

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.09.001

引用格式:刘思彤,高英志.碳输入与氮添加对草地生态系统丛枝菌根真菌影响的研究进展[J].草地学报,2026,34(9):3141—3151

LIU Si-tong, GAO Ying-zhi. Research Progress on the Effects of Carbon Inputs and Nitrogen Addition on Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Grassland Ecosystems[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(9):3141—3151

碳输入与氮添加对草地生态系统丛枝菌根真菌影响的研究进展

刘思彤^{1,2}, 高英志^{2*}

(1. 广州大学大湾区环境研究院, 珠江三角洲水质安全与保护教育部重点实验室, 广东 广州 510006;
2. 新疆农业大学草业学院, 西部干旱荒漠区草地资源与生态教育部重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830052)

摘要:丛枝菌根真菌(AMF)是草地植物获取养分、维持土壤结构的关键共生微生物。本文从碳输入类型、氮添加及其交互作用的角度,总结了草地AMF在定殖、菌丝生长、群落组成和共生网络等方面的研究进展。大气CO₂富集主要通过增加植物地下碳分配促进AMF菌丝生长和生物量积累;生物炭和有机肥能改善土壤孔隙结构与养分保持条件,提升AMF定殖和群落恢复能力;可溶性碳输入的效果则受植物功能群及氮磷供给的共同调节。长期或高强度氮添加通常抑制AMF,这与土壤酸化、植物菌根碳投入减少及群落重组密切相关。碳氮交互作用受碳源类型、氮遗留效应和土壤有效养分供给制约。因此,未来需加强碳输入类型可比性研究,明确碳源、施氮强度与持续时间共同调控AMF响应的边界条件,为草地土壤养分调控和退化草地恢复提供科学参考。

关键词:丛枝菌根真菌;草地生态系统;碳输入;氮添加;菌根共生

中图分类号:Q938.1

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)09-3141-11

Research Progress on the Effects of Carbon Inputs and Nitrogen Addition on Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Grassland Ecosystems

LIU Si-tong^{1,2}, GAO Ying-zhi^{2*}

(1. Key Laboratory of Ministry of Education for Water Quality and Conservation of the Pearl River Delta, Institute of Environmental Research at Greater Bay Area, Guangzhou University, Guangzhou, Guangdong Province 510006, China; 2. College of Grassland Science, Xinjiang Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology of Western Arid Desert Area of the Ministry of Education, Urumqi, Xinjiang 830052, China)

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are key symbiotic microorganisms that support nutrient acquisition by grassland plants and contribute to soil structure maintenance. This review synthesizes current progress on how different forms of carbon input, nitrogen addition, and their interactions influence AMF in grassland ecosystems, focusing on colonization, hyphal growth, community composition, and symbiotic network structure. Elevated atmospheric CO₂ mainly promotes AMF hyphal growth and biomass accumulation by increasing belowground carbon allocation in plants. Biochar application and organic fertilizer addition improve soil physical properties and nutrient retention, thereby facilitating AMF colonization and community recovery. In contrast, the effects of soluble organic carbon inputs are moderated by plant functional group identity and nitrogen-phosphorus availability. Long-term or high-intensity nitrogen addition generally suppresses AMF, a response closely associated with soil acidification, reduced carbon allocation to mycorrhizae, and reorganization of AMF communities. The interactive effects of carbon inputs and nitrogen addition are constrained by carbon source characteristics, nitrogen legacy effects, and the availability of soil nutrients. Future research should increase the comparability of carbon input studies, clarify the combined regulatory roles of carbon source, nitrogen addition

收稿日期:2026-01-07;修回日期:2026-05-22

基金项目:中央引导地方科技发展资金(ZYYD2025QY07)资助

作者简介:刘思彤(1996-),女,满族,吉林长春人,博士,主要从事草地生态学方向研究,E-mail:liust@gzhu.edu.cn,*通信作者 Author for correspondence, E-mail:gaoyz108@nenu.edu.cn

intensity and duration on AMF responses, and provide theoretical support for soil nutrient management and degraded grassland restoration.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi; Grassland ecosystem; Carbon input; Nitrogen addition; Mycorrhizal symbiosis

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)广泛分布于陆地生态系统,可与全球80%以上的维管植物建立共生关系,是连接植物根系、土壤和微生物过程的重要类群^[1-2]。在草地生态系统中,AMF不仅能通过根外菌丝帮助宿主植物获取氮、磷等限制性养分,还参与土壤团聚体形成和有机碳稳定过程,对植物群落维持、养分循环和生态系统稳定性具有重要作用^[3-4]。然而,现有研究多从单一资源输入或单一AMF指标出发讨论其生态响应,对不同碳输入形式、氮添加过程及其交互影响的整合研究仍存在不足。因此,梳理AMF在碳输入与氮添加背景下的响应特征,有助于明确草地地下共生关系对外源资源变化的响应机制,并为草地土壤养分调控和退化草地恢复研究提供基础。

近年来,关于碳输入和氮添加影响草地AMF的研究逐渐增多,相关工作涉及大气CO₂富集、可溶性有机碳输入、生物炭和有机肥施用以及不同强度氮添加等处理^[5-10]。这些研究分别关注了AMF定殖、根外菌丝、生物量、群落组成和共生网络等响应指标^[5-8,10-12]。需要注意的是,不同处理虽然都与外源资源输入有关,但其生态含义并不相同。大气CO₂富集主要通过植物光合碳固定和地下碳分配影响AMF^[6,13-14];有机肥和生物炭往往同时改变土壤理化性质、养分供给和微生境条件^[7,9,15-17];可溶性有机碳更容易影响根际可利用底物、微生物竞争和养分周转过程^[5,8,18];氮添加对AMF的影响则与施氮强度、持续时间、土壤酸化和氮磷限制作用有关^[10,19-20]。

目前,关于草地AMF对碳输入或氮添加的响应研究仍较为分散。不同研究在碳输入类型、氮添加强度与持续时间、宿主植物组成、土壤氮磷供给关系和AMF评价指标等方面差异较大,仍缺乏统一梳理^[21-22]。这容易导致将生态含义不同的处理直接比较,也容易把AMF定殖率、根外菌丝、生物量、群落组成和共生网络等不同层面的响应简单等同。这不仅限制了对碳输入与氮添加交互作用的解释,也使后续研究难以判断哪些现象具有相对普遍性,哪些结果主要受特定植物或土壤背景控制^[23]。因此,本文将不同碳输入类型、氮添加效应及二者交

互作用放在同一综述框架,区分草地生态系统中AMF定殖、菌丝生长、生物量、群落组成和共生网络等差异化响应,进一步明晰宿主植物差异、植物群落变化和土壤环境调节在其中的作用。本文旨在凝练草地AMF对碳氮输入变化的主要响应特征,识别当前研究中的关键问题,并为后续机制研究、草地土壤养分调控和退化草地恢复提供参考。

