

DOI: 10.11766/trxb201907010336

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[J]. 土壤学报, 2021, 58 (1): 23–30.

HE Guang, LI Xia, ZHAO Ruotong, ZHANG Junling. Mechanisms Underlying the Regulation of Soil Nitrous Oxide Emissions by Arbuscular Mycorrhizal Fungi[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58 (1): 23–30.

丛枝菌根真菌调控土壤氧化亚氮排放的机制*

何 广¹, 李 侠^{1,2}, 赵若桐¹, 张俊伶^{1†}

(1. 中国农业大学资源环境学院, 北京 100193; 2. 山西大同大学生命科学学院, 山西大同 037004)

摘 要: 氮素是陆地生态系统初级生产力的主要限制因子, 自 Haber-Bosch 反应以来, 氮肥的生产和施用极大地提高了粮食产量。然而过量施用氮肥导致氮肥利用率低, 并造成了严重的环境污染, 包括氮沉降、硝态氮淋洗以及 N₂O 排放等。微生物直接参与土壤氮素循环, 固氮微生物、氨氧化和反硝化微生物分别在土壤固氮、铵态氮转化和硝态氮转化过程中起着重要作用。作为一类共生微生物, 丛枝菌根真菌 (Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF) 在土壤氮素循环中的作用日益引起人们的重视。最新的研究表明, AMF 显著影响土壤硝化、反硝化过程以及 N₂O 排放过程。本文重点阐述了菌根真菌对 N₂O 排放的影响并对其作用机制进行了总结。菌根真菌主要通过三个途径实现 N₂O 减排: (I) 影响氨氧化微生物活性, 降低了氨氧化过程中产生的 N₂O; (II) 菌丝分泌物缓解了 N₂O 还原酶在电子竞争中的劣势, 促进完全反硝化过程 (N₂O → N₂); (III) 促进宿主植物吸收土壤氮素, 降低氮素有效性, 并减少 N₂O 排放。在农业生产中可以通过强化土著菌根真菌实现 N₂O 减排, 为应用菌根真菌提高氮素利用效率、调控土壤 N₂O 排放和氮循环过程提供科学依据。

关键词: 氮素; N₂O 排放; 丛枝菌根真菌; 硝化; 反硝化

中图分类号: X703.5 **文献标志码:** A

Mechanisms Underlying the Regulation of Soil Nitrous Oxide Emissions by Arbuscular Mycorrhizal Fungi

HE Guang¹, LI Xia^{1,2}, ZHAO Ruotong¹, ZHANG Junling^{1†}

(1. College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. School of Life Science, Shanxi Datong University, Datong, Shanxi 037004, China)

Abstract: Nitrogen, the major limiting factor of primary production in terrestrial ecosystem, contributes greatly to crop production since the invention of Haber-Bosch process. However, a substantial of nitrogen is lost to the surrounding environment, leading to low nitrogen use efficiency, nitrogen deposition, nitrate runoff and N₂O emission. The microbial groups of nitrogen fixers, nitrifier and denitrifier carry out nitrogen fixation, nitrification and denitrification, respectively. Another group of symbiotic fungi, Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), is also found to be important for nitrogen cycling. Recent studies reported that AMF could significantly affect soil nitrification, denitrification and N₂O emission. This review summarized the advance in the mechanisms by which AMF reduce N₂O emission: (I) AMF inhibit nitrifier activities and reduce N₂O production; (II) AMF

* 国家自然科学基金项目 (31872182) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31872182)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: junlingz@cau.edu.cn

作者简介: 何 广 (1995—), 男, 湖南人, 硕士, 主要研究领域为土壤微生态。E-mail: 121838345@qq.com

收稿日期: 2019-07-01; 收到修改稿日期: 2019-10-16; 优先数字出版日期 (www.cnki.net): 2019-12-27

exude labile carbon compounds to alleviate the competence between N_2O R and other Nr reductase, which promotes N_2O reduction to a greater extent; (III) AMF take up soil nitrogen and deliver them to host-plant and thus decrease nitrogen availability, lowering N_2O production. Finally, we envisaged future studies in strengthening the role of indigenous AMF in reducing N_2O emission. This review provides scientific evidence for future application of AMF in regulating N_2O emission and N cycling.

Key words: Nitrogen; N_2O emission; Arbuscular mycorrhizal fungi; Nitrification; Denitrification

