

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2023.06.012

图纳热, 红梅, 叶贺, 等. 降水变化和氮沉降对荒漠草原土壤丛枝菌根真菌群落结构的影响. 土壤, 2023, 55(6): 1251–1260.

降水变化和氮沉降对荒漠草原土壤丛枝菌根真菌群落结构的影响^①

图纳热¹, 红梅^{1,2,3*}, 叶贺¹, 张耀宗¹, 贺世龙¹, 张雅玲¹, 赵宇¹, 呼吉亚⁴

(1 内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 呼和浩特 010011; 2 内蒙古自治区土壤质量与养分资源重点实验室, 呼和浩特 010011; 3 农业生态安全发展与绿色发展自治区高等学校重点实验室, 呼和浩特 010018; 4 巴林右旗农牧技术推广中心, 内蒙古赤峰 025150)

摘要: 以短花针茅荒漠草原为研究对象, 采用裂区设计, 主区设置自然降雨(CK)、增雨 30%(W)和减雨 30%(R)3 个水分梯度, 副区设置 0(N0)、30(N30)、50(N50)和 100(N100) kg/(hm²·a)4 个氮素梯度, 共 12 个处理, 通过高通量测序分析了降水变化和氮添加对土壤中 AM 真菌群落多样性和组成的影响。结果表明: 水分增加对土壤 AM 真菌的 Alpha 多样性有促进作用, 氮添加抑制了土壤 AM 真菌的 Alpha 多样性, 水分增加和氮素添加的交互作用促进了 AM 真菌的 Alpha 多样性增加, 并改变了土壤 AM 真菌群落组成。水分增加刺激了各生活型植物地上生物量的增加, 氮添加使多年生杂草和半灌木、小半灌木生物量显著增加, 多年生禾草生物量显著减少。此外, 多型孢子菌科的相对丰度与一二年生植物和半灌木、小半灌木生物量呈显著正相关, 一二年生植物和半灌木、小半灌木生物量在氮添加和增雨处理下增加。本研究证明了 AM 真菌群落结构在短期气候变化下具有稳定性。此外, 通过 AM 真菌丰度与各生活型植被生物量的相关性, 证明了养分资源相对匮乏的生态系统中 AM 真菌与植被具有较强连通性。

关键词: 降水变化; 氮沉降; 荒漠草原; 丛枝菌根; 群落结构

中图分类号: S154.3 文献标志码: A

Effects of Precipitation Change and Nitrogen Deposition on Soil Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) Community Structure in Desert Steppe

TU Nare¹, HONG Mei^{1,2,3*}, YE He¹, ZHANG Yaozong¹, HE Shilong¹, ZHANG Yaling¹, ZHAO Yu¹, HU Jiya⁴

(1 College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, China; 2 Inner Mongolia Key Laboratory of Soil Quality and Nutrient Resources, Hohhot 010011, China; 3 Key Laboratory of Agricultural Ecological Security and Green Development at Universities of Inner Mongolia Autonomous, Hohhot 010018, China; 4 Bahrain Right Banner Agriculture and Animal Husbandry Technology Promotion Center, Chifeng, Inner Mongolia 025150, China)

Abstract: A twelve-treatment experiment with the main plot (three water treatments: 30% increase (W), 30% reduction (R), and natural rainfall (CK) and split-plot (4 nitrogen gradients: 0 (N0), 30 (N30), 50 (N50) and 100 (N100) kg/(hm²·a) was designed in *Stipa breviflora* desert steppe to investigate the diversity and composition of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) community in soil by high-throughput sequencing. The results showed that increased moisture content promoted but nitrogen addition inhibited alpha diversity of AMF. The interaction between water increase and nitrogen addition promoted alpha diversity of AMF and changed the composition of AMF communities. Water increase increased aboveground biomass of various plants, nitrogen addition significantly increased the biomass of perennial weeds, semi-shrub and undershrub, but significantly reduced the biomass of perennial grasses. In addition, the relative abundance of Diversisporaceae was significantly and positively correlated with the biomass of biennial plants, semi-shrub and undershrub. The biomass of biennial plants, semi-shrub and undershrub increased with nitrogen addition and rainfall enhancement. This study demonstrates the stability of AMF community structure under short-term climate change. In addition, the correlation between the abundance of AMF and the biomass of various life forms of vegetation proves that AMF has strong connectivity with vegetation in ecosystems with relatively scarce nutrient resources.

Key words: Precipitation change; Nitrogen deposition; Desert steppe; Arbuscular mycorrhizal; Community structure

①基金项目: 国家自然科学基金项目(31860136)资助。

* 通讯作者(nmczhm1970@126.com)

作者简介: 图纳热(1996—), 女(蒙古族), 内蒙古乌兰察布人, 硕士研究生, 主要从事草原土壤资源利用与保护研究。E-mail: 724835512@qq.com

人类活动目前正在对全球环境产生巨大影响。自工业革命以来,农业和工业生产等人为来源的氮输入快速增长,加速了全球大气氮沉降并导致一系列生态环境问题^[1-2]。与 2000 年相比,预计到 2030 年氮沉降量将增加 50%~100%^[3],而 2050 年全球平均氮沉降速率将增加到 1860 年的 6 倍^[4]。中国是全球三大氮沉降热点地区之一^[5]。氮沉降可以提高受氮限制的生态系统生产力,但过量的氮沉降会对陆地和水生生态环境造成不利的影响,包括土壤酸化^[6]、水体富营养化^[7]和生物多样性减少^[8]等。燃烧化石燃料和不合理使用人力资源造成温室气体排放大量增加,导致全球降水格局发生变化,北半球中纬度地区年降水量整体增加^[9],而我国降水量表现出区域性特征,东北南部和西南部地区降水减少,西部地区降水增加^[10]。人为干扰带来的全球气候变化影响着生态系统,而土壤微生物在生态系统中发挥着关键作用,因此,近年来土壤微生物对环境变化的响应得到越来越多的关注。

丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhizal, AM)真菌属于球囊菌门,是一种广泛存在的古老根系相关微生物^[11],可以与大多数植物形成菌根共生,从而促进植物养分吸收、提高植物的多种抗逆性、影响地上及地下生物群落结构、改善土壤结构、调控生物地球化学循环等^[12-15]。AM 真菌参与土壤有机氮矿化、磷形态转化和生物周转过程,并通过菌丝将矿质养分元素运输至植物体内^[16],同时,还参与全球碳循环,通过影响有机质分解速率,成为土壤碳储存的关键因素^[17]。因此,AM 真菌对未来环境变化的响应有助于缓解气候变化。近年来,鉴于氮沉降过量对陆地生态系统的严重威胁和 AM 真菌重要的生态功能,国内外学者就土壤 AM 真菌对于氮沉降的响应进行了大量研究。许多研究发现,随着氮沉降的增加,AM 真菌丰富度、分类多样性和系统发育多样性降低^[18-19]。Williams 等^[20]研究发现,氮添加降低了 AM 真菌的丰度、丰富度和多样性。Zheng 等^[21]与 Kim 等^[22]的研究表明,氮添加对 AM 真菌有积极影响^[21],增加了 AM 真菌的丰富度和多样性。施氮对 AM 真菌群落影响的差异可能是由于土壤养分有效性(氮和磷)、寄主植物(组成和多样性)和试验变量(施氮的形式、数量和持续时间)的差异造成的^[23]。此外,降水形成 AM 真菌群落的重要驱动因素^[24]。在干旱和半干旱生态系统,水分有效性是生物多样性和生态系统功能的主要限制因素^[25]。水分调控研究表明,降水量的增加会影响生态系统中植物和微生物群落^[26]。与