1 碳输入变化对草地AMF的影响

碳输入对AMF的影响与碳源类型及其调节方式密切相关。大气CO₂富集、可溶性有机碳输入、生物炭施用和有机肥投入分别涉及植物碳分配、根际底物供应、土壤理化改良和复合养分输入。基于此,需要从碳输入类型、宿主植物差异、植物群落与土壤环境三个方面,梳理其对草地AMF定殖、菌丝生长和群落组成的影响。

1.1 碳输入类型及其作用路径

有机肥是草地管理中常见的含碳投入形式,其作用通常伴随土壤养分供给和根际微生物过程的变化。青藏高原研究表明,有机肥添加显著提高垂穗披碱草(*Elymus nutans* Griseb.)根系AMF定殖率并促进相关结构发育^[9]。在老芒麦(*Elymus sibiricus* L.)非根际与根际土壤中,短期有机肥施用也改变了AMF多样性、物种丰富度及优势属相对丰度,并表现出根系相关的空间差异^[17]。这些结果说明,有机肥对AMF的影响并非单一碳源效应,而是与有机碳输入、养分释放、植物生长和根际微环境变化协同相关。由于其分解和矿化过程会同时影响氮、磷等养分有效性,有机肥作用更适理解解为复合资源输入对植物与AMF互作关系的调节。

大气CO₂富集并不直接向土壤中加入有机碳,而是通过提高植物光合碳固定能力,增加根系生长、根系分泌物和地下碳分配,从而改变AMF可获得的宿主碳资源。已有研究显示,大气CO₂富集可增强野燕麦(*Avena fatua* L.)根系AMF定殖能力^[13]。相关综述和荟萃分析也表明,大气CO₂富集常促进AMF根外菌丝长度和生物量增加,但定殖

率、孢子密度和群落组成的响应并不完全一致^[6,14]。这种差异说明,植物新增光合产物向地下共生体系的分配过程并不稳定,其对AMF的影响还可能受到土壤氮磷有效性、宿主植物类型以及AMF功能类群差异的共同调节。目前,不同草地生态系统中地下碳分配变化与AMF群落响应之间的耦合关系仍缺乏统一认识。

可溶性有机碳输入主要改变根际短期可利用碳供给,并影响根际微生物活性与资源利用过程。以蔗糖添加为代表的易分解碳源进入土壤后,可被异养微生物快速利用,从而改变根际碳循环和养分转化过程^[18]。已有研究表明,蔗糖添加显著降低豆科植物根系AMF定殖率,而对禾本科植物影响较小^[8,18]。因此,不同宿主植物对可溶性碳输入的响应存在差异,其影响可能与植物养分获取策略、根际资源分配及土壤养分有效性变化有关。与有机肥相比,可溶性有机碳输入持续时间较短,对AMF的影响也更易受到植物类型和土壤背景条件的调节。

生物炭施用则更接近理化改良型碳输入。与蔗糖等易分解碳源不同,生物炭结构相对稳定,通常不以直接提供AMF可利用碳为主要作用方式,而是通过改善土壤孔隙结构、保水性、pH和养分保持能力影响AMF生长环境。在退化高寒草地中,生物炭施用可提高土壤有机碳、全氮和有效磷含量,并促进AMF相对生物量增加^[7]。在重金属胁迫条件下,生物炭对AMF的促进作用表现得更为明显。已有研究表明,生物炭施用可提高三叶草(*Trifolium pratense* L.)根系AMF定殖率和繁殖潜力,从而缓解重金属胁迫对植物与菌根互作的不利影响^[15]。此外,生物炭与AMF配施可能通过固定重金属、改善微生境和促进球囊霉素相关土壤蛋白积累,增强菌根体系对污染环境的适应能力^[16]。因此,生物炭对AMF的影响与土壤初始状况密切相关,在退化、贫瘠或胁迫环境中更容易表现出正向作用。

总体而言,不同碳输入类型对AMF的影响具有不同的主导路径:大气CO₂富集主要依赖植物地下碳分配,有机肥同时改变碳和养分供应,蔗糖等可溶性碳源更易影响根际短期资源利用过程,而生物炭主要通过土壤理化环境调节AMF生长条件。由于不同碳输入往往同时伴随植物生长、土壤养分

和微生物过程变化,碳输入本身的独立效应较难区分。此外,不同研究所采用的AMF评价指标(定殖率、根外菌丝、生物量、群落组成等)之间并不一定同步响应,这进一步增加了结果比较的复杂性。以下两节将分别从宿主植物差异和植物群落与土壤环境角度,进一步分析这些因素如何调节碳输入对AMF的影响。

1.2 宿主植物种类与功能群差异对AMF的影响

草地植物对AMF的依赖程度存在差异,碳输入变化对AMF的影响也会受到宿主植物种类和功能群组成的调节。植物是否维持较高的菌根投入,通常与AMF提供的养分获取和抗逆收益有关。当外源碳输入改变根际底物供应或养分可利用性时,不同植物可能通过调整根系生长、根系分泌和菌根碳投入,表现出不同的AMF响应。

可溶性有机碳输入对不同植物功能群的影响较为典型。如前所述,蔗糖添加显著降低豆科植物根系AMF定殖率,而对禾本科植物影响较小^[18]。这一结果说明,相较于禾本科植物,豆科植物同时涉及根瘤固氮和菌根共生等过程,其对根际资源变化的响应可能更为敏感。不同植物在根系形态、养分获取方式及根际资源分配上的差异,也会进一步影响AMF定殖过程。

除了蔗糖外,其他碳输入处理在不同宿主植物之间也表现出差异。例如,有机肥添加可显著提高*E. nutans*的AMF定殖率^[9],而相同处理在*E. sibiricus*的非根际与根际土壤中则改变了AMF群落组成,包括降低近明球囊霉属(*Claroideoglomus*)的相对丰度^[17]。大气CO₂富集可增强*A. fatua*的AMF定殖能力^[13];这些结果提示,同一碳输入处理对不同宿主植物的效应方向或强度可能不同,且部分效应具有根系空间特异性。

由此可见,宿主植物差异是解释碳输入条件下AMF响应不一致的重要因素。不同宿主植物在根系形态、根系分泌物、养分需求和菌根依赖程度方面存在差异,这会进一步影响AMF定殖强度和群落组成。部分植物所关联的AMF类群也可能不同,碳输入后更容易表现为类群替代,而不一定表现为整体定殖率同步变化。因此,在比较不同研究结果时,需要结合具体的宿主植物种类和观测指标进行分析。