氧化亚氮 (N_2O) 作为一种重要的温室气体, 温室效应潜力是二氧化碳 (CO_2) 的 298 倍, 其排放问题是当前全球农业面临的重要挑战之一^[1]。据估算, 1981—2010 年间, 全球陆地生态系统排放的 N_2O 高达 $13 \text{ Tg}\cdot\text{y}^{-1}$ ^[2], 其中农田排放至大气中的 N_2O 可达 $4.1 \text{ Tg}\cdot\text{y}^{-1}$ ^[3]。在土壤中, 硝化过程 (nitrification)、反硝化过程 (denitrification)、硝化微生物的反硝化过程 (nitrifier denitrification) 以及硝酸盐歧化过程 (dissimilatory nitrate reduction to ammonium, DNRA) 等均可产生 N_2O ^[4]。通常认为催化氨氧化反应的氨单氧化酶 (*amoA* 编码) 和催化亚硝酸盐还原反应的 NO_2^- 还原酶 (*nirK* 和 *nirS* 编码) 分别是硝化过程和反硝化过程中产生 N_2O 的关键酶, 目前仅知 N_2O 还原酶 (*nosZ* 编码) 可还原 N_2O , 因此弱化 N_2O 产生过程或强化 N_2O 消纳过程对 N_2O 减排至关重要。

过量施用氮肥是农田 N_2O 排放增加的一个主要原因^[5]。据估算, 每 100 kg 氮肥就有约 1 kg 氮以 N_2O 的形式排放到大气层^[6]。因此, 深入研究农田土壤 N_2O 排放的影响因素并提出合理的减排措施, 对全球气候变化具有重要意义。针对 N_2O 减排的措施, 主要包括施肥管理、施用硝化抑制剂和生物炭等^[4]。目前针对土壤微生物影响 N_2O 排放的研究主要集中在硝化细菌和反硝化细菌, 关于其他微生物的描述很少。最近的研究发现, 对土壤接种促生微生物 (Plant growth promoting rhizobium, PGPR) *Bacillus amyloliquefaciens*^[7] 和 *Trichoderma viride*^[8] 后显著降低了 N_2O 排放, 该结果与土壤中反硝化相关功能基因丰度的提高, 尤其是 *nosZ* 型微生物丰度的增加与群落结构的改变有关。丛枝菌根真菌能与陆地上约 80% 植物形成共生体。在共生体中, 菌根通过根外菌丝吸收土壤中的养分, 传递给宿主植物, 作为交换宿主植物会向其供应光合产物。研究表明, AMF 可影响土壤中氮素转化过程, 进而影响氮素利用率等。最新的研究发现 AMF 对 N_2O 减排也有重要作用^[9-11], 表明土壤有益微生物在促生增效的同

时可望实现温室气体减排。本文总结了 AMF 减少 N_2O 排放进展, 分析了 AMF 介导 N_2O 减排的可能途径, 并提出了强化土著 AMF 进行减排的措施。

1 AMF 减少土壤 N_2O 排放的作用

AMF 作为在自然界中分布最广泛的一类共生微生物, 可与大部分陆地植物形成共生关系^[12]。研究发现 AMF 可以吸收铵态氮、硝态氮和氨基酸^[13-14]。在一定条件下, AMF 也可加速有机物的降解。与此同时, AMF 还可通过地下菌丝网络影响氮素在土壤中的循环过程^[15]。最新的研究报道了 AMF 对土壤中 N_2O 的减排作用。Bender 等^[16]以番茄野生型/菌根突变体作为材料, 发现接种 AMF 处理显著降低了野生型番茄土壤中 N_2O 排放量。同样, 在田间条件下 Cavagnaro 等^[17]发现 AMF 减少了番茄根际土壤 N_2O 排放。Zhang 等^[11]以水稻为材料, 发现在淹水阶段 AMF 显著降低了水田 N_2O 排放。Storer 等^[10]利用分室装置, 发现 AMF 根外菌丝降低了菌丝际有机残体降解过程中产生的 N_2O 。然而, Okioibe 等^[9]发现菌丝残体促进了菌丝际 N_2O 排放, 表明菌丝代谢活性可能显著影响 AMF 的减排作用。

2 AMF 影响土壤 N_2O 排放的作用机制

2.1 AMF 与硝化微生物的相互作用

在通气状况良好条件下, 微生物硝化作用是土壤 N_2O 的重要来源。铵态氮的硝化过程由一系列生化反应组成, 首先氨氧化细菌 (AOB) 或氨氧化古菌 (AOA) 将氨氧化为亚硝酸盐^[18]。亚硝酸盐再进一步被亚硝酸盐氧化细菌氧化为硝酸盐^[19]。硝化作用中的氨氧化过程 ($NH_4^+ \rightarrow NO_2^-$) 是硝化作用的限速步骤, 其中间过渡产物为羟胺 (NH_2OH), NH_2OH 既可被羟胺氧化还原酶 (HAO) 氧化为 NO_2^- , 也可通过形成硝酰基再进一步歧化产生 N_2O ^[20]。此外,

