌特定代谢物（如小分子有机酸、铁载体）化学干扰 AOB 的代谢功能^[39]；（3）对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的竞争性吸收，减少 AOB 可利用的底物（图 2c）；（4）抑制硝化过程的后续步骤（如羟胺氧化至亚硝酸盐）。从生态学角度，这种间接抑制硝化功能基因或酶活性策略的效率和稳定性往往低于直接降低 AOA 或 AOB 的丰度，这可能是 TOF 对 N_2O 的减排潜力低于 BOF 的关键因素之一。

在反硝化路径的调控方面，BOF 在处理后期（21 d 和 35 d）的 NO_3^- 含量显著低于 CK 和 TOF 处理（图 2d），并降低了 *nirS* 与细菌 *nirK* 的基因丰度（图 4）。这表明 BOF 通过底物限制（将 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 有效固定于微生物生物量或转化为其他形态，减少反硝化电子受体）与功能基因压制（抑制将 NO_2^- 还原为 NO 的关键步骤）双重路径，减少反硝化过程中 N_2O 的

产生潜力。此外,虽然 BOF 和 TOF 均提高了土壤中 *nosZ* 的丰度,但 BOF 的提升幅度 ($P < 0.001$) 显著高于 TOF ($P < 0.01$) (图 4)。从群落生态学角度,BOF 可能更有效地塑造了一个有利于完全反硝化细菌富集的微环境,这类细菌通常属于 K-策略或兼性厌氧的竞争优先生物类群,在稳定、富含电子供体的条件下更具竞争优势^[40]。同时,芽孢杆菌本身可能携带高效 *nosZ* 基因拷贝,通过功能补充增强土壤整体的 N_2O 消耗能力^[41]。

TOF 对反硝化上游基因 (*nirS*) 的抑制较弱,其减排更依赖于对 *nosZ* 的中度提升和对硝化过程的间接抑制。整体来看,TOF 的调控链条协同性较差,强度不及 BOF。模型分析进一步印证:BOF 在提升细菌反硝化主导地位、抑制真菌反硝化方面效果更彻底 (图 6)。这可能与两类菌株的生态位构建能力差异有关。芽孢杆菌能通过分泌胞外酶和生物膜形成,改变局部微生境,促进以完全反硝化为主导的细菌群落组装^[42];而木霉菌对真菌反硝化群落的调控可能不够彻底,其作用更偏向于干扰竞争而非资源竞争,导致反硝化路径中仍保留部分由真菌反硝化途径产生或未能被完全还原的 N_2O ^[43]。综上,BOF 通过多靶点、高强度、协同性的调控模式实现了优于 TOF 的减排效果,而 TOF 的调控路径相对单一且间接,效果较弱且不确定性更高。

3.3 研究局限性

需要指出的是,本研究采用的 SP/O Map 模型将 Ni 与 fD 合并为同一分组,这一处理虽有利于简化数据分析,但也可能在一定程度上模糊硝化作用与真菌反硝化作用对 N_2O 排放的相对贡献及其对环境因子的差异化响应。因此,在解读分组结果时应保持审慎,未来研究可结合稳定同位素示踪或选择性抑制剂等方法进一步区分这两条途径。此外,研究表明,异养硝化可能是茶园酸性土壤 N_2O 产生的一个关键过程,其对 N_2O 排放的贡献率可达 41%^[44]。本研究中,所采用的 SP/O Map 模型在方法学上主要依据细菌反硝化、真菌反硝化、硝化细菌反硝化和硝化的不同 SP 特征来区分 N_2O 的来源。因此,该模型未能将硝化贡献进一步分解为自养硝化和异养硝化,这在方法学上是一个需要正视的局限。鉴于异养硝化在茶园土壤中的潜在重要性,未来的研究将致力于融合多种方法以突破当前局限。例如,可以结合 ^{15}N 示踪技术、乙炔抑制法与 SP/O Map 模型,形成一个多技术联用的综合验证体系。这不仅更能更精细地解析菌剂对异养硝化过程的调控效应,也能为揭示其内在机制提供更坚实的多重证据链。