1.3 植物群落和土壤环境变化对 AMF 群落的影响

在草地生态系统中,AMF 不仅受单一宿主植物种类影响,也受到植物群落组成和土壤环境变化的共同作用。植物群落为 AMF 提供根系空间和碳源,不同植物种的相对优势度、根系性状和功能群比例变化,都会改变 AMF 的宿主基础。当碳输入促进某些植物生长或改变植物群落组成时,AMF 群落也可能随之发生变化。

以生物炭为例,退化高寒草地研究表明,随着生物炭施用比例由 0% 上升至 2%,0~10 cm 土层 AMF 生物量显著上升,优势类群扩张,同时土壤有机碳、全氮及有效磷含量同步提高^[7]。这一结果表明,生物炭对 AMF 群落的影响是通过改善土壤理化性质、提高养分保持能力和促进植物恢复共同发生的。对于退化草地而言,土壤孔隙结构、保水性、pH 和养分供给的改善,可能为 AMF 菌丝扩展和群落恢复提供更稳定的微生境。

大气 CO₂ 富集也可能在群落尺度上影响 AMF。研究显示,在大气 CO₂ 富集条件下,AMF 根外菌丝

长度普遍增加,但定殖率和孢子密度的变化并不完全一致^[6]。荟萃分析进一步表明,大气 CO₂ 富集可提高 AMF 丰度,但其效应会受到土壤养分限制和植物群落背景的调节^[14]。在 AMF 类群组成方面,有研究认为,大气 CO₂ 富集背景下 AMF 群落可能出现快速定殖型类群相对扩张,而部分对根外菌丝投入较高的类群响应相对稳定^[24]。这种类群变化表明,碳输入增加并不一定使所有 AMF 类群同步受益,而可能改变不同功能型 AMF 之间的相对优势。

总体而言,碳输入变化可通过植物地下碳分配、根际底物供应、土壤理化性质和植物群落结构等路径影响草地 AMF。大气 CO₂ 富集、蔗糖、有机肥和生物炭等处理虽然均可作为碳输入变化的研究对象,但其作用机制和适用情境并不相同。AMF 响应的差异往往与碳输入类型、宿主植物差异、土壤背景、采样空间以及 AMF 评价指标有关。明确这些条件,有助于进一步理解氮添加及碳氮交互作用对 AMF 的影响。不同碳输入类型对 AMF 的主要作用路径、响应特征及调节因素汇总见表 1。

表 1 不同碳输入类型影响草地 AMF 的主要路径与响应特征

Table 1 Main pathways and response characteristics of AMF to different carbon-input types in grassland ecosystems

碳输入类型 Carbon input type	主要路径 Main pathway	AMF 主要响应特征 Main AMF responses	主要调节因子 Key regulating factors
大气 CO ₂ 富集 Elevated atmospheric CO ₂ ^[6,13-14,24]	植物光合碳固定与地下碳分配增加	根外菌丝和生物量多增加;定殖率、孢子密度和群落组成响应不一致	植物群落组成、养分限制、试验持续时间
可溶性有机碳 Soluble organic carbon ^[8,18]	根际可利用碳增加,微生物竞争改变	响应方向不稳定;不同植物功能群间差异较大	植物功能群、土壤氮磷供应、碳输入强度
生物炭 Biochar ^[7,15-16]	改善土壤孔隙结构、pH、保水性和养分保持能力	退化、贫瘠或胁迫土壤中更易促进 AMF 定殖和群落恢复	生物炭性质、施用量、土壤初始 pH 和胁迫类型
有机肥 Organic fertilizer ^[9,17]	同时输入有机碳和养分,改变根际资源环境	促进 AMF 定殖或多样性;不同根系相关空间响应不一致	养分限制状态、矿化速率、植物种类、采样空间

注:AMF 响应指标包括定殖率、根外菌丝、生物量、孢子密度、多样性、物种丰富度和群落组成等

Note: AMF response indicators include colonization rate, extraradical hyphae, biomass, spore density, diversity, species richness, and community composition

2 氮添加对草地 AMF 的影响

氮添加是草地生态系统中常见的养分输入方式,可通过改变土壤养分供给、植物资源分配和微生物过程影响 AMF。与不同类型碳输入相比,氮添加对 AMF 的影响更容易表现为抑制作用,其响应程度不仅与施氮强度、持续时间和氮源类型有关,还与氮添加诱导的土壤酸化及养分失衡过程密切相关。随着氮输入增加,草地生态系统可能由氮限制逐渐转向磷限制,进而改变植物与 AMF 之间的养分交换关系^[25]。因此,在分析氮添加对 AMF

的影响时,不仅需要关注定殖率、根外菌丝和生物量等直接指标,还应结合植物群落和土壤环境变化进行综合判断。

2.1 氮添加对 AMF 定殖、菌丝生长和群落组成的影响

氮添加可改变植物与 AMF 之间的资源交换关系。氮供应增加后,植物通过 AMF 获取养分的相对收益可能下降,向菌根共生体系分配的碳也可能减少,从而不利于 AMF 定殖和菌丝维持。全球尺度荟萃分析显示,氮添加总体上降低 AMF 丰度,但

根内和根外组分、不同功能型类群以及不同土壤养分背景下的响应存在差异^[10]。这说明,氮添加对AMF的影响既有较一致的总体趋势,也具有较强的生态背景依赖性。

在草地生态系统中,不同宿主植物的AMF定殖对氮添加的响应并不一致。温带草原研究发现,高氮条件下C₃植物羊草(*Leymus chinensis* (Trin. ex Bunge) Tzvelev)的AMF定殖率降低,而C₄植物糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng)的AMF定殖率则呈上升趋势^[26]。长期氮添加还可导致不同优势植物根际AMF群落产生差异响应,例如冷蒿(*Artemisia frigida* Willd.)根系AMF定殖率对氮输入较敏感,而克氏针茅(*Stipa krylovii* Roshev.)根系AMF定殖变化相对较小^[27]。这些结果表明,氮添加对AMF的影响具有明显的宿主植物依赖性。

氮添加还会影响AMF群落组成和功能型结构。C₃植物根际中大孢子科(Gigasporaceae)对氮添加较为敏感,而C₄植物根际中耐氮的球囊霉属(*Glomus*)类群更易维持优势^[28-29]。在半干旱草地中,长期氮添加显著降低了格兰马草(*Bouteloua gracilis* (H. B. K.) Lag. ex Steud.)根际优势AMF属的相对丰度^[30]。长期试验还发现,氮添加可推动AMF功能型组成发生变化,例如由更依赖土壤空间扩展的类群向更偏根内定殖的类群转变^[31]。因此,氮添加不仅影响AMF数量,也可能改变其资源获取方式和功能型结构。AMF介导的养分转运功能也会受到氮添加影响。在柳枝稷(*Panicum virgatum* L.)研究中,高氮处理显著降低AMF介导的氮素转运效率,表明氮供应充足时植物对AMF供氮功能的依赖减弱,共生互利程度下降^[32-33]。不过,部分植物在氮添加下仍能保持较高AMF定殖率。例如,五脉菊(*Helianthella quinque-nervis* (Hook.) A. Gray)在有机和无机氮添加下均维持较高的AMF定殖水平^[34]。因此,氮添加并不必然导致菌根共生完全衰退,其效应因宿主植物、氮添加水平和土壤环境而异。