氨氧化过程产生的亚硝酸盐(NO_2^-)，也可被硝化微生物还原为 N_2O ^[21]。

AMF 与硝化微生物的互作对 N_2O 排放有重要意义。AMF 和氨氧化微生物(AOA、AOB)均以 NH_4^+ 为底物，因此 AMF 与氨氧化微生物(AO)存在潜在的竞争关系^[22]，两者间的互作取决于土壤铵态氮的有效性。在与氨氧化菌竞争土壤 NH_4^+ 时，AMF 一般处于优势^[23]。在土壤中 NH_4^+ 较低时，AMF 会抑制氨氧化微生物对 NH_4^+ 的利用，降低其丰度和土壤硝化速率，进而减少了硝化过程中产生的 N_2O 。Veresoglou 等^[24]发现 AMF 对 NH_4^+ 的竞争显著降低了土壤硝化势，施用真菌抑制剂后，AMF 对土壤硝化势的抑制作用消失。Storer 等^[10]利用分室装置，在 AMF 根外菌丝区的玉米残体斑块中加入铵态氮后，发现根外菌丝降低了 N_2O 排放，但加入硝态氮后 N_2O 排放接种和未接种处理间差异不显著，推测 AMF 对 NH_4^+ 的竞争作用导致氨氧化菌对 NH_4^+ 的利用率降低，进而减少了 N_2O 的排放。

也有研究发现，接种 AMF 后氨氧化微生物数量显著增加。Teutscherova 等^[25]发现接种 AMF 虽然增加了菌根际 AOB 丰度，但降低了 N_2O 的排放。在该研究中，AOB 的反硝化作用是 N_2O 的主要来

源，因此推测 AMF 菌丝分泌物促进了接种处理中 N_2O 还原菌的生长，促进了 N_2O 还原。AMF 导致氨氧化微生物数量增加的可能原因包括：在植物生长早期，AMF 侵染植物根系时对植物生长有抑制作用，导致菌根际含碳分泌物减少，抑制了异养微生物对 NH_4^+ 的竞争，促进了自养氨氧化微生物的生长。另一方面，接种方法可能也影响 AMF 的作用。在土壤中接种 AMF 时，为消除其他微生物的影响，常需添加土壤过滤菌液，该方法在一定程度上过滤了氨氧化微生物捕食者，促进了氨氧化微生物生长^[26]。

2.2 AMF 与反硝化微生物的互作

通常认为，在厌氧条件下 N_2O 主要由异养反硝化过程产生。在缺氧条件下，反硝化微生物以有机碳作为电子供体进行呼吸作用。在反硝化过程中 N_2O 可作为中间产物排放到大气中^[27]。目前仅有完全反硝化过程能够将 N_2O 还原为 N_2 (图 1)，该过程由 *nosZ* 基因编码的氧化亚氮还原酶(N_2OR)所催化。许多反硝化微生物，如 *Pseudomonas chlororaphis*^[28]和硝化微生物^[29]，由于缺少 *nosZ* 基因而无法合成 N_2OR ，导致反硝化过程终产物为 N_2O 。同时其他含有 *nosZ-II* 基因的微生物(多数缺乏 *nirK* 和 *nirS* 基因)可进一步将 N_2O 还原为 N_2 ^[30]。

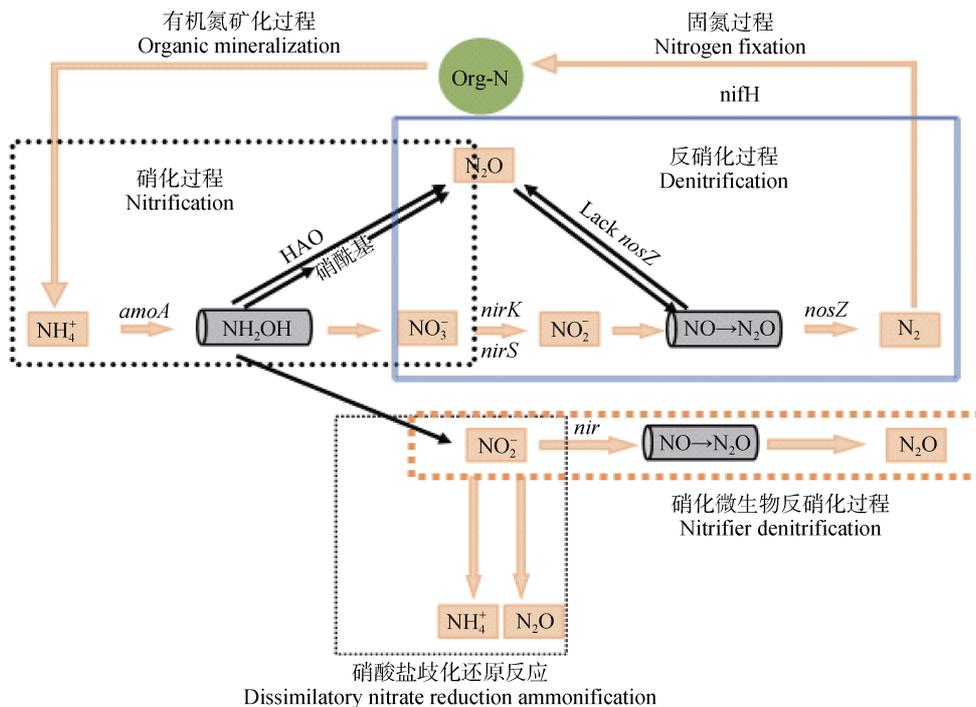


图 1 土壤产生 N_2O 的主要过程 (据 Zhang 等^[33]修改)