一年生植物相比较,多年生植物虽然依赖外生菌根真菌对养分和水分进行吸收,但也依赖 AM 真菌对养分和水分的吸收^[27-28]。Li 等^[29]研究发现,降水增加对草原生态系统中 AM 真菌孢子密度和多样性有中性影响。此外,降水增加显著改变了草地生态系统 AM 真菌群落组成^[30]。

综上所述,降水变化和氮沉降是影响植物、微生物和土壤环境变化的两个重要方面。尽管 AM 真菌在陆地生态系统中起着至关重要的作用,但人们对降水变化和氮添加如何交互影响 AM 真菌群落仍知之甚少。因此,研究降水格局变化和大气氮沉降之间的交互作用对土壤 AM 真菌的影响具有重要的实际意义。短花针茅荒漠草原是我国温带荒漠草原分布最集中、最具代表性的生态系统类型之一,是对全球变化反应较为敏感的生态系统^[31]。在全球变化背景下,通过水氮控制试验,分析荒漠草原生态系统降水变化和氮沉降对土壤 AM 真菌群落的影响,探讨水氮控制对植物-土壤-AM 真菌系统的作用机制,有利于理解地下生态过程的作用与反馈,为草原生态系统保护和生态恢复建设提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验区位于内蒙古短花针茅草原生态系统野外科学试验基地,地理坐标为 41°47' N, 111°53' E,海拔 1 450 m,地形平坦开阔,无地表径流。该地区属于温带大陆性干旱半干旱气候,年平均气温 3.4 °C,年降水量 280 mm,降水主要集中在 6—9 月,占全年总降水的 70% 以上,蒸发量是降水量的 7 倍~10 倍,降水是该地区土壤水分补给的唯一方式。试验区主要植被类型为荒漠草原,建群种为短花针茅(*Stipa breviflora*),优势种为无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*),土壤类型为淡栗钙土,土壤养分贫瘠,具有高钾、低磷和少氮的特点。

1.2 试验设计

选择地形开阔、植被较均匀的地段作为试验样地,四周用围栏保护。水氮控制试验采用裂区设计,主区为自然降雨(CK)、增雨 30%(W)和减雨 30%(R) 3 个水分梯度。其中,增雨试验分别在每年 5—8 月的 1—3 日进行,通过多年对荒漠草原降雨量监测并建立模型预测未来降雨量,增加量为近 5 年(5 月 18.4%、6 月 17.0%、7 月 28.3%、8 月 36.3%)平均降雨量的 30%,通过流量表加喷头,自制喷灌系统模拟增雨;减雨试验通过减水架减少当地年平均降水量的

30%。减水架由条状凹槽式亚克力板构成, 亚克力板遮挡面积占小区面积的 30% 达到减水 30%。副区根据当地氮沉降情况并参考国际上同类研究的处理方法, 设置 0(N0)、30(N30)、50(N50)、100(N100) kg/(hm²·a) 4 个氮添加水平, 其中不包括大气氮沉降。施氮处理按照施氮量换算成小区硝酸铵(NH₄NO₃)施用量。为尽可能均匀施氮, 在生长季 5—9 月每月 1 次将每个小区施用的硝酸铵溶于 30 L 水中(在增雨处理之后), 均匀喷洒在每个小区内, N0 处理喷洒等量的水; 在非生长季(10 月—翌年 4 月)每月将每个小区施用的硝酸铵与风干土(土壤颗粒直径 < 2 mm)按肥土质量比 1 : 10 的比例充分混匀, 在无风时以模拟干沉降的方式直接撒施。试验共 12 个处理, 4 次重复。每个处理小区面积为 7 m×7 m, 各小区间设置 2 m 隔离带。试验于 2015 年 12 月开始进行。

1.3 样品采集

于 2021 年 8 月在各试验小区内使用事先消毒灭菌的直径为 1 cm 的土钻采集 0~10 cm 表层土壤。每个小区按“S”形布设取 30 个样点, 各样点土壤充分混匀, 剔除动植物残体后, 一部分存于-80 °C 冰箱用于微生物高通量测序分析, 一部分自然风干后分别过 2、0.15 mm 筛用于测定土壤理化性质。

植物群落于 2021 年 8 月中旬进行调查。在不同小区随机选择 0.5 m×0.5 m 样方, 将植物齐地面分物种剪下后装入信封袋带回实验室称其鲜重, 后采用烘干法在 105 °C 杀青 30 min, 75 °C 烘干 24 h, 称其干重。

1.4 测定方法

AM 真菌高通量测序: 称取 0.5 g 冷冻土样, 用 Fast DNA SPIN Kit for soil(MP, USA)试剂盒, 按照说明书进行总 DNA 提取, 以 NanoDrop 2000 进行 DNA 浓度和纯度的检测; 以 AML1F/AML2R 和 AMV4-5NF/AMDGR 进行两轮 PCR 扩增。利用 Illumina 公司的 Miseq PE250 平台进行测序(上海美吉生物医药科技有限公司)。

土壤理化性质的测定: 土壤 pH 采用电位法(酸度计 STARTER 2100 型, $m_{\pm} : V_{\text{水}} = 1 : 5$)进行测定; 有机质采用重铬酸钾-容量法测定; 土壤速效氮采用 2 mol/L KCl 浸提, 提取的硝态氮(NO₃⁻-N)、铵态氮(NH₄⁺-N)含量采用流动注射分析仪(AA3)测定; 有效磷采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定; 土壤含水量采用烘干法测定。

1.5 数据处理与统计分析

采用 Excel 2010 软件进行数据整理及图表制作;