2.2 宿主植物性状和植物群落变化的调节作用

与碳输入主要通过改变植物碳供给和土壤环境影响AMF不同,氮添加更多通过改变植物竞争关系和宿主资源分配间接调节AMF。研究发现,宿主植物高度可解释氮富集背景下AMF群落变

化:高大植物在氮供应增加时更容易增强地上生长优势,地下碳分配相对下降,可能减少对AMF的碳供给;矮小植物的AMF响应则相对较弱^[35]。这说明植物功能性状是连接氮添加和AMF响应的重要中介。

植物对AMF的依赖程度也会影响其对氮添加的响应。氮输入增加后,部分植物因土壤无机氮供应提高而减少对AMF养分获取功能的依赖,从而降低菌根碳投入;但在磷限制或贫瘠土壤条件下,AMF仍可为植物提供养分吸收和抗逆收益。因此,氮添加条件下植物与AMF的关系并非固定,还受到土壤资源状况的调节。

植物群落组成变化是氮添加影响AMF的另一条重要途径。长期氮添加常改变草地植物物种组成和优势种结构,进而改变AMF可利用的宿主资源库。由于不同植物种对AMF的依赖程度和所关联的AMF类群不同,植物群落变化会进一步影响AMF群落多样性、系统发育结构和共生网络稳定性。相关研究显示,氮添加可通过改变植物群落组成,削弱或调节其对群落水平AMF定殖的负效应^[36]。这说明,氮添加对AMF的影响既可能来自土壤养分和酸化等直接过程,也可能通过植物群落重组间接发生。

在群落互作层面,氮添加还可能改变植物与AMF共生网络结构。长期氮输入可能降低AMF物种丰富度、网络连通性和嵌套性,并增强模块化,使植物与AMF互作结构趋于专化^[37-38]。这种变化可能与植物多样性下降、优势植物替代以及部分AMF类群丢失有关。与单个植物根系定殖率相比,共生网络结构更能反映草地群落尺度植物与AMF互作关系的变化,也与生态系统稳定性和养分循环过程密切相关。

2.3 土壤酸化、养分限制转移和氮添加阈值

土壤酸化是氮添加影响AMF的重要过程。长期或高强度氮添加可导致土壤pH下降,进而影响AMF孢子萌发、菌丝生长和根系定殖^[19,39]。Pan等^[19]研究表明,氮添加对AMF的抑制作用主要与氮诱导的土壤酸化有关,而非单纯由氮养分增加所致。

氮添加还会改变草地生态系统的N:P关系,并可能使植物生长由氮限制逐渐转向磷限制。氮输入增加后,植物对磷的需求上升,土壤有效磷水平

和植物磷获取策略会进一步影响植物对 AMF 的依赖程度。全球尺度荟萃分析显示,土壤磷有效性和宿主植物碳分配是调节 AMF 对氮添加响应的重要因素^[10]。在低磷背景下,AMF 介导的磷获取仍具有较高价值,植物维持菌根共生的动力较强;而当氮、磷供应均得到改善时,植物对 AMF 养分获取功能的依赖下降,AMF 定殖和菌丝维持更容易受到抑制。已有关于氮磷共同输入的研究也表明,磷有效性变化会改变氮添加对 AMF 定殖、多样性和群落组成的影响方向和幅度^[40-50]。

氮添加效应具有明显的剂量依赖性和时间累积特征。中低水平氮添加在短期内可能对 AMF 影响较弱或表现为无显著变化;高强度或长期氮添加则更容易导致 AMF 定殖率、菌丝生物量、群落多样性和网络稳定性下降^[20,51-52]。温带草地长期氮添加试验显示,AMF 生物量随氮添加水平升高而持续下降,而 AMF 多样性在较低氮添加水平下变化不明显,当氮添加超过一定水平后才出现明显下降,表明 AMF 群落指标对氮输入存在阈值响应^[20]。因

此,施氮量和施氮年限是比较不同氮添加研究结果时需要重点考虑的条件。

不同草地类型和环境背景也会改变氮添加效应。天然草地、退耕草地和恢复草地在植物群落组成、土壤养分库和微生物群落基础上存在差异,其 AMF 对氮添加的敏感性也不同^[53]。刈割^[54]、水分变化^[55-59]、增温^[60-62]和草食^[63]等因素可通过改变植物生产力、根系碳输入和土壤资源分配,进一步调节氮添加对 AMF 的作用强度。

总体而言,氮添加可通过植物资源分配、植物群落重组和土壤环境变化三条路径影响草地 AMF。第一,氮添加改变植物养分需求和地下碳分配,影响 AMF 定殖和菌丝维持;第二,氮添加改变植物群落组成和宿主资源库,推动 AMF 群落组成及共生网络结构变化;第三,氮添加通过土壤酸化和养分限制转移,改变 AMF 生长和功能发挥的土壤环境。这些过程常同时发生,是造成不同草地研究中 AMF 响应差异的重要原因。氮添加对草地 AMF 的主要响应维度、作用路径及调节因素汇总见表 2。

表 2 氮添加影响草地 AMF 的主要响应维度、作用路径及调节因素

Table 2 Main response dimensions, pathways and regulating factors of AMF under nitrogen addition in grassland ecosystems

响应维度 Response dimension	主要响应 Main responses	主要路径 Main pathway	关键调节因素 Key regulating factors
AMF 定殖与菌丝生长 AMF colonization and hyphal growth ^[10,26,32-34]	定殖率、根外菌丝或生物量多 下降;不同植物间存在差异	菌根依赖下降;植物碳投入 减少;养分转运减弱	施氮强度、年限、草地类型、 土壤养分状态
群落组成与网络结构 Community composition and network structure ^[10,28-31,37-38]	敏感类群下降;功能型替 代;网络连通性可能降低	环境过滤增强;宿主选择改 变;互作关系重组	宿主植物类型、氮源形式、 植物多样性、试验持续时间
宿主植物与植物群落调节 Host and plant community mediation ^[26-27,35-36]	不同植物种、光合类型和 功能群响应不一致	地上/地下碳分配改变;优 势种和宿主资源库变化	植物高度、光合类型、根系 性状、优势种替代
土壤酸化与养分限制 Soil acidification and nutrient limitation ^[10,19,39-50]	pH 下降常伴随 AMF 定 殖、生长或多样性下降	酸化、盐基离子淋失;氮磷 限制关系转移	土壤缓冲能力、初始 pH、有 效磷、氮磷比例
剂量阈值与时间累积 Dose thresholds and duration effects ^[10,20,51-52]	低水平效应较弱;高强度 或长期施氮后变化更明显	氮输入累积放大酸化、群落 变化和资源限制效应	施氮量、施氮年限、气候背 景、生态系统类型