Fig. 1 Soil processes contribute to N_2O formation (Adapted from Zhang et al^[33])

Bender 等^[16]以番茄突变体(菌根无法侵染)作为材料,发现野生型番茄在接种 AMF 后土壤 N_2O 排放量显著下降,且土壤中 *nirK* (产生 N_2O 的关键基因)的丰度和菌根侵染强度呈线性负相关,和 *nosZ* (消纳 N_2O 关键基因)丰度则呈正相关,表明 AMF 可能通过影响反硝化相关微生物群落结构,进而调控土壤 N_2O 排放。其他研究发现,AMF 侵染玉米根系后显著降低了玉米根际土壤中荧光假单胞细菌(一类缺乏 *nosZ* 基因的反硝化细菌)的丰度^[28]。在草地中接种 AMF 后促进了其他微生物对硝态氮的利用,并显著降低了 N_2O 排放^[17]。这些研究表明 AMF 可能降低了土壤中反硝化菌的相对丰度,或者促进了反硝化菌对 N_2O 的还原,进而降低了 N_2O 排放。

AMF 菌丝可以促进土壤反硝化潜势,其分泌物及非活性的菌丝残体可作为碳源被反硝化微生物和其他微生物所利用^[31-32]。Okioibe 等^[9]的研究发现,硝酸盐含量较高时,菌丝残体显著促进了土壤潜在反硝化作用。可能的原因是菌丝死亡以后不再与反硝化微生物竞争氮素,其残体降解过程释放的含碳化合物对反硝化微生物具有“起爆效应(Priming)”,导致反硝化作用产生的 N_2O 增加。

2.3 AMF 影响土壤中氮素有效性

农田 N_2O 排放的一个重要影响因素是氮素有效性^[34]。向土壤施用氮肥后,氮素有效性显著提高,硝化和反硝化作用也随之增强,进而增加了 N_2O 的排放^[35],因此降低土壤氮素有效性是 AMF 减少 N_2O 排放的可能途径之一。研究表明 AMF 可以直接吸收土壤中的铵态氮、硝态氮和氨基酸^[13-14],除了满足其自身生长对氮素需求外^[36],还可传递给宿主植物以交换植物光合产物^[37]。Tanaka 等^[13]发现 AMF 根外菌丝吸收的氮素占玉米地上部氮吸收量的 74%。

除了可直接吸收利用无机氮,接种 AMF 还促进了微生物对有机氮的降解,从而提高植物对氮素的吸收,降低土壤氮含量,因而可降低反硝化过程排放的 N_2O ^[10],增加二氧化碳和氮素浓度可以强化这种效应^[38]。Xu 等^[39]发现草地上接种 AMF 后黑麦草残体的矿化速率显著提高(提高 228%)。在低磷条件下接种 AMF 后,根外菌丝显著加快了菌丝袋中玉米叶片氮素养分的释放。Leigh 等^[40]研究 AMF 对黑麦草降解的影响时,发现接种 AMF 后黑麦草贡献了宿主植物氮吸收量的 20%。Storer 等^[10]发现 AMF

根外菌丝显著减少了玉米叶片降解过程中排放的 N_2O ,表明 AMF 可有效降低有机物料降解过程中的 N_2O 排放。

AMF 对有机氮矿化的作用包括两个方面,一方面 AMF 加速有机氮矿化,会促进氮素向土壤中释放;另一方面 AMF 通过自身吸收或促进宿主植物吸收土壤中的无机氮,也可降低土壤总无机氮的含量。因此,AMF 对有机氮降解过程中 N_2O 排放的影响取决于有机氮的矿化速率,以及植物-菌根共生体对无机氮的吸收速率。

2.4 菌丝际环境条件影响 N_2O 排放

除了直接影响土壤氮素含量和菌丝际微生物以外,AMF 还可通过改变菌丝际环境条件(O_2 、含水量和土壤团聚体等)间接影响 N_2O 排放(图 2)。

最近的研究发现,硝酸盐还原酶(Nap)对氧气并不敏感^[41],因此有机碳和硝酸盐含量可能是影响硝态氮还原的主要因素^[4]。AMF 作为植物光合产物的重要中转站^[32],可影响反硝化微生物和异养硝化微生物的数量和活性。AMF 向菌丝际土壤分泌有机碳可增强异养微生物呼吸作用,加速厌氧环境的形成,间接影响反硝化过程^[42]。土壤含水量也是影响土壤中氧气含量、微生物活性以及氧化还原状况的重要因素^[43]。AMF 侵染植物根系后其菌丝可生长到远离根系的土壤中吸收水分,提高植物对水分的利用率,降低土壤含水量,因此 AMF 可通过降低土壤含水量间接影响 N_2O 排放。Lazcano 等^[44]发现,在高含水量时 AMF 显著提高了植物光合速率,同时降低了土壤含水量和 N_2O 排放。可能的原因是低含水量降低了 *nosZ* 型微生物的数量,或抑制了 N_2OR 的活性。这一结果表明当土壤中产生 N_2O 的微生物为优势类群时,AMF 促进植物吸收水分降低了反硝化过程产生的 N_2O 。相反,还原 N_2O 的微生物为优势类群时,AMF 提高了水分利用率,增加了氧气浓度进而抑制了 N_2OR 的活性,不利于 N_2O 还原。