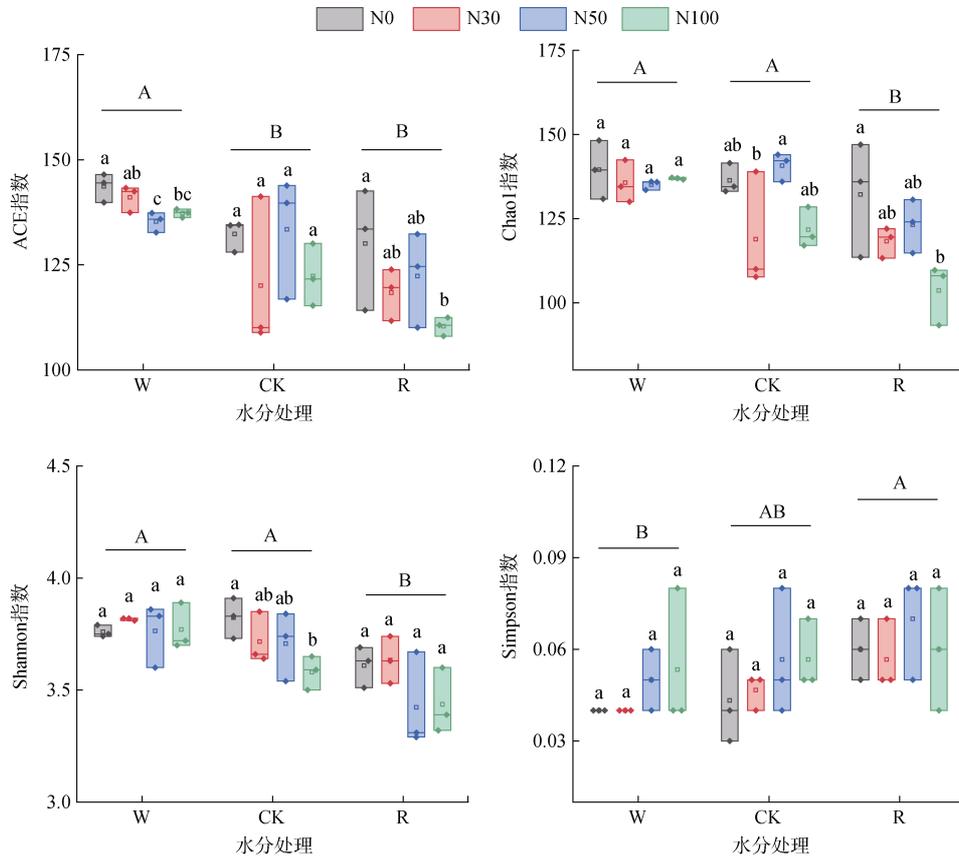
运用 SPSS 22.0 对不同氮添加处理的各项指标进行单因素方差分析(One-way ANOVA), 并用 LSD 法进行差异显著性检验, 显著水平为 $P < 0.05$; 使用 QIIME 软件计算样品的多样性指数(ACE 指数、Chao1 指数、Shannon 指数和 Simpson 指数); 利用 Origin 9.0 软件进行 Pearson 相关性分析; 主坐标(PCoA)分析采用 Bray-Curtis 算法, 表示不同处理下群落组成的变化。

2 结果与分析

2.1 氮沉降、降水变化及相互作用对 AM 真菌群落的影响

2.1.1 AM 真菌 Alpha 多样性的变化 由图 1 可知, AM 真菌 ACE 指数在 W(增雨)条件下显著高于 CK(自然降雨)和 R(减雨)条件下($P < 0.05$), 在 W 和 R 条件下 AM 真菌 ACE 指数和 Chao1 指数在施氮后均呈下降趋势。其中, 在 R 条件下 N100 处理的 ACE 指数和 Chao1 指数均显著低于 N0 处理($P < 0.05$); 在 CK 条件下, N50 处理的 ACE 指数和 Chao1 指数均高于 N0 处理, 但差异不显著($P > 0.05$)。Chao1 指数和 Shannon 指数在 R 条件下显著低于 W 和 CK 条件下($P < 0.05$)。在 W 条件下, AM 真菌 Shannon 指数在施氮条件下呈现升高趋势, 但无显著差异($P > 0.05$); 在 CK 和 R 条件下 Shannon 指数在施氮条件下均呈现下降趋势, 其中 CK 条件下 N100 处理的 Shannon 指数显著低于 N0 处理($P < 0.05$)。AM 真菌 Simpson 指数在 W 条件下显著低于 R 条件下($P < 0.05$), 且在 3 种水分条件下的变化趋势一致, 均随施氮水平的增加呈升高趋势, 但差异不显著($P > 0.05$)。

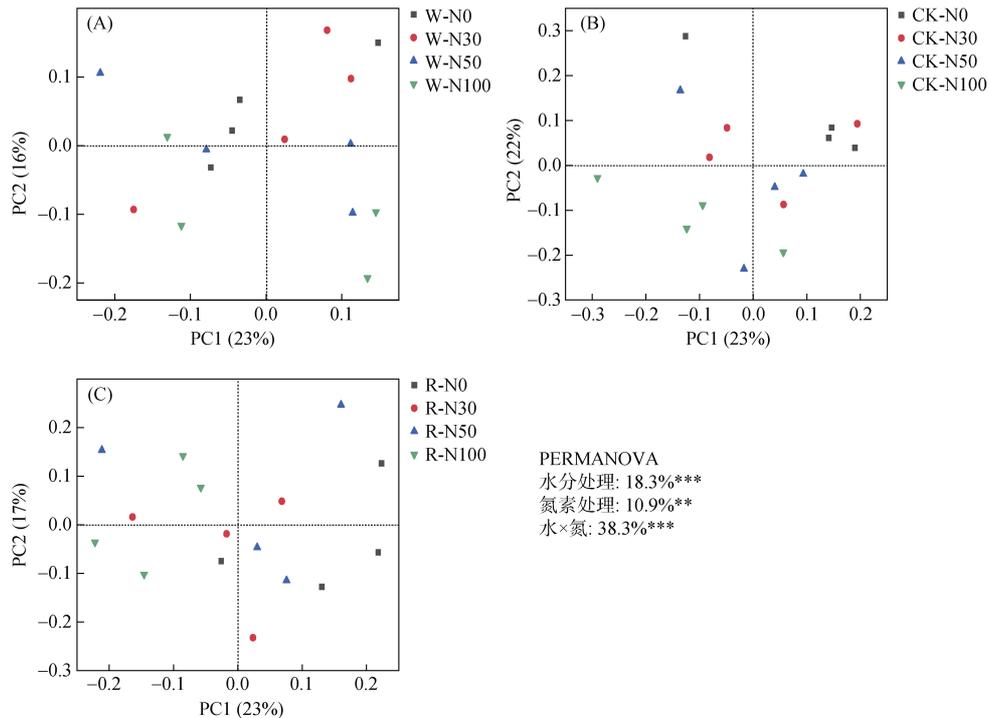
2.1.2 AM 真菌 Beta 多样性的变化 采用主坐标分析方法对各处理 AM 真菌在 OTU 水平上进行分析, 评估 AM 真菌群落间的差异。由图 2A 可以看出, PC1 贡献率为 23%, PC2 贡献率为 16%, 在 PC1 横轴方向, W-N30(表示增雨条件下 N30 处理, 以下类同)处理主要位于正半轴且与 W-N0、W-N50 和 W-N100 处理均存在较远距离。从图 2B 可以看出, PC1 和 PC2 对真菌群落结构变异的解释量分别为 23% 和 22%, CK-N30 和 CK-N50 处理分布较为集中, 与 CK-N0 和 CK-N100 处理距离较远。从图 2C 可以看出, PC1 和 PC2 对土壤 AM 真菌群落结构变异的解释量分别为 23% 和 17%, R-N30、R-N50 和 R-N100 处理分布较为集中, R-N0 处理与其他处理间距离较远, 表明施肥后真菌群落结构发生了一定程度的改变。PERMANOVA 分析表明, 水分变化解释了 18.3% 的真菌群落变化, 相反氮素处理对真菌群落的影响较



(图中不同大写字母表示不同水分处理之间差异显著($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一水分处理下不同氮素处理之间差异显著($P < 0.05$))

图 1 不同处理 AM 真菌群落多样性及组成

Fig.1 AMF community diversities and compositions under different treatments



(*、**、***分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平影响显著)