3 碳输入与氮添加的交互作用

碳输入变化与氮添加在草地生态系统中常同时发生,二者对 AMF 的影响并非简单叠加。不同类型碳输入可通过植物地下碳分配、根际底物供应和土壤理化环境变化影响 AMF,而氮添加则主要通过改变土壤养分供给、植物菌根依赖性以及氮诱导的土壤化学环境变化发挥作用。二者交互作用的方向和强度还受到施氮水平、碳源性质、土壤养分条件和草地生态背景等因素的共同影响。

3.1 大气 CO₂富集与氮添加的交互效应

大气 CO₂富集属于植物驱动型碳输入变化,主

要通过增强光合作用和地下碳分配,提高 AMF 可获得的宿主碳资源,从而影响菌丝生长和地下生物量积累^[13]。相关研究表明,大气 CO₂富集对 AMF 的促进作用多与植物地下碳输入增加有关,且具有较强的植物和环境依赖性^[6]。相比之下,氮添加往往会提高土壤无机氮有效性,降低植物对 AMF 养分获取功能的依赖,并减少植物向 AMF 的碳投入,进而抑制 AMF 定殖和菌丝维持^[10]。因此,在两者共同作用时,氮添加可能削弱大气 CO₂富集对 AMF 的促进作用。

目前关于二者交互效应的研究结果尚不一致。一些野外和温室实验未检测到显著的交互作用,可能原因包括:二者分别通过不同路径影响 AMF,或

受到磷限制、水分条件和植物群落组成等背景因素的干扰^[21-22,64-65]。少量双因子试验表明,在部分系统中氮添加可削弱大气CO₂富集对AMF的促进作用。例如,同步施氮和大气CO₂富集处理下,AMF群落生物量或生物标志物并未像单独大气CO₂富集那样显著增加,提示氮供应提升可能通过改变资源限制方式或根际碳投入模式,降低AMF从额外碳供给中获得的益处^[66]。这些差异化响应表明,未来需要进一步系统考察CO₂与氮交互效应在不同氮负荷水平、环境养分状态及植物群落格局下的表现与机制。

从植物与AMF互作关系来看,二者交互效应取决于植物新增光合产物能否有效进入地下共生体系。当大气CO₂富集促进更多碳分配至根系和AMF时,菌丝生长可能增强;但在氮供应较充足的条件下,植物对AMF养分功能的依赖下降,AMF获得的宿主碳相应减少。换言之,大气CO₂富集与氮添加对AMF的共同影响,反映了植物碳供给与菌根养分收益之间的平衡变化。

3.2 外源有机碳对氮添加负效应的缓冲作用

与大气CO₂富集不同,外源有机碳输入可直接改变土壤底物供应和微生物过程。在氮添加背景下,适量外源有机碳可能通过补充微生物碳源、改变氮周转过程、缓解土壤酸化或改善根际微环境,减轻氮添加对AMF的不利影响。不过,这种缓冲效应并不具有普遍性,其方向和强度仍受碳源性质、添加剂量和土壤背景的制约。

在泥炭草地系统中,肥料施用总体降低AMF丰度,但当同时施加大量碳源或富含木质素的碳源(如木屑与无机氮肥配施)时,AMF下降幅度明显减小^[67]。木屑等结构性有机碳分解较慢,更可能通过影响有机质分解、氮素固持和土壤碳氮平衡,间接减弱氮添加对AMF的抑制。与蔗糖等易分解碳源相比,这类碳源对根际环境和微生物过程的影响持续时间更长。生物炭与氮肥联合添加也可改变AMF对氮添加的响应。在退化高寒草地中,生物炭与氮肥共同施用不仅改善土壤养分供给,还提高了AMF相对丰度,显示出一定的生态恢复潜力^[68]。生物炭并非主要作为可利用碳源发挥作用,而是通过改善土壤孔隙结构、保水性、pH和养分保持能力,为AMF定殖和菌丝扩展提供更稳定的微环境。因此,在退化、贫瘠或酸化风险较高的草地中,生物炭可能通过土壤理化改良减弱氮添加的不利影响。

可溶性碳源如蔗糖对AMF的影响更依赖具体背景。可溶性碳输入可在一定程度上降低长期氮输入停止后的土壤氮有效性,但其对草地植物多样性恢复的促进作用较为有限^[69]。Liu等^[8]发现,在长期氮添加与可溶性碳输入处理下,披针叶黄华(*Thermopsis lanceolata* R. Br.)的AMF响应较为明显。Zhao等^[5]进一步指出,低水平蔗糖添加只有在氮遗留效应较低时,才能有效提高土壤AMF相对丰度。因此,可溶性碳输入能否缓解氮添加负效应,与氮遗留效应、植物功能群和碳添加水平密切相关。

3.3 碳源类型、氮遗留效应和土壤背景的影响

碳源类型是影响碳氮交互效应的重要因素。大气CO₂富集主要是通过植物光合碳固定和地下碳分配发挥作用;蔗糖等可溶性碳源主要是改变根际可利用底物和微生物竞争;木屑等结构性有机碳更多影响有机质分解和氮素固持过程;生物炭则主要通过改善土壤理化性质产生影响。由于这些碳源的调节方式不同,其与氮添加形成的交互效应也不宜简单归为同一类响应。

氮遗留效应也会调节碳输入的效应。长期或高强度氮添加可能导致土壤酸化、植物菌根依赖性下降和AMF群落结构改变,使后续碳输入难以恢复原有的植物与AMF互作关系^[5,8]。在低氮或中等氮输入背景下,适量可溶性碳或生物炭输入可能改善根际资源环境,有利于AMF维持;而在长期高氮背景下,AMF群落可能已经发生类群丢失或功能退化,碳输入的改善作用相应减弱。

土壤背景决定了碳氮交互效应能否充分表现。土壤pH值、有效磷水平、水分条件和初始有机碳含量均会影响AMF对碳氮输入的响应。在低磷或贫瘠土壤中,AMF介导的磷获取功能仍具有较高价值,植物可能继续维持一定的菌根碳投入;在氮、磷供应均较高或土壤酸化较强的条件下,植物对AMF的依赖下降,AMF定殖和菌丝维持更容易受到抑制^[70]。因此,碳输入并非缓解氮添加负效应的通用措施,其作用需结合土壤养分限制、酸化程度和草地退化背景进行综合判断。