土壤团聚体是影响土壤氧气含量和水分的重要因素之一,AMF 菌丝分泌的球囊霉素作为土壤的黏结剂,促进了土壤中水稳性团聚体的形成^[45]。Leifheit 等^[46]发现接种 AMF 促进了土壤团聚体形成,同时木本植物残体降解速率显著降低,无机氮释放速率也随之降低,进而可能减少 N_2O 排放。大团聚体中的碳氮含量往往高于微团聚体^[47],这与 Diba 等^[48]观察到大团聚体反硝化潜势和 N_2O 排放

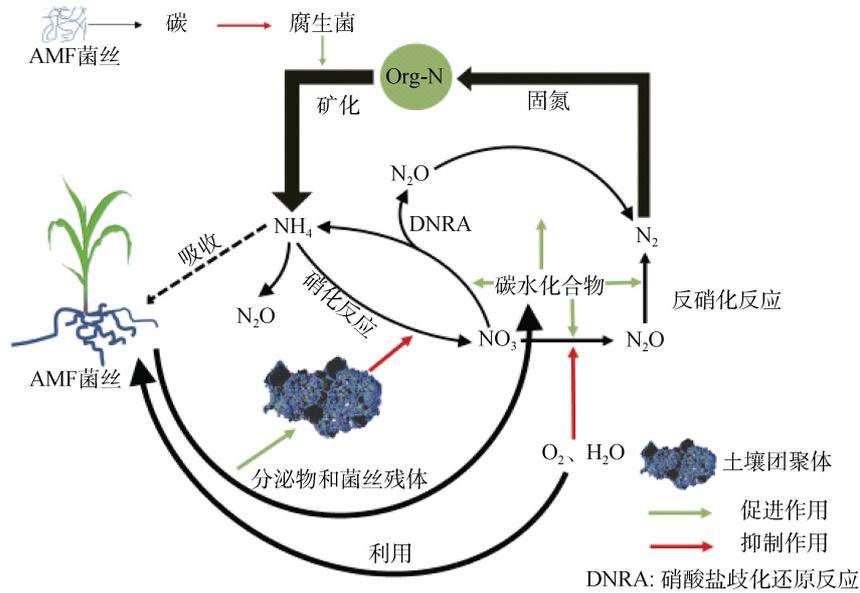


图2 AMF影响N₂O排放的可能途径(据Storer等^[10]和Veresoglou等^[9]修改)

Fig. 2 Potential pathways contribute to impact of AMF on N₂O emission (Adapted from Storer^[10] and Veresoglou^[9])

显著高于微团聚体的结果一致，且活性碳(labile carbon)是大团聚体中反硝化潜势的主要限制因子。此外，大团聚体中的反硝化微生物数量显著多于微团聚体^[49]。因此，在土壤大团聚体中AMF根外菌丝分泌的活性碳可缓解反硝化还原酶在电子竞争中的劣势，促进N₂O还原。而在微团聚体中AMF促进了氧气在土壤中的扩散，影响了N₂OR的作用环境(厌氧)，不利于N₂O的还原^[9]。因此应用AMF减少N₂O排放时应考虑与保护性耕作相结合。整合分析结果发现，试验周期、土壤养分含量和植物根系共同影响AMF对土壤团聚体的作用^[50]。

3 AMF调控N₂O排放的影响因素

AMF对土壤N₂O排放的调控过程受多种因素影响。如土壤养分的有效性显著影响AMF-植物-土壤微生物三者相互作用的平衡^[37]。在缺氮条件下，植物根系对氮素的吸收无法满足自身生长，需要依赖AMF吸收的氮素，同时植物向AMF提供光合产物以支持其生长代谢，促进其对土壤氮素的吸收，进而减少N₂O排放^[51]。相反，在氮素充足的条件下，由于根系吸收的氮素即可满足植物生长需求，因此植物会减少向AMF分配光合产物，减弱AMF在N₂O减排中的作用。氮素含量过高还降低了AMF在土壤中的丰度和多样性^[51-52]，不利于AMF减排。