图 2 AM 真菌群落主坐标分析

Fig. 2 Principal co-ordinates analysis of AMF community structure

弱，仅解释了 10.9% 的真菌群落变化，而水氮互作解释了 38.3% 的真菌群落变化。

2.1.3 AM 真菌群落结构的变化 本研究高通量测序共获得 1 335 939 条有效序列，经对比，共得到 165 个 OUT (操作分类单元)，隶属于 1 个门 1 个纲 4 个目 4 个科 4 个属 29 个种。图 3 显示，土壤 AM 真菌群落在种水平上物种组成相对丰度较高的群体分别为 *Glomeraceae*(33.5% ~ 50.9%)、*VTX00193*(1.3% ~ 10.6%)、*VTX00304*(6.8% ~ 14.5%)、*VTX00063*(4.2% ~ 13.9%)、*VTX00222*(2.4% ~ 7.5%)和 *VTX00104*(4.1% ~ 27.0%)，占总丰度 90% 以上。在 W 条件下，随着氮添加的逐渐增加，*Glomeraceae* 和 *VTX00193* 相对丰度逐渐降低；*VTX00304* 相对丰度呈现先降低后升高的趋势，在 N30 处理出现拐点；*VTX00063* 和 *VTX00104* 相对丰度逐渐升高；*VTX00222* 相对丰度则无显著变化。

在 CK 条件下，随着氮添加水平升高，*Glomeraceae* 和 *VTX00304* 相对丰度呈现降低趋势；*VTX00193* 相对丰度则无显著变化；*VTX00063* 相对丰度呈现先降低后升高的趋势，在 N30 处理出现拐点；*VTX00222* 相对丰度呈现先升高后降低的趋势，在 N30 处理出现拐点；*VTX00104* 相对丰度呈现升高趋势。在 R 条件下，随着氮添加量的逐渐增加 *Glomeraceae* 和 *VTX00193* 相对丰度呈现降低趋势；*VTX00304* 相对丰度呈现先升高后降低的趋势，在 N50 处理出现拐点；*VTX00063* 和 *VTX00104* 相对丰度呈现升高趋势；*VTX00222* 相对丰度呈现先降低后升高的趋势，在 N50 处理出现拐点。

2.2 环境因子对氮沉降、降水变化及其相互作用的响应

2.2.1 土壤理化性质对氮沉降和降水变化的响应 由表 1 可见，水氮控制对土壤的理化性质产生了一定影

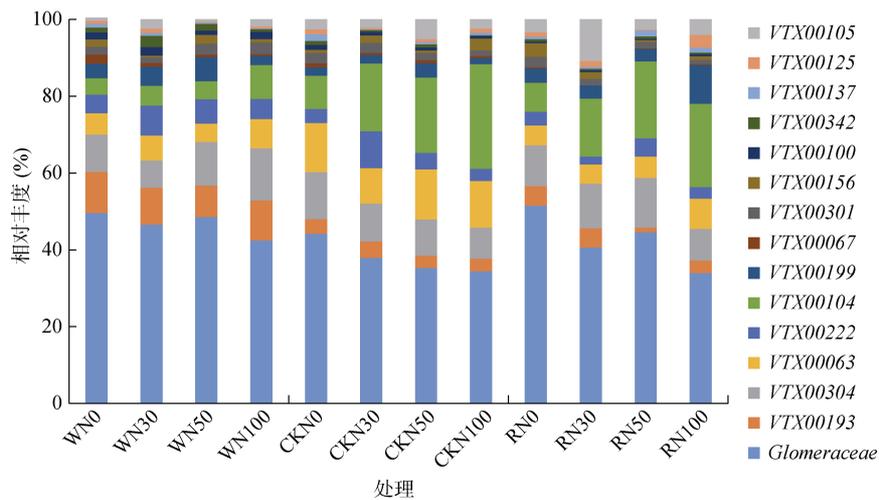


图 3 AM 真菌群落在种水平上的相对丰度
Fig. 3 Relative abundance of AMF community at species level

表 1 水氮控制对土壤理化性质的影响
Table 1 Effects of water and nitrogen control on soil physiochemical properties

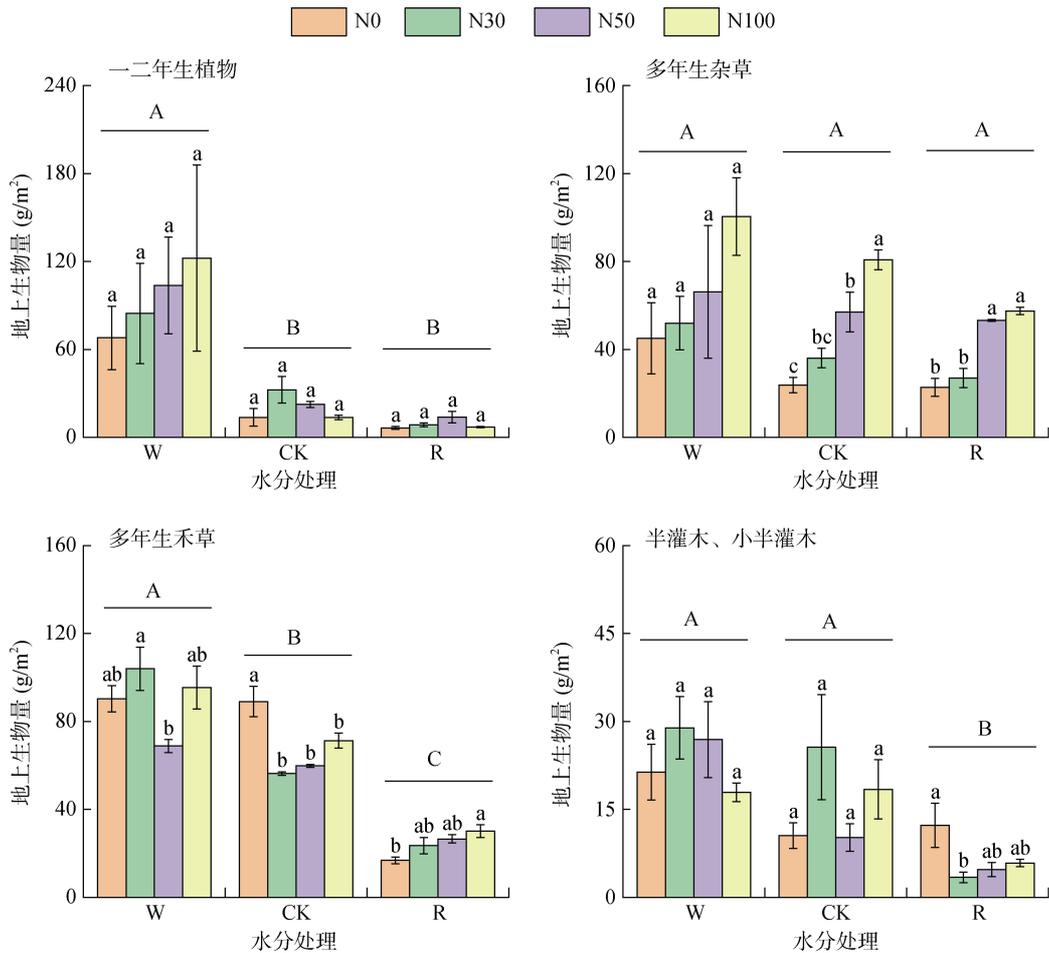
| 处理 | 有机质(g/kg) | 硝态氮(mg/kg) | 铵态氮(mg/kg) | 有效磷(mg/kg) | pH | 含水量(g/kg) | |
|----|-----------|-------------------|------------------|----------------|----------------|-----------------|------------------|
| W | N0 | 34.73 ± 0.38 bcde | 9.90 ± 1.59 c | 1.59 ± 0.32 d | 3.79 ± 0.05 e | 8.86 ± 0.03 a | 121.1 ± 0.20 ab |
| | N30 | 35.40 ± 0.13 bcd | 16.04 ± 0.68 c | 1.85 ± 0.03 d | 4.04 ± 0.03 e | 8.79 ± 0.03 a | 128.3 ± 0.10 a |
| | N50 | 38.39 ± 1.34 a | 15.02 ± 1.23 c | 3.14 ± 0.18 cd | 4.95 ± 0.02 d | 8.77 ± 0.01 a | 122.6 ± 0.10 ab |
| | N100 | 35.61 ± 0.51 abcd | 23.60 ± 2.25 c | 2.04 ± 0.77 d | 4.84 ± 0.05 d | 8.54 ± 0.02 b | 139.1 ± 0.30 a |
| CK | N0 | 32.32 ± 1.32 e | 10.80 ± 0.32 c | 1.68 ± 0.04 d | 6.30 ± 0.10 c | 8.29 ± 0.08 cde | 114.0 ± 0.10 abc |
| | N30 | 35.34 ± 0.81 bcd | 11.96 ± 0.44 c | 1.19 ± 0.03 d | 6.32 ± 0.10 c | 8.23 ± 0.02 de | 80.4 ± 0.00 bcd |
| | N50 | 36.79 ± 0.40 ab | 21.18 ± 1.69 c | 7.12 ± 0.45 c | 6.23 ± 0.09 c | 8.17 ± 0.09 ef | 90.7 ± 0.10 abcd |
| | N100 | 35.70 ± 0.29 abc | 40.32 ± 3.51 bc | 19.69 ± 0.48 b | 7.56 ± 0.21 a | 8.06 ± 0.06 f | 90.4 ± 0.10 abcd |
| R | N0 | 32.70 ± 0.90 de | 19.11 ± 0.49 c | 1.72 ± 0.20 d | 6.78 ± 0.31 bc | 8.42 ± 0.02 bc | 65.4 ± 0.00 cd |
| | N30 | 33.72 ± 0.17 cde | 64.29 ± 0.18 b | 4.75 ± 1.32 cd | 7.10 ± 0.16 ab | 8.38 ± 0.02 cd | 60.8 ± 0.00 d |
| | N50 | 34.84 ± 0.67 bcde | 97.51 ± 1.19 a | 2.71 ± 1.02 d | 7.35 ± 0.10 a | 8.27 ± 0.02 cde | 62.6 ± 0.10 d |
| | N100 | 33.90 ± 0.38 bcde | 123.08 ± 28.64 a | 42.23 ± 3.22 a | 7.49 ± 0.18 a | 8.18 ± 0.04 ef | 71.0 ± 0.00 cd |