综合来看,碳输入与氮添加对草地AMF的交互影响主要表现为以下几种情形:大气CO₂富集带来的植物碳供给增加可能促进AMF,但这一效应易被氮添加削弱;外源有机碳或生物炭在特定土壤

背景下可减轻氮添加的不利影响;而当氮负荷较高、土壤酸化明显或植物菌根依赖性下降时,碳输入的改善作用往往受到限制。因此,解释碳氮交互

效应时,需综合考虑碳源类型、氮遗留效应、土壤养分背景和宿主植物组成。碳输入与氮添加影响草地AMF的主要路径见图1。

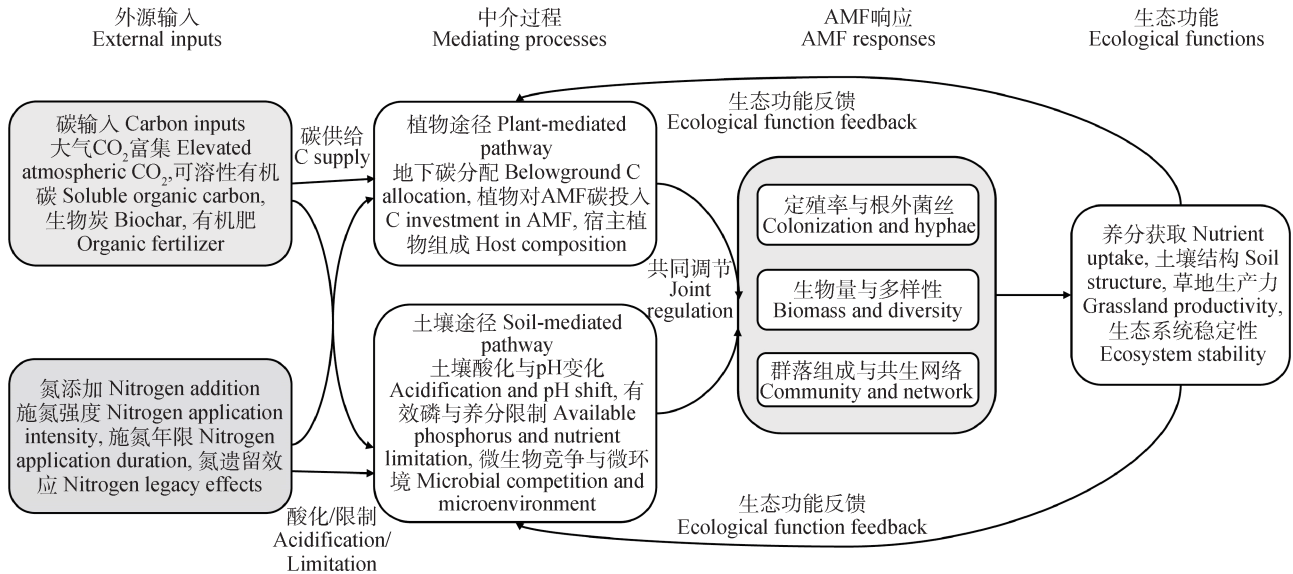


图1 碳输入与氮添加影响草地AMF的主要路径

Fig. 1 Main pathways mediating the effects of carbon inputs and nitrogen addition on AMF in grassland ecosystems

4 总结

尽管现有研究已初步揭示碳输入、氮添加及其交互作用对草地AMF的基本影响模式,但整体认识仍不完整。当前研究多集中于单一处理对AMF定殖率、生物量和群落组成的影响,而对不同碳源类型、连续氮梯度及其交互背景下的整体机制缺乏统一认识。尤其缺乏对碳输入与氮添加作用机制的相对重要性、不同研究间的可比性以及资源限制调节作用的系统评估,这限制了对全球变化背景下AMF功能响应的预测能力。

5 展望

为更精确地理解草地AMF对全球变化因子的响应机制,未来研究应围绕以下重点展开:(1)在同一草地类型和环境背景下,开展不同碳输入类型与氮添加的对比试验,明确各自独立及交互作用机制;(2)设计不同氮添加强度与持续时间的梯度实验,确定AMF响应的临界阈值及氮遗留效应;(3)建立涵盖根内定殖率、根外菌丝量、孢子密度、群落多样性和共生网络结构的综合评价体系,并结合根内、根际和非根际土壤等空间尺度分析响应模式;(4)将植物碳投入、土壤养分状态(如N:P)与AMF

类群替代等关键过程整合到统一分析体系中,揭示多重资源限制下的响应机制;(5)将实验结果与草地养分管理及退化草地恢复实践结合,以更科学地评估生物炭施用、有机肥投入及氮输入调控对AMF功能与草地生态服务的影响。

参考文献

- [1] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. 3rd ed. London: Academic Press, 2010: 13-41
- [2] VAN DER HEIJDEN M G A, MARTIN F M, SELOSSE M A, et al. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future [J]. New Phytologist, 2015, 205 (4): 1406-1423
- [3] 林昕, 董强, 王平, 等. 氮、磷添加对青藏高原高寒草甸丛枝菌根真菌群落的影响[J]. 华南农业大学学报, 2020, 41(2): 95-103
LIN X, DONG Q, WANG P, et al. Effects of nitrogen and phosphorus additions on arbuscular mycorrhizal fungi community in the alpine meadow in Qinghai-Tibetan plateau[J]. Journal of South China Agricultural University, 2020, 41 (2): 95-103
- [4] ZHANG C, XIANG X, YANG T, et al. Nitrogen fertilization reduces plant diversity by changing the diversity and stability of arbuscular mycorrhizal fungal community in a temperate steppe [J]. Science of the Total Environment, 2024(918): 170775
- [5] ZHAO R, KUZYAKOV Y, ZHANG H, et al. Labile carbon inputs offset nitrogen-induced soil aggregate destabilization via