同样，土壤磷有效性过高也显著降低了AMF侵染率及其在土壤中的丰度^[39]。

由于AMF不具有宿主偏好性和专一性，根外菌丝可同时侵染同种或者不同种植物的根系，在根系之间形成菌丝桥。菌丝桥是植物间传递养分的重要途径，对植物间氮素再分配有重要意义^[53]。以往研究大多基于单一宿主植物探究AMF对N₂O排放的影响，Bender^[16]、Storer^[10]、Cavagnaro^[17]和Zhang^[11]等的研究中均未考虑植物多样性对菌根减排的影响。而Okioke^[54]等研究自然条件下的植物群落(不同植物混合种植)时，发现混合种植显著抑制了N₂O排放潜势，而AMF对反硝化潜势(N₂O+N₂排放潜势)没有显著的作用。可能的原因是植物多样性的增加降低了土壤氮素有效性，此时氮素(电子受体)取代碳素(电子供体)成为反硝化过程的限制因子，进而降低了N₂O排放。

4 结论与展望

作为土壤中一类重要的有益微生物，农业管理措施往往忽视了菌根真菌的作用，施肥、耕作和农药的施用等显著降低了菌根真菌的多样性，影响其功能的发挥。农业绿色发展的一个核心内容是保证土壤健康，土壤健康的一个重要内容就是充分发挥有益微生物的作用。菌根庞大的菌丝网络，可以高

效吸收磷素,同时具有 N₂O 减排潜力,提高氮素利用率。AMF 的这种多功能性,对充分发挥和挖掘有益微生物的作用,提高土壤的生态系统服务,促进农业绿色可持续发展具有重要的意义。

通过对 AMF 减排的研究进行总结,发现 AMF 影响 N₂O 排放的途径主要包括:

1) AMF 可通过与硝化微生物竞争 NH₄⁺降低氨氧化微生物的数量,或通过影响氨氧化微生物的活性,进而降低 N₂O 排放。

2) AMF 可通过菌丝分泌物及菌丝残体直接影响反硝化微生物群落结构,也可通过影响菌丝际环境条件间接影响反硝化微生物的活性,进而影响 N₂O 排放。

3) AMF 促进菌丝际微生物分解有机氮,同时提高植物对土壤氮素的利用率,进而降低有机物料降解过程中的 N₂O 排放。AMF 还可以通过改变菌丝际环境因素(如 pH,土壤结构)影响微生物代谢活性,进而调节 N₂O 排放。

关于 AMF 减少土壤 N₂O 排放的过程和机制,还需进一步开展大量的研究。尽管证据表明菌根显著影响 N₂O 排放,但 AMF 与其他微生物的相互作用对 N₂O 排放的影响尚不明确。随着参与土壤氮循环的微生物基因组测序工作的完成以及生理特性的鉴定,AMF 和这些微生物的互作将成为研究 N 循环的一个重要热点。例如碳氮比是决定 *Shewanella loihica* 进行 DNRA 还是反硝化反应的决定因素^[55],而 AMF 菌丝分泌物能够有效提高环境中的碳氮比,因此可能促进该菌进行硝酸盐歧化还原反应,抑制反硝化过程。同时研究发现许多非反硝化菌中也含有 *nosZ-II* 基因,虽然 *nosZ-I* 型微生物对 N₂O 的亲合力低于 *nosZ-II* 型微生物^[56],关于 AMF 能否影响 *nosZ-II* 型微生物从而减少 N₂O 排放尚没有研究,应当予以关注。此外,区域土壤气候条件、作物体系和管理措施、以及微环境等多种因素也显著影响 AMF 的减排强度。首先,不同农田生态系统中 N₂O 排放的机制不同,如水田土壤主要通过反硝化过程产生 N₂O,而旱地中以硝化过程为主,二者间的主要功能微生物存在差异,AMF 如何影响这些过程还需进一步深入的开展研究。其次,施肥、水分以及耕作等措施显著影响菌根真菌数量、多样性及群落结构,不同管理措施显著影响菌根作用的发挥。最后,菌根真菌是土壤微生物的一个部分,菌根与土

壤其他生物如蚯蚓线虫等的互作也会直接或者间接的影响 N₂O 排放。

参考文献 (References)

- [1] Domeignoz-Horta L A, Philippot L, Peyrard C, et al. Peaks of in situ N₂O emissions are influenced by N₂O-producing and reducing microbial communities across arable soils[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24 (1): 360—370.
- [2] Tian H Q, Chen G S, Lu C Q, et al. Global methane and nitrous oxide emissions from terrestrial ecosystems due to multiple environmental changes[J]. *Ecosystem Health and Sustainability*, 2015, 1 (1): 1—20.
- [3] Davidson E A, Kanter D. Inventories and scenarios of nitrous oxide emissions[J]. *Environmental Research Letters*, 2014, 9: 105012. DOI: 10.1088/1748-9326/9/10/105012
- [4] Zhu Y G, Wang X H, Yang X R, et al. Key microbial processes in nitrous oxide emissions of agricultural soil and mitigation strategies[J]. *Environmental Science*, 2014, 35 (2): 792—800. [朱永官, 王晓辉, 杨小茹, 等. 农田土壤 N₂O 产生的关键微生物过程及减排措施 [J]. *环境科学*, 2014, 35 (2): 792—800.]
- [5] Reay D S, Davidson E A, Smith K A, et al. Global agriculture and nitrous oxide emissions[J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2 (6): 410—416.
- [6] Jensen E S, Peoples M B, Boddey R M, et al. Legumes for mitigation of climate change and the provision of feedstock for biofuels and biorefineries. A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32 (2): 329—364.
- [7] 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.
- [8] 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.
- [9] Okiobe S T, Augustin J, Mansour I, et al. Disentangling direct and indirect effects of mycorrhiza on nitrous oxide activity and denitrification[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 134: 142—151.
- [10] Storer K, Coggan A, Ineson P, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce nitrous oxide emissions from N₂O hotspots[J]. *New Phytologist*, 2018, 220 (4): 1285—1295.
- [11] Zhang X, Wang L, Ma F, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on N₂O emissions from rice paddies[J]. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2015, 226 (7): 222.