注：表中同列不同小写字母表示各水分和氮肥处理间差异显著(P<0.05)。

响。3 种水分条件下，土壤有机质含量均呈先升高后下降的趋势，拐点出现在 N50 处理，在 W 和 CK 条件下，N50 处理土壤有机质含量较 N0 处理分别增加了 10.5% 和 13.8%，差异显著($P<0.05$)。随施氮量增加，土壤硝态氮、铵态氮、有效磷含量显著增加，且在相同氮素添加水平下，均表现为 $R>CK>W$ 趋势。随施氮量增加土壤 pH 降低，3 种水分条件下 N100 处理的 pH 均显著低于 N0 处理($P<0.05$)。相同氮素添加水平下，土壤含水量表现为 $W>CK>R$ 趋势。

2.2.2 植物组成对氮沉降和降水变化的响应 地上生物量按植物生活型表现为多年生禾草>一二年生植物>多年生杂草>半灌木、小半灌木(图 4)。一二年生植物生物量在 W 条件下显著高于 CK 和 R 条件下($P<0.05$)，在各水分条件下随着氮添加量增加呈增加

趋势，但差异不显著($P>0.05$)。多年生杂草地上生物量在 3 种水分条件下无显著差异($P>0.05$)，在 CK 和 R 条件下 N50 和 N100 处理的地上生物量显著高于各自的 N0 处理($P<0.05$)。多年生禾草地上生物量在 3 种水分条件下有显著差异($P<0.05$)，在 W 和 R 条件下随氮添加量增加呈增加的趋势，在 R 条件下 N100 处理显著高于 N0 处理($P<0.05$)；在 CK 条件下随着氮素添加量增加呈减小的趋势，N30、N50 及 N100 处理均显著低于 N0 处理($P<0.05$)。半灌木、小半灌木生物量在 R 条件下显著低于 W 和 CK 条件下($P<0.05$)，在 W 和 CK 条件下随着氮添加量增加地上生物量呈先增加后减少的趋势，且拐点出现在 N30 处理，但在 R 条件下 N30 处理的生物量达到最低值。相同氮素添加条件下，各生活型植物生物量均呈 $W>CK>R$ 。



(不同大写字母表示不同水分处理之间差异显著($P<0.05$)，不同小写字母表示同一水分处理下不同氮素处理之间差异显著($P<0.05$))

图 4 不同处理对各生活型植物地上生物量的影响

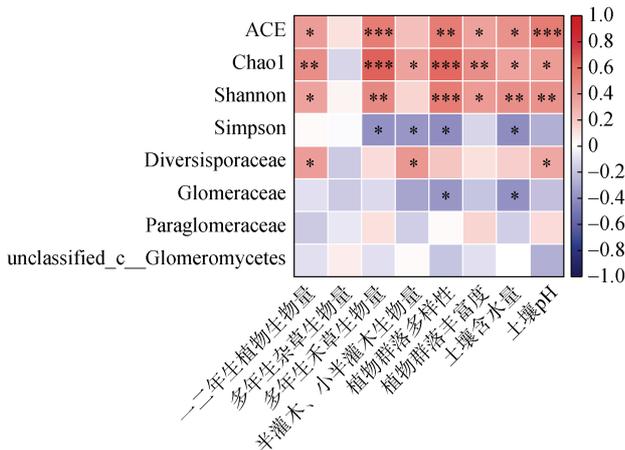
Fig. 4 Aboveground biomass of various plants under different treatments

2.3 AM 真菌群落与植被和土壤特性的相关性

由图 5 可以看出，ACE 指数与一二年生植物生物量、植物群落丰富度和土壤含水量呈显著正相关，与多年生禾草生物量、植物群落多样性和土壤 pH 呈

极显著正相关。Chao 1 指数与半灌木、小半灌木生物量、土壤含水量和土壤 pH 呈显著正相关，与一二年生植物生物量、多年生禾草生物量、植物群落多样性和植物群落丰富度呈极显著正相关。Shannon 指数