本研究采用室内微宇宙培养实验,在严格控制温度、水分等环境因子的条件下明确了微生物菌剂调控茶园土壤 N_2O 排放的机制潜力。然而,室内培养与田间实际条件存在若干不可忽视的差异,在解读研究结果时应予以充分考虑。首先,室内培养条件下土壤结构保持相对稳定,缺乏田间自然状态下干湿交替、冻融循环等物理扰动,这些过程可显著影响微生物活性与 N_2O 排放通量。其次,培养实验通常排除了植物根系活动的影响,而茶树根系分泌物及根际效应在调控功能微生物群落、竞争氮素养分及介导 N_2O 产生与消耗过程中发挥重要作用。此外,田间条件下气候因子(降水、温度波动、光照等)的时空异质性、土壤动物活动及微生物群落的复杂互作网络,均难以在室内微宇宙体系中完全复现。因此,本研究揭示的菌剂调控机制及减排潜力,需在后续田间原位试验中进一步验证,特别是菌株在复杂田间环境中的定殖能力、功能稳定性及长期减排效果的持续性。

4 结 论

芽孢杆菌菌剂和哈茨木霉菌剂均能通过调控土壤理化性质和氮循环功能微生物活性,显著降低茶园土壤 N_2O 排放。其中 BOF 的减排效果(降幅 48.6%)显著优于 TOF(降幅 23.5%)。芽孢杆菌展现出更高减排潜力,其根本原因在于直接的、多途径的调控策略。而木霉菌则更

偏向于间接调节策略,其对硝化和反硝化上游的调控相对间接且较弱,导致整体减排的效率和通量低于芽孢杆菌。两种菌剂的减排机制既有共同之处,也存在关键差异,其核心在于对土壤氮循环功能微生物活性调控方式与强度的不同。

参考文献 (References)

- [1] Prather M J, Hsu J, DeLuca N M, et al. Measuring and modeling the lifetime of nitrous oxide including its variability[J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2015, 120(11): 5693-5705.
- [2] Ravishankara A R, Daniel J S, Portmann R W. Nitrous oxide (N₂O): The dominant ozone-depleting substance emitted in the 21st century[J]. Science, 2009, 326(5949): 123-125.
- [3] Tian H Q, Xu R T, Canadell J G, et al. A comprehensive quantification of global nitrous oxide sources and sinks[J]. Nature, 2020, 586(7828): 248-256.
- [4] National Bureau of Statistics. China statistical yearbook[M]. Beijing: China Statistics Press, 2025. [国家统计局.中国统计年鉴[M]. 北京: 中国统计出版社, 2025.]
- [5] Ruan J Y, Ma L F, Yi X Y, et al. Integrated nutrient management in tea plantation to reduce chemical fertilizer and increase nutrient use efficiency[J]. Journal of Tea Science, 2020, 40(1): 85-95. [阮建云, 马立锋, 伊晓云, 等. 茶树养分综合管理与减肥增效技术研究[J]. 茶叶科学, 2020, 40(1): 85-95.]
- [6] Ni K, Liao W Y, Yi X Y, et al. Fertilization status and reduction potential in tea gardens of China[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2019, 25(3): 421-432. [倪康, 廖万有, 伊晓云, 等. 我国茶园施肥现状与减施潜力分析[J]. 植物营养与肥料学报, 2019, 25(3): 421-432.]
- [7] Wang Y, Yao Z S, Pan Z L, et al. Tea-planted soils as global hotspots for N₂O emissions from croplands[J]. Environmental Research Letters, 2020, 15(10): 104018.
- [8] Wang J Y, Smith P, Hergoualc'h K, et al. Direct N₂O emissions from global tea plantations and mitigation potential by climate-smart practices[J]. Resources, Conservation & Recycling, 2022, 185: 106501.
- [9] Han Z Q, Wang J Y, Xu P S, et al. Differential responses of soil nitrogen-oxide emissions to organic substitution for synthetic fertilizer and biochar amendment in a subtropical tea plantation[J]. GCB Bioenergy, 2021, 13(8): 1260-1274.
- [10] Li Z T, Bol R, Xu P S, et al. Sustained use of DMPP reduces its mitigation potential for N₂O emissions: Field evidence and global implications[J]. Geoderma, 2025, 464: 117641.
- [11] Yamamoto A, Akiyama H, Naokawa T, et al. Lime-nitrogen application affects nitrification, denitrification, and N₂O emission in an acidic tea soil[J]. Biology and Fertility of Soils, 2014, 50(1): 53-62.
- [12] He T H, Yuan J J, Luo J F, et al. Organic fertilizers have divergent effects on soil N₂O emissions[J]. Biology and Fertility of Soils, 2019, 55(7): 685-699.
- [13] Wu Y Z, Li Y, Wang H H, et al. Response of N₂O emissions to biochar amendment on a tea field soil in subtropical central China: A three-year field experiment[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2021, 318: 107473.
- [14] Jiang Z Y, Liu X G, Wang X L, et al. Evaluating the combined effects of *Trichoderma harzianum*, *Bacillus subtilis*, and chemical fertilization on soil fertility, yield, and quality of edible rose[J]. European Journal of Agronomy, 2026, 172: 127861.
- [15] Samantaray A, Chattaraj S, Mitra D, et al. Advances in microbial based bio-inoculum for amelioration of soil health and sustainable crop production[J]. Current Research in Microbial Sciences, 2024, 7: 100251.
- [16] Ng C W W, Yan W H, Tsim K W K, et al. Effects of *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas fluorescens* as the soil amendment[J]. Heliyon, 2022, 8(11): e11674.
- [17] Huang M Y, Zhang Y H, Wu J, et al. *Bacillus velezensis* SQR9 inhibition to fungal denitrification responsible for decreased N₂O emissions from acidic soils[J]. Science of the Total Environment, 2023, 885: 163789.
- [18] Xu S J, Feng S G, Sun H S, et al. Linking N₂O emissions from biofertilizer-amended soil of tea plantations to the abundance and structure of N₂O-reducing microbial communities[J]. Environmental Science & Technology, 2018, 52(19): 11338-11345.
- [19] Lv J Y, Zhang X Y, Sha Z P, et al. Mitigation of reactive nitrogen loss from arable soils through microbial inoculant application:

- A meta-analysis[J]. Soil & Tillage Research, 2024, 235: 105883.
- [20] Zou J W, Huang Y, Jiang J Y, et al. A 3-year field measurement of methane and nitrous oxide emissions from rice paddies in China: Effects of water regime, crop residue, and fertilizer application[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2005, 19(2): 2004GB002401.
- [21] Wu D, Well R, Cárdenas L M, et al. Quantifying N₂O reduction to N₂ during denitrification in soils via isotopic mapping approach: Model evaluation and uncertainty analysis[J]. Environmental Research, 2019, 179: 108806.
- [22] Yu L F, Harris E, Lewicka-Szczebak D, et al. What can we learn from N₂O isotope data? – Analytics, processes and modelling[J]. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 2020, 34(20): e8858.
- [23] Coplen T B. Guidelines and recommended terms for expression of stable-isotope-ratio and gas-ratio measurement results[J]. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 2011, 25(17): 2538-2560.
- [24] Well R, Kurganova I, Lopes de Gerenyu V, et al. Isotopomer signatures of soil-emitted N₂O under different moisture conditions – A microcosm study with arable loess soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2006, 38(9): 2923-2933.
- [25] Martin T S, Primeau F, Casciotti K L. Modeling oceanic nitrate and nitrite concentrations and isotopes using a 3-D inverse N cycle model[J]. Biogeosciences, 2019, 16(2): 347-367.
- [26] Lewicka-Szczebak D, Augustin J, Giesemann A, et al. Quantifying N₂O reduction to N₂ based on N₂O isotopocules–validation with independent methods (helium incubation and ¹⁵N gas flux method)[J]. Biogeosciences, 2017, 14(3): 711-732.
- [27] Lewicki M P, Lewicka-Szczebak D, Skrzypek G. FRAME–Monte Carlo model for evaluation of the stable isotope mixing and fractionation[J]. PLoS One, 2022, 17(11): e0277204.
- [28] Lewicka-Szczebak D, Lewicki M P, Well R. N₂O isotope approaches for source partitioning of N₂O production and estimation of N₂O reduction–validation with the ¹⁵N gas-flux method in laboratory and field studies[J]. Biogeosciences, 2020, 17(22): 5513-5537.
- [29] Wang J C, Qiu M, Shen Z Y, et al. Microbial modulation of soil pH: A self-benefiting mechanism exemplified by *Bacillus*[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2025, 210: 109949.
- [30] Vitale S, Salzano F, Staropoli A, et al. Nitrogen source orchestrates pH modulation and secondary metabolism in *Trichoderma harzianum*[J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2025, 12(1): 19.
- [31] Wu S H, Zhuang G Q, Bai Z H, et al. Mitigation of nitrous oxide emissions from acidic soils by *Bacillus amyloliquefaciens*, a plant growth-promoting bacterium[J]. Global Change Biology, 2018, 24(6): 2352-2365.
- [32] Liu J J, Ma W D, He S, et al. Ammonia-oxidizing microorganisms in acidic soil and their influencing factors: A review[J]. Microbiology China, 2023, 50(1): 413–426. [刘晶静, 马文丹, 和松, 等. 酸性土壤氨氧化微生物及其影响因素研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(1): 413–426.]
- [33] Shaaban M, Wu Y P, Khalid M S, et al. Reduction in soil N₂O emissions by pH manipulation and enhanced *nosZ* gene transcription under different water regimes[J]. Environmental Pollution, 2018, 235: 625-631.
- [34] Li X X, Sørensen P, Olesen J E, et al. Evidence for denitrification as main source of N₂O emission from residue-amended soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2016, 92: 153-160.
- [35] Ma Y, Cao M Y, Shi X Y, et al. Functions of plant growth-promoting bacteria and their application in sustainable agriculture[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(6): 1555-1568. [马莹, 曹梦圆, 石孝均, 等. 植物促生菌的功能及在可持续农业中的应用[J]. 土壤学报, 2023, 60(6): 1555-1568.]
- [36] Zhang H H, Liu Y P, Wu G W, et al. *Bacillus velezensis* tolerance to the induced oxidative stress in root colonization contributed by the two-component regulatory system sensor ResE[J]. Plant, Cell & Environment, 2021, 44(9): 3094-3102.
- [37] Mu W Q, Kang S M, Li P L. Advances in rhizosphere growth-promoting bacteria function on plant growth facilitation and their mechanisms [J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2022, 34(2): 118-127. [穆文强, 康慎敏, 李平兰. 根际促生菌对植物的生长促进作用及机制研究进展[J]. 生命科学, 2022, 34(2): 118-127.]
- [38] Repas T S, Gillis D M, Boubakir Z, et al. Growing plants on oily, nutrient-poor soil using a native symbiotic fungus[J]. PLoS One, 2017, 12(10): e0186704.