- enhanced growth of saprophytic fungi in a meadow steppe[J]. *Geoderma*, 2024, 443: 116841
- [6] 宋鸽, 王全成, 郑勇, 等. 丛枝菌根真菌对大气 CO₂ 浓度升高和增温响应研究进展[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(6): 1709-1718
- SONG G, WANG Q C, ZHENG Y, et al. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to elevated atmospheric CO₂ concentration and warming: A review [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(6): 1709-1718
- [7] LI J, SHAO X, HUANG D, et al. Short-term biochar effect on soil physicochemical and microbiological properties of a degraded alpine grassland [J]. *Pedosphere*, 2022, 32(3): 426-437
- [8] LIU S, ZHANG Y, YU X, et al. Labile carbon input mitigates the negative legacy effects of nitrogen addition on arbuscular mycorrhizal symbiosis in a temperate grassland [J]. *Plants*, 2025, 14(3): 456
- [9] MA K, WANG Y, JIN X, et al. Application of organic fertilizer changes the rhizosphere microbial communities of a graminaceous grass on Qinghai-Tibet plateau [J]. *Microorganisms*, 2022, 10(6): 1148
- [10] HAN Y, FENG J, HAN M, et al. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen addition: A meta-analysis [J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(12): 7229-7241
- [11] SHI G, ZHANG Z, MA L, et al. Nitrogen addition drives changes in arbuscular mycorrhizal fungal richness through changes in plant species richness in revegetated alpine grassland [J]. *Fungal Ecology*, 2024(67): 101303
- [12] 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[J]. *土壤*, 2023, 55(6): 1251-1260
- TU N, HONG M, YE H, et al. Effects of precipitation change and nitrogen deposition on soil arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) community structure in desert steppe [J]. *Soils*, 2023, 55(6): 1251-1260
- [13] HU S, WU J, BURKEY K O, et al. Plant and microbial N acquisition under elevated atmospheric CO₂ in two mesocosm experiments with annual grasses [J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(2): 213-223
- [14] HU H, HE L, MA H, et al. Responses of AM fungal abundance to the drivers of global climate change: A meta-analysis [J]. *Science of the Total Environment*, 2022(805): 150362
- [15] 王晓冰, 孟世隆, 徐路平. 镉胁迫下施加生物炭对丛枝菌根真菌和三叶草生长的影响[J]. *天津农业科学*, 2024, 30(12): 30-35
- WANG X B, MENG S L, XU L P. Effects of biochar application on the growth of arbuscular mycorrhizal fungi and clover under cadmium stress [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2024, 30(12): 30-35
- [16] 吴增学, 刘晶静, 马文丹. 生物炭和丛枝菌根真菌配施强化重金属污染土壤植物修复研究进展[J]. *环境污染与防治*, 2024, 46(7): 1040-1046
- WU Z X, LIU J J, MA W D. Research progress on heavy metal contaminated soil phytoremediation enhanced by combining biochar and arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Environmental Pollution and Control*, 2024, 46(7): 1040-1046
- [17] 张卓航, 芦光新, 周学丽, 等. 短期施有机肥对‘川草2号’老芒麦 AMF 种类及分布的影响[J]. *草地学报*, 2023, 31(11): 3543-3550
- ZHANG Z H, LU G X, ZHOU X L, et al. Effect of short-term application of organic fertilizer on the species and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in *Elymus sibiricus* L. ‘Chuancao No. 2’ [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(11): 3543-3550
- [18] ESCHEN R, MULLER-SCHARER H, SCHAFFNER U. Plant interspecific differences in arbuscular mycorrhizal colonization as a result of soil carbon addition [J]. *Mycorrhiza*, 2013, 23(1): 61-70
- [19] PAN S, WANG Y, QIU Y, et al. Nitrogen-induced acidification, not N-nutrient, dominates suppressive N effects on arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(11): 6568-6580
- [20] WU H, YANG J, FU W, et al. Identifying thresholds of nitrogen enrichment for substantial shifts in arbuscular mycorrhizal fungal community metrics in a temperate grassland of northern China [J]. *New Phytologist*, 2023, 237(1): 279-294
- [21] MUELLER R C, BOHANNAN B J M. Shifts in the phylogenetic structure of arbuscular mycorrhizal fungi in response to experimental nitrogen and carbon dioxide additions [J]. *Oecologia*, 2015, 179(1): 175-185
- [22] ZHENG J, CUI M, WANG C, et al. Elevated CO₂, warming, N addition, and increased precipitation affect different aspects of the arbuscular mycorrhizal fungal community [J]. *Science of the Total Environment*, 2022(806): 150522
- [23] 何嘉, 王圣泽, 赵康, 等. 氮磷添加与 AMF 对宁夏荒漠草原优势植物生物量和 C:N:P 的影响 [J]. *草地学报*, 2026, 34(2): 663-669
- HE J, WANG S Z, ZHAO K, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition and arbuscular mycorrhizal fungi on the biomasses and C:N:P ratios of dominant plants in desert steppe in Ningxia [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2026, 34(2): 663-669
- [24] COTTON T E A. Arbuscular mycorrhizal fungal communities and global change: an uncertain future [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2018, 94(11): fty179
- [25] PENUÉLAS J, POULTER B, SARDANS J, et al. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe [J]. *Nature Communications*, 2013, 4(1): 2934
- [26] MUNEEER M A, TARIN M W K, CHEN X, et al. Differential response of mycorrhizal fungi linked with two dominant plant species of temperate grassland under varying levels of N-addition [J]. *Applied Soil Ecology*, 2022(170): 104272
- [27] ZHENG Z, MA P, LI J, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal communities associated with two dominant species differ in their