与一二年生植物生物量和植物群落丰富度呈显著正相关，与多年生禾草生物量、植物群落多样性、土壤含水量和土壤 pH 呈极显著正相关。Simpson 指数与多年生禾草、半灌木及小半灌木生物量、植物群落多样性和土壤含水量呈显著负相关。Diversisporaceae 与一二年生植物、半灌木及小半灌木生物量和土壤 pH 呈显著正相关。Glomeraceae 与植物群落多样性和土壤含水量呈显著负相关。



(Diversisporaceae 为多型孢子菌科；Glomeraceae 为球囊霉科；Paraglomeraceae 为类球囊霉科；unclassified_c_Glomeromycetes 为未分类-球囊菌纲；*、**、***分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平显著相关)

图 5 AM 真菌丰度与植物及土壤特性的相关性

Fig.5 Correlation between AMF abundance with plant and soil characteristics

3 讨论

3.1 氮沉降、降水变化对土壤理化性质的影响

短花针茅荒漠草原是草原向荒漠过渡的生态系统，对全球气候变化较为敏感^[31]，土壤环境易受降水变化和氮沉降的影响而发生变化。已有研究表明，土壤碳、氮、磷是许多生态系统生产力和物质循环的主要限制因素^[32]。本研究中，氮添加降低了土壤 pH，低氮添加下土壤 pH 未发生显著变化，是因为土壤具有一定的缓冲能力，可以使其 pH 保持稳定^[33]；但高氮添加下，土壤铵态氮含量增加，土壤硝化作用增强，从而释放更多的 H^+ ，使土壤 pH 显著降低^[34]。在相同氮添加条件下，土壤 pH 呈 $W > CK > R$ 的趋势，降水变化通过改变土壤含水量，影响土壤中缓冲溶液浓度，致使土壤 pH 发生变化。本研究结果还表明，土壤有机质含量在各水氮处理间无显著差异，随降水量和氮添加的增加而呈上升趋势，这可能是因为水分和氮沉降共同促进了植物生长，增加了凋落物产量，使得向土壤输入的有机碳增加；此外，氮添加能够降低

稳定性碳的矿化速率，减少土壤碳的输出，并且通过促进土壤腐殖质的形成使有机碳积累^[35]。本研究中，土壤硝态氮含量随土壤含水量的增加呈显著下降趋势。Zhou^[36]等研究认为，增加降水可以通过调节土壤孔隙度大小使氮素在土壤中转移，但水分过多会引起土壤中的氮淋溶^[37]，导致土壤氮含量降低，与铵态氮相较硝态氮更易淋溶。本研究中，随着氮添加量增加，土壤硝态氮含量呈上升趋势，而土壤铵态氮含量变化不显著，可能是因为样地所在的荒漠草原属于碱性土壤，土壤表层的铵态氮易以 NH_3 形式挥发^[38]。氮添加增加了土壤有效磷含量，一方面可能是由于在受氮限制的荒漠草原氮添加促进了微生物对有机质的分解，从而加速了磷素矿化和向土壤中的归还^[39]，另一方面氮沉降可能使土壤磷酸酶活性增强，促进土壤中含磷有机物的分解，导致土壤磷的有效性增加，使土壤有效磷含量有所提高^[40]。与 CK 条件下相比，R 条件下对有效磷的影响不明显，但 W 条件下显著降低了土壤有效磷含量，一方面可能是由于增雨使土壤水分有效性提高，从而促进植物生长以及对土壤养分的吸收，另一方面，试验区土壤类型为淡栗钙土，保水能力较差，连续多年增雨使试验区土壤养分淋溶增加，从而导致有效磷含量降低^[41]。

3.2 降水变化和氮沉降对土壤 AM 真菌多样性和组成的影响

水分和氮素一直是荒漠草原的主要限制因子，水氮交互作用通过改变土壤养分状况进而对土壤 AM 真菌群落产生影响。水氮处理下土壤 AM 真菌 Alpha 多样性变化趋势相同，可能是由于草原生态系统土壤 AM 真菌已经适应了持续氮素输入。本研究中，不同水分条件下，氮添加降低了 ACE 指数和 Chao1 指数，在 CK 和 R 条件下有显著差异，且呈 $W > CK > R$ 的趋势。Shannon 指数在 W 条件下，随氮添加增加而升高，但在 CK 和 R 条件下，随氮添加量增加而逐渐降低。Simpson 指数在不同水分条件下，随氮添加量增加而升高，且呈 $R > CK > W$ 的趋势。氮素添加能够改变土壤 AM 真菌群落^[42]，氮肥通过改变土壤养分状况进而影响 AM 真菌多样性。原因可能是施氮后土壤养分富集，能够满足植物自身生长需求，不需要 AM 真菌提供更多的养分^[43]，此时植物不会向 AM 真菌提供额外的光合产物，造成 AM 真菌物种内部激烈竞争，导致 AM 真菌多样性下降^[44]。水分处理对 AM 真菌 Alpha 多样性指数有极显著影响。AM 真菌具有大量的菌丝结构，可以促进植物对营养的吸收，导致其对水分的响应比较灵敏^[45-46]。本研究发现，在

半干旱草原,无论氮沉降与否,降水量的增加均会显著增加 AM 真菌多样性指数,这一结果与以往的研究结果一致,即降水增加对半干旱生态系统 AM 真菌多样性有正向影响^[47]。在 W 条件下,Shannon 指数随氮添加水平升高而逐渐升高,这表明水分在氮素作用的发挥中至关重要,氮素和水分对土壤 AM 真菌多样性的变化存在互作效应。这可能是因为降水增加导致土壤中溶解的硝态氮增加,进而降低了土壤 pH^[48],从而改变了土壤 AM 真菌多样性。Zhang 等^[26]研究也发现,降水增加可改变氮添加对土壤微生物群落的影响,当水分充足时,氮添加对土壤微生物存在正面效应。本研究的结果显示,长期施氮增雨改变了土壤 AM 真菌群落结构,这与之前很多草原生态系统中的研究结果一致^[42]。这可能是因为随着氮添加而增加的有机碳会促进偏喜碳的 AM 真菌生长繁殖,从而导致 AM 真菌群落结构发生变化^[49]。此外,一些研究表明,土壤 pH 对 AM 真菌以及丛枝菌根形成都会有直接影响^[50],通常 AM 真菌喜好中性至碱性的土壤环境^[49]。

Zheng 等^[21]在高寒草甸生态系统的研究发现,施氮通过改变土壤有机碳和植物群落来间接影响 AM 真菌群落。本研究相关性分析也证实 AM 真菌多样性与植物物种多样性显著正相关。这是由于 AM 真菌一方面可以通过帮助宿主植物吸收水分和养分,促进植物生长,提高植物的适应性^[51],另一方面植物可以为 AM 真菌提供碳水化合物,促进 AM 真菌生长^[52]。Yang 等^[53]在温带典型草原生态系统的研究发现,降水增加和氮添加显著改变了植物群落结构,而这个变化是由水分介导的。氮添加增加有助于植物地上生物量的增加,单一水分添加使得地上生物量增加,水氮交互作用下水分的添加有利于氮素肥效的释放,更有利于地上生物量的积累,从而改变生态系统结构和功能^[54]。本研究中,各生活型植物生物量整体上呈 W>CK>R,与前人对荒漠草原地上生物量研究结果相似^[55];CK 和 R 条件下,氮添加使多年生杂草的地上生物量显著增加($P<0.05$);R 条件下氮添加使半灌木、小半灌木的生物量显著下降($P<0.05$);CK 条件下氮添加使多年生禾草的地上生物量显著下降($P<0.05$)。同等水分条件下氮添加均有利于各生活型植物生物量的积累,而水氮交互作用下,水分可以促进氮素肥效的释放,导致生物量显著增加,R 条件下则相反,但植物对氮素的吸收有一定的阈值,原因可能与植物对养分的吸收特性有关^[56]。W 条件下氮添加有利于一二年