- [39] Chen Y, Fu Y S, Xia Y W, et al. *Trichoderma*-secreted anthranilic acid promotes lateral root development via auxin signaling and RBOHF-induced endodermal cell wall remodeling[J]. Cell Reports, 2024, 43(4): 114030.
- [40] Luo L, Zhang N N, Wang E T, et al. *Bacillus amyloliquefaciens* application alleviated the stimulation of organic fertilizer on soil denitrification rate in acidic soils[J]. Microbiological Research, 2025, 298: 128216.
- [41] Mania D, Heylen K, van Spanning R J M, et al. The nitrate-ammonifying and *nosZ*-carrying bacterium *Bacillus vireti* is a potent source and sink for nitric and nitrous oxide under high nitrate conditions[J]. Environmental Microbiology, 2014, 16(10): 3196-3210.
- [42] Sun B, Gu L K, Bao L J, et al. Application of biofertilizer containing *Bacillus subtilis* reduced the nitrogen loss in agricultural soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2020, 148: 107911.
- [43] Win T T, Bo B, Khan S, et al. Ecological dominance, functional roles, and biosafety of *Trichoderma* spp. as a biofertilizer fungus[J]. Frontiers in Fungal Biology, 2025, 6: 1641004.
- [44] Tu L P, Xu Z, Yin H C, et al. N-cycling functional genes and soil properties shape the heterogeneity of nitrous oxide emission pathways in tea plantation soils[J]. Environmental Technology & Innovation, 2025, 39: 104245.

（责任编辑：高 萱）