- [12] Smith S E, Read D. Mycorrhizal symbiosis. 3rd ed. London: Academic Press, 2008: 13—41.
- [13] Tanaka Y, Yano K. Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied[J]. Plant, Cell and Environment, 2005, 28(10): 1247—1254.
- [14] Whiteside M D, Treseder K K, Atsatt P R. The brighter side of soils: Quantum dots track organic nitrogen through fungi and plants[J]. Ecology, 2009, 90 (1): 100—108.
- [15] Veresoglou S D, Chen B D, Rillig M C. Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2012, 46: 53—62.
- [16] Bender S F, Plantenga F, Nefel A, et al. Symbiotic relationships between soil fungi and plants reduce N₂O emissions from soil[J]. The ISME Journal, 2014, 8 (6): 1336—1345.
- [17] 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[J]. Plant and Soil, 2012, 353 (1/2): 181—194.
- [18] Freitag A, Rudert M, Bock E. Growth of *Nitrobacter* by dissimilatory nitrate reduction[J]. FEMS Microbiology Letters, 1987, 48 (1/2): 105—109.
- [19] Pang Y M, Liu G H, Qi L, et al. Ways and effect factors of N₂O emission in biological nitrogen removal process from wastewater[J]. Environmental Protection Science, 2014, 40 (2): 8—13. [庞毓旻, 刘国华, 齐鲁, 等. 污水生物脱氮过程中 N₂O 的释放途径和影响因素[J]. 环境保护科学, 2014, 40 (2): 8—13.]
- [20] Stein L Y. Nitrification[M]. Washington D C.: American Society of Microbiology, 2011: 95—114.
- [21] Bollmann A, Bar-Gilissen M J, Laanbroek H J. Growth at low ammonium concentrations and starvation response as potential factors involved in niche differentiation among ammonia-oxidizing bacteria[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2002, 68 (10): 4751—4757.
- [22] Kaye J P, Hart S C. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1997, 12 (4): 139—143.
- [23] Amora-Lazcano E, Vázquez M M, Azcón R. Response of nitrogen-transforming microorganisms to arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Biology and Fertility of Soils, 1998, 27 (1): 65—70.
- [24] Veresoglou S D, Sen R, Mamolos A P, et al. Plant species identity and arbuscular mycorrhizal status modulate potential nitrification rates in nitrogen-limited grassland soils[J]. Journal of Ecology, 2011, 99 (6): 1339—1349.
- [25] Teutschero N, Vazquez E, Arango J, et al. Native arbuscular mycorrhizal fungi increase the abundance of ammonia-oxidizing bacteria, but suppress nitrous oxide emissions shortly after urea application[J]. Geoderma, 2019, 338: 493—501.
- [26] Veresoglou S D. Arbuscular mycorrhiza prevents suppression of actual nitrification rates in the (myco-) rhizosphere of *Plantago lanceolata*[J]. Pedosphere, 2012, 22 (2): 225—229.
- [27] Sanford R A, Wagner D D, Wu Q, et al. Unexpected nondenitrifier nitrous oxide reductase gene diversity and abundance in soils[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109 (48): 19709—19714.
- [28] Meyer J R, Linderman R G. Selective influence on populations of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*[J]. Soil Biology & Biochemistry, 1986, 18 (2): 191—196.
- [29] Arp D J, Stein L Y. Metabolism of inorganic N compounds by ammonia-oxidizing bacteria[J]. Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology, 2003, 38 (6): 471—495.
- [30] Orellana L H, Chee-Sanford J C, Sanford R A, et al. Year-round shotgun metagenomes reveal stable microbial communities in agricultural soils and novel ammonia oxidizers responding to fertilization[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2018, 84(2): e01646—17. <https://doi.org/10.1128/aem.01646-17>.
- [31] Staddon P L. Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ¹⁴C[J]. Science, 2003, 300 (5622): 1138—1140.
- [32] Kaiser C, Kilburn M R, Clode P L, et al. Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: Mycorrhizal pathway vs direct root exudation[J]. New Phytologist, 2015, 205 (4): 1537—1551.
- [33] Zhang J B, Müller C, Cai Z C. Heterotrophic nitrification of organic N and its contribution to nitrous oxide emissions in soils[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 84: 199—209.
- [34] Xu H J, Yang X R, Li S, et al. Nitrogen inputs are more important than denitrifier abundances in controlling denitrification-derived N₂O emission from both urban and agricultural soils[J]. Science of the Total Environment, 2019, 650: 2807—2817.
- [35] Wu D, Wei Z J, Well R, et al. Straw amendment with nitrate-N decreased N₂O/ (N₂O+N₂) ratio but increased soil N₂O emission: A case study of direct soil-born N₂ measurements[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2018, 127: 301—304.
- [36] Hodge A, Fitter A H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107 (31): 13754—13759.
- [37] Walder F, van der Heijden M G A. Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J].