生植物、多年生杂草和多年生禾草生物量分配比增加,CK 条件下氮添加有利于多年生杂草和半灌木、小半灌木生物量分配比增加,说明不同水氮处理对不同植物生活型生物量影响不同。

水分和氮素二者交互作用可改变土壤环境。已有研究表明,区域尺度下环境因子对 AM 真菌群落结构有重要影响^[57]。李雪静等^[52]的研究证实土壤 pH 是 AM 真菌多样性和群落结构的重要驱动因子之一。有研究表明,pH 影响 AM 真菌的产孢率、菌丝形成和生长,进而能够改变 AM 真菌的群落组成^[58]。同时,全球变化能够通过地上植物群落覆盖度、多样性和生产力来影响土壤 AM 真菌群落^[59]。AM 真菌是共生真菌,可以与大多数植物形成菌根共生^[12]。本研究相关分析也证实 AM 真菌多样性与植物物种多样性显著正相关。这是由于 AM 真菌一方面能促进植物对土壤养分和水分的吸收,从而促进植物的生长^[60],另一方面植物能够为 AM 真菌提供碳水化合物,促进 AM 真菌的生长和共生体系建成^[61]。

4 结论

本试验条件下,增雨处理对土壤 AM 真菌的 Alpha 多样性有促进作用,氮添加抑制了土壤 AM 真菌的 Alpha 多样性,水分增加和氮素添加的交互作用促进了 AM 真菌的 Alpha 多样性增加,并改变了土壤 AM 真菌群落组成。此外,多型孢子菌科的相对丰度与一二年生植物和半灌木、小半灌木生物量呈显著正相关,一二年生植物和半灌木、小半灌木生物量在氮添加和增雨处理下增加。本研究证明了 AM 真菌群落结构在短期气候变化下具有稳定性。此外,AM 真菌丰度与各生活型植被生物量的相关性,证明了养分资源相对匮乏的生态系统中 AM 真菌与植被具有较强连通性。

参考文献:

- [1] Williams J J, Lynch J A, Saros J E, et al. Critical loads of atmospheric N deposition for phytoplankton nutrient limitation shifts in western U.S. mountain lakes[J]. *Ecosphere*, 2017, 8(10): e01955.
- [2] Stevenazzi S, Camera C A S, Masetti M, et al. Atmospheric nitrogen depositions in a highly human-impacted area[J]. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2020, 231(6): 1–19.
- [3] Reay D S, Dentener F, Smith P, et al. Global nitrogen deposition and carbon sinks[J]. *Nature Geoscience*, 2008, 1(7): 430–437.
- [4] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, et al. Nitrogen cycles: Past, present, and future[J]. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2): 153–226.

- [5] Wen Z, Xu W, Li Q, et al. Changes of nitrogen deposition in China from 1980 to 2018[J]. *Environment International*, 2020, 144: 106022.
- [6] Johnson J, Graf Pannatier E, Carnicelli S, et al. The response of soil solution chemistry in European forests to decreasing acid deposition[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3603–3619.
- [7] Zhan X Y, Bo Y, Zhou F, et al. Evidence for the importance of atmospheric nitrogen deposition to eutrophic Lake Dianchi, China[J]. *Environmental Science & Technology*, 2017, 51(12): 6699–6708.
- [8] Midolo G, Alkemade R, Schipper A M, et al. Impacts of nitrogen addition on plant species richness and abundance: A global meta-analysis[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(3): 398–413.
- [9] 丁一汇. 中国的气候变化及其预测[M]. 北京: 气象出版社, 2016.
- [10] Yan Z Q, Qi Y C, Dong Y S, et al. Precipitation and nitrogen deposition alter litter decomposition dynamics in semiarid temperate steppe in inner Mongolia, China[J]. *Rangeland Ecology & Management*, 2018, 71(2): 220–227.
- [11] Lu M Z, Hedin L O. Global plant-symbiont organization and emergence of biogeochemical cycles resolved by evolution-based trait modelling[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(2): 239–250.
- [12] 刘蕾, 肖广敏, 王凌, 等. 设施蔬菜土壤丛枝菌根真菌多样性及群落构建的季相变化[J/OL]. *土壤学报*, 2022: 1–11. (2022-08-29). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20220826.1224.004.html>.
- [13] 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[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(8): 1683–1690.
- [14] Zhang S J, Lehmann A, Zheng W S, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain yields: A meta-analysis[J]. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 543–555.
- [15] Rillig M C, Mummey D L. Mycorrhizas and soil structure[J]. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 41–53.
- [16] 石晶晶, 张林, 江飞焰, 等. AM 真菌菌丝际细菌具有固氮解磷双重功能[J]. *土壤学报*, 2021, 58(5): 1289–1298.
- [17] Zhang J, Tang X L, Zhong S Y, et al. Recalcitrant carbon components in glomalin-related soil protein facilitate soil organic carbon preservation in tropical forests[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 2391.
- [18] Chen Y L, Xu Z W, Xu T L, et al. Nitrogen deposition and precipitation induced phylogenetic clustering of arbuscular mycorrhizal fungal communities[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 233–242.
- [19] Camenzind T, Hempel S, Homeier J, et al. Nitrogen and phosphorus additions impact arbuscular mycorrhizal abundance and molecular diversity in a tropical montane forest[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3646–3659.
- [20] Williams A, Manoharan L, Rosenstock N P, et al. Long-term agricultural fertilization alters arbuscular mycorrhizal fungal community composition and barley (*Hordeum vulgare*) mycorrhizal carbon and phosphorus exchange[J]. *New Phytologist*, 2017, 213(2): 874–885.
- [21] Zheng Y, Kim Y C, Tian X F, et al. Differential responses of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen addition in a near pristine Tibetan alpine meadow[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 89(3): 594–605.
- [22] Kim Y C, Gao C, Zheng Y, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal community response to warming and nitrogen addition in a semiarid steppe ecosystem[J]. *Mycorrhiza*, 2015, 25(4): 267–276.
- [23] Han Y F, Feng J G, Han M G, et al. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen addition: A meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(12): 7229–7241.
- [24] Veresoglou S D, Caruso T, Rillig M C. Modelling the environmental and soil factors that shape the niches of two common arbuscular mycorrhizal fungal families[J]. *Plant and Soil*, 2013, 368(1): 507–518.
- [25] Füzy A, Biró B, Tóth T, et al. Drought, but not salinity, determines the apparent effectiveness of halophytes colonized by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(11): 1181–1192.
- [26] Zhang N L, Wan S Q, Guo J X, et al. Precipitation modifies the effects of warming and nitrogen addition on soil microbial communities in northern Chinese grasslands[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89: 12–23.
- [27] 蒲子天, 张林, 张弛, 等. 丛枝菌根真菌与植物共生影响植物水分状态的研究进展[J]. *土壤*, 2022, 54(5): 882–889.
- [28] Primieri S, Magnoli S M, Koffel T, et al. Perennial, but not annual legumes synergistically benefit from infection with arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia: A meta-analysis[J]. *The New Phytologist*, 2022, 233(1): 505–514.
- [29] Li X L, Zhu T Y, Peng F, et al. Inner Mongolian steppe arbuscular mycorrhizal fungal communities respond more strongly to water availability than to nitrogen fertilization[J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(8): 3051–3068.
- [30] Sun X, Gao C, Guo L D. Changes in arbuscular mycorrhizal fungus community along an exotic plant *Eupatorium adenophorum* invasion in a Chinese secondary forest[J]. *Journal of Microbiology*, 2013, 51(3): 295–300.
- [31] 高雪峰, 韩国栋, 张国刚. 短花针茅荒漠草原土壤微生物群落组成及结构[J]. *生态学报*, 2017, 37(15): 5129–5136.
- [32] 张梦歌, 尹可敬, 石兆勇, 等. 钼矿开采对球囊霉素相关土壤蛋白和土壤化学计量特性的影响[J]. *土壤*, 2022, 54(3): 517–523.
- [33] Glaser K, Hackl E, Inselsbacher E, et al. Dynamics of ammonia-oxidizing communities in barley-planted bulk soil and rhizosphere following nitrate and ammonium fertilizer amendment[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 74(3): 575–591.