- responses to long-term nitrogen addition in temperate grasslands[J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(6): 1575-1588
- [28] EGERTON-WARBURTON L M, JOHNSON N C, ALLEN E B. Mycorrhizal community dynamics following nitrogen fertilization: a cross-site test in five grasslands[J]. *Ecological Monographs*, 2007, 77(4): 527-544
- [29] JOHNSON N C, ROWLAND D L, CORKIDI L, et al. Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands[J]. *Ecology*, 2003, 84(7): 1895-1908
- [30] PORRAS-ALFARO A, HERRERA J, NATVIG D O, et al. Effect of long-term nitrogen fertilization on mycorrhizal fungi associated with a dominant grass in a semiarid grassland[J]. *Plant and Soil*, 2007, 296(1): 65-75
- [31] WEBER S E, DIEZ J M, ANDREWS L V, et al. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to multiple coinciding global change drivers[J]. *Fungal Ecology*, 2019, 40: 62-71
- [32] JACH-SMITH L C, JACKSON R D. N addition undermines N supplied by arbuscular mycorrhizal fungi to native perennial grasses[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 148-157
- [33] JACH-SMITH L C, JACKSON R D. Inorganic N addition replaces N supplied to switchgrass (*Panicum virgatum*) by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Ecological Applications*, 2020, 30(2): e02047
- [34] HENNING J A, READ Q D, SANDERS N J, et al. Fungal colonization of plant roots is resistant to nitrogen addition and resilient to dominant species losses[J]. *Ecosphere*, 2019, 10(3): e02640
- [35] CHENG Y, RUTTEN G, LIU X, et al. Host plant height explains the effect of nitrogen enrichment on arbuscular mycorrhizal fungal communities[J]. *New Phytologist*, 2023, 240(1): 399-411
- [36] LU Y, LIU X, CHEN F, et al. Shifts in plant community composition weaken the negative effect of nitrogen addition on community-level arbuscular mycorrhizal fungi colonization[J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 2020, 287(1927): 20200483
- [37] LU Y, LIU X, ZHOU S. Nitrogen addition and arbuscular mycorrhizal fungi beta diversity: Patterns and mechanisms[J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2021(9): 701653
- [38] LU Y, LIU X, ZHOU S. Nitrogen addition altered the plant-arbuscular mycorrhizal fungi network through reducing redundant interactions in an alpine meadow[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022(171): 108727
- [39] CHEN W, XU R, HU T, et al. Soil-mediated effects of acidification as the major driver of species loss following N enrichment in a semi-arid grassland[J]. *Plant and Soil*, 2017, 419(1): 541-556
- [40] CEULEMANS T, VAN GEEL M, JACQUEMYN H, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi in European grasslands under nutrient pollution[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(12): 1796-1805
- [41] MA X, GENG Q, ZHANG H, et al. Global negative effects of nutrient enrichment on arbuscular mycorrhizal fungi, plant diversity and ecosystem multifunctionality[J]. *New Phytologist*, 2021, 229(5): 2957-2969
- [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] LIU Y, SHI G, MAO L, et al. Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem[J]. *New Phytologist*, 2012, 194(2): 523-535
- [44] LIU Y, JOHNSON N C, MAO L, et al. Phylogenetic structure of arbuscular mycorrhizal community shifts in response to increasing soil fertility[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89: 196-205
- [45] LIU Y, MAO L, LI J, et al. Resource availability differentially drives community assemblages of plants and their root-associated arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Plant and Soil*, 2015, 386(1): 341-355
- [46] GUAN Z H, CAO Z, LI X G, et al. Soil phosphorus availability mediates the effects of nitrogen addition on community- and species-level phosphorus-acquisition strategies in alpine grasslands[J]. *Science of the Total Environment*, 2024(906): 167630
- [47] XIAO D, CHE R, LIU X, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi abundance was sensitive to nitrogen addition but diversity was sensitive to phosphorus addition in karst ecosystems[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55(5): 457-469
- [48] WANG G, KOZIOL L, FOSTER B L, et al. Microbial mediators of plant community response to long-term N and P fertilization: Evidence of a role of plant responsiveness to mycorrhizal fungi[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(8): 2721-2735
- [49] LUO R, KUZYAKOV Y, LIU D, et al. Nutrient addition reduces carbon sequestration in a Tibetan grassland soil: Disentangling microbial and physical controls[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020(144): 107764
- [50] 黄园园, OLBRECHT L, 杨晓霞, 等. 养分添加对青藏高原高寒草甸丛枝菌根真菌的影响[J]. *北京大学学报(自然科学版)*, 2014, 50(5): 911-918
- HUANG Y Y, OLBRECHT L, YANG X X, et al. Effects of nutrient additions on the arbuscular mycorrhizal fungal colonization in the alpine meadow on the Tibetan plateau[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2014, 50(5): 911-918
- [51] LIAO L, WANG X, WANG J, et al. Nitrogen fertilization increases fungal diversity and abundance of saprotrophs while reducing nitrogen fixation potential in a semiarid grassland[J]. *Plant and Soil*, 2021, 465(1): 515-532
- [52] JIA X, ZHONG Y, LIU J, et al. Effects of nitrogen enrichment on soil microbial characteristics: From biomass to enzyme activities[J]. *Geoderma*, 2020(366): 114256
- [53] DONG C, WANG W, LIU H, et al. Comparison of soil

- microbial responses to nitrogen addition between ex-arable grassland and natural grassland[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2021, 21(3): 1371-1384
- [54] QIN S, YANG G, ZHANG Y, et al. Mowing did not alleviate the negative effect of nitrogen addition on the arbuscular mycorrhizal fungal community in a temperate meadow grassland[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022(13): 917645
- [55] LI X, ZHU T, 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
- [56] 马玉亮, 张建伟. 水和氮调控对草场土壤微生物学特性影响研究[J]. *山西大学学报*, 2017, 40(2): 380-387
- MA Y L, ZHANG J W. Effects of precipitation and nitrogen regulation on soil microbial characteristics in grassland[J]. *Journal of Shanxi University*, 2017, 40(2): 380-387
- [57] YU Y, LIU L, ZHAO J, et al. The diversity of soil bacteria and fungi under altered nitrogen and rainfall patterns in a temperate steppe[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022(13): 906818
- [58] 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
- [59] ZHENG Z, MA X, ZHANG Y, et al. Soil properties and plant community-level traits mediate arbuscular mycorrhizal fungal response to nitrogen enrichment and altered precipitation[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022(169): 104245
- [60] 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
- [61] SHEN R C, XU M, CHI Y G, et al. Soil microbial responses to experimental warming and nitrogen addition in a temperate steppe of northern China[J]. *Pedosphere*, 2014, 24(4): 427-436
- [62] ZHANG T, YANG X, GUO R, et al. Response of AM fungi spore population to elevated temperature and nitrogen addition and their influence on the plant community composition and productivity[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 24749
- [63] SVEEN T R, NETHERWAY T, JUHANSON J, et al. Plant-microbe interactions in response to grassland herbivory and nitrogen eutrophication[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021(156): 108208
- [64] ANTONINKA A, REICH P B, JOHNSON N C. Seven years of carbon dioxide enrichment, nitrogen fertilization and plant diversity influence arbuscular mycorrhizal fungi in a grassland ecosystem[J]. *New Phytologist*, 2011, 192(1): 200-214
- [65] CHUNG H, ZAK D R, REICH P B, et al. Plant species richness, elevated CO₂, and atmospheric nitrogen deposition alter soil microbial community composition and function[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(5): 980-989
- [66] GUTKNECHT J L M, FIELD C B, BALSER T C. Microbial communities and their responses to simulated global change fluctuate greatly over multiple years[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(7): 2256-2269
- [67] DERU J G C, BLOEM J, DE GOEDE R, et al. Effects of organic and inorganic fertilizers on soil properties related to the regeneration of ecosystem services in peat grasslands[J]. *Applied Soil Ecology*, 2023(187): 104838
- [68] LI J, SHAO X, HUANG D, et al. The addition of organic carbon and nitrogen accelerates the restoration of soil system of degraded alpine grassland in Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Ecological Engineering*, 2020(158): 106084
- [69] CLARK C M, TILMAN D. Recovery of plant diversity following N cessation: Effects of recruitment, litter, and elevated N cycling[J]. *Ecology*, 2010, 91(12): 3620-3630
- [70] 国显宝, 韩冰, 何奕成, 等. 氮添加对青藏高原高寒草甸丛枝菌根真菌群落的影响[J]. *草地学报*, 2024, 32(7): 2054-2061
- GUO X B, HAN B, HE Y C, et al. The effects of nitrogen addition on arbuscular mycorrhizal fungal communities in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(7): 2054-2061

(责任编辑 彭露茜)