- Nature Plants, 2015, 1 (11): 15159. DOI : 10.1038/nplants.2015.159.
- [38] Cheng L, Booker F L, Tu C, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO₂[J]. Science, 2012, 337(6098): 1084—1087.
- [39] Xu J, Liu S J, Song S R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition and the associated soil microbial community under different soil Phosphorus availability[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2018, 120: 181—190.
- [40] Leigh J, Hodge A, Fitter A H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material[J]. New Phytologist, 2009, 181 (1): 199—207.
- [41] Zhou Z M, Takaya N, Sakairi M A C, et al. Oxygen requirement for denitrification by the fungus *Fusarium oxysporum*[J]. Archives of Microbiology, 2001, 175(1): 19—25.
- [42] Cannavo P, Richaume A, Lafolie F. Fate of nitrogen and carbon in the vadose zone: *In situ* and laboratory measurements of seasonal variations in aerobic respiratory and denitrifying activities[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2004, 36 (3): 463—478.
- [43] Qi Y C, Dong Y S. Nitrous oxide emissions from soil and some influence factors[J]. Acta Geographica Sinica, 1999, 54 (6): 534—542. [齐玉春, 董云社. 土壤氧化亚氮产生、排放及其影响因素[J]. 地理学报, 1999, 54 (6): 534—542.]
- [44] 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[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2014, 74: 184—192.
- [45] Li W B, Ning C H, Xu M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and *Festuca elata* can improve fertility of compacted soil[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2018, 27 (11): 131—141. [李文彬, 宁楚涵, 徐孟, 等. 丛枝菌根真菌和高羊茅对压实土壤的改良效应[J]. 草业学报, 2018, 27 (11): 131—141.]
- [46] Leifheit E F, Verbruggen E, Rillig M C. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce decomposition of woody plant litter while increasing soil aggregation[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 81: 323—328.
- [47] Khalil K, Renault P, Mary B. Effects of transient anaerobic conditions in the presence of acetylene on subsequent aerobic respiration and N₂O emission by soil aggregates[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2005, 37 (7): 1333—1342.
- [48] Diba F, Shimizu M, Hatano R. Effects of soil aggregate size, moisture content and fertilizer management on nitrous oxide production in a volcanic ash soil[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2011, 57 (5): 733—747.
- [49] Sey B K, Manceur A M, Whalen J K, et al. Small-scale heterogeneity in carbon dioxide, nitrous oxide and methane production from aggregates of a cultivated sandy-loam soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2008, 40 (9): 2468—2473.
- [50] Leifheit E F, Veresoglou S D, Lehmann A, et al. Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation—a meta-analysis[J]. Plant and Soil, 2014, 374 (1/2): 523—537.
- [51] Wang X Y, Wang D M, Huang Y Z. Effects of AMF community on the growth and nutrient uptake of white clover at different N supply levels[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2011, 33 (2): 143—148. [王晓英, 王冬梅, 黄益宗. 不同施氮水平下 AMF 群落对白三叶草生长及养分吸收的影响[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33 (2): 143—148.]
- [52] Chen Y L, Zhang X, Ye J S, et al. Six-year fertilization modifies the biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate steppe in Inner Mongolia[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2014, 69: 371—381.
- [53] Chen Y L, Chen B D, Liu L, et al. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil nitrogen cycling[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34 (17): 4807—4815. [陈永亮, 陈保冬, 刘蕾, 等. 丛枝菌根真菌在土壤氮素循环中的作用[J]. 生态学报, 2014, 34 (17): 4807—4815.]
- [54] Okiobe S T. Potential of effects of arbuscular mycorrhiza fungi on denitrification potential activity and nitrous oxide (N₂O) emissions from a fertile agricultural soil. Berlin: Freie University, 2019.
- [55] Yoon S, Cruz-García C, Sanford R, et al. Denitrification versus respiratory ammonification: Environmental controls of two competing dissimilatory NO₃⁻ / NO₂⁻ reduction pathways in *Shewanella loihica* strain PV-4[J]. The ISME Journal, 2015, 9 (5): 1093—1104.
- [56] Yoon S, Nissen S, Park D, et al. Nitrous oxide reduction kinetics distinguish bacteria harboring clade I NosZ from those harboring clade II NosZ[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2016, 82 (13): 3793—3800.

(责任编辑: 卢 萍)