- [34] Khalil M I, Rahman M S, Schmidhalter U, et al. Nitrogen fertilizer-induced mineralization of soil organic C and N in six contrasting soils of Bangladesh[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2007, 170(2): 210–218.
- [35] Zak D R, Freedman Z B, Upchurch R A, et al. Anthropogenic N deposition increases soil organic matter accumulation without altering its biochemical composition[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(2): 933–944.
- [36] Zhou X Q, Chen C R, Wang Y F, et al. Soil extractable carbon and nitrogen, microbial biomass and microbial metabolic activity in response to warming and increased precipitation in a semiarid Inner Mongolian grassland[J]. *Geoderma*, 2013, 206: 24–31.
- [37] 刘禹, 李兴福, 丁成翔, 等. 短期增水对高寒草甸补播草地植被群落和土壤养分的影响[J]. *草地学报*, 2019, 27(6): 1622–1632.
- [38] Beier C, Emmett B, Gundersen P, et al. Novel approaches to study climate change effects on terrestrial ecosystems in the field: Drought and passive nighttime warming[J]. *Ecosystems*, 2004, 7(6): 583–597.
- [39] 刘沛帆. 模拟氮沉降对北方针叶林土壤性质、微生物群落结构及氮循环过程的影响[D]. 桂林: 广西师范大学, 2022.
- [40] 王苾蓉. 模拟氮沉降和酸化对云雾山草地土壤性质的影响[D]. 西安: 陕西师范大学, 2020.
- [41] 黄菊莹, 余海龙, 刘吉利, 等. 控雨对荒漠草原植物、微生物和土壤 C、N、P 化学计量特征的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(15): 5362–5373.
- [42] 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 and Biochemistry*, 2014, 69: 371–381.
- [43] Lin X G, Feng Y Z, Zhang H Y, et al. Long-term balanced fertilization decreases arbuscular mycorrhizal fungal diversity in an arable soil in North China revealed by 454 pyrosequencing[J]. *Environmental Science & Technology*, 2012, 46(11): 5764–5771.
- [44] Johnson N C, Wilson G W T, Bowker M A, et al. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(5): 2093–2098.
- [45] Attarzadeh M, Balouchi H, Rajaie M, et al. Growth and nutrient content of *Echinacea purpurea* as affected by the combination of phosphorus with arbuscular mycorrhizal fungus and *Pseudomonas fluorescent* bacterium under different irrigation regimes[J]. *Journal of Environmental Management*, 2019, 231: 182–188.
- [46] 邱丽丽, 张佳宝, 赵炳梓. 两个品种玉米根际土壤微生物和酶活性对水分胁迫的响应[J]. *中国土壤与肥料*, 2022(9): 194–202.
- [47] Gao C, Kim Y C, Zheng Y, et al. Increased precipitation, rather than warming, exerts a strong influence on arbuscular mycorrhizal fungal community in a semiarid steppe ecosystem[J]. *Botany*, 2016, 94(6): 459–469.
- [48] 王杰, 李刚, 修伟明, 等. 氮素和水分对贝加尔针茅草原土壤酶活性和微生物量碳氮的影响[J]. *农业资源与环境学报*, 2014, 31(3): 237–245.
- [49] Oehl F, Laczko E, Bogenrieder A, et al. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(5): 724–738.
- [50] 向丹, 徐天乐, 李欢, 等. 丛枝菌根真菌的生态分布及其影响因子研究进展[J]. *生态学报*, 2017, 37(11): 3597–3606.
- [51] Wei X T, Shi Y N, Qin F W, et al. Effects of experimental warming, precipitation increase and their interaction on AM fungal community in an alpine grassland of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2021, 102: 103272.
- [52] 李雪静, 徐天乐, 陈保冬, 等. 荒漠和草原生态系统丛枝菌根真菌多样性和群落结构[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(10): 2734–2743.
- [53] Yang H J, Li Y, Wu M Y, et al. Plant community responses to nitrogen addition and increased precipitation: The importance of water availability and species traits[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(9): 2936–2944.
- [54] 文海燕, 傅华, 牛得草, 等. 大气氮沉降对黄土高原土壤氮特征的影响[J]. *草业科学*, 2013, 30(5): 694–698.
- [55] 李静, 红梅, 闫瑾, 等. 短花针茅荒漠草原植被群落结构及生物量对水氮变化的响应[J]. *草业学报*, 2020, 29(9): 11.
- [56] 高海燕, 红梅, 霍利霞, 等. 水氮耦合对荒漠草原植物物种多样性及生物量的影响[J]. *草业科学*, 2018, 35(1): 36–45.
- [57] Xiang D, Veresoglou S D, Rillig M C, et al. Relative importance of individual climatic drivers shaping arbuscular mycorrhizal fungal communities[J]. *Microbial Ecology*, 2016, 72(2): 418–427.
- [58] Xiang D, Verbruggen E, Hu Y J, et al. Land use influences arbuscular mycorrhizal fungal communities in the farming-pastoral ecotone of Northern China[J]. *The New Phytologist*, 2014, 204(4): 968–978.
- [59] Yang C, Hamel C, Schellenberg M P, et al. Diversity and functionality of arbuscular mycorrhizal fungi in three plant communities in semiarid grasslands National Park, Canada[J]. *Microbial Ecology*, 2010, 59(4): 724–733.
- [60] Jansa J, Erb A, Oberholzer H R, et al. Soil and geography are more important determinants of indigenous arbuscular mycorrhizal communities than management practices in Swiss agricultural soils[J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23(8): 2118–2135.
- [61] Hiiesalu I, Pärtel M, Davison J, et al. Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi: Associations with grassland plant richness and biomass[J]. *New Phytologist*, 2014, 203(1): 233–244.