

DOI: 10.5846/stxb201912112692

汪鹤雄, 李全, 沈益康, 杨强, 张君波, 王艳红, 宋新章. 模拟氮沉降对杉木丛枝菌根真菌侵染率和球囊霉素的影响. 生态学报, 2021, 41(1): 194-201.

Wang Y X, Li Q, Shen Y K, Yang Q, Zhang J B, Wang Y H, Song X Z. Effects of Nitrogen Deposition on Arbuscular Mycorrhizal Fungal Colonization and Glomalin-related Soil Protein of Chinese Fir. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(1): 194-201.

## 模拟氮沉降对杉木丛枝菌根真菌侵染率和球囊霉素的影响

汪鹤雄, 李全, 沈益康, 杨强, 张君波, 王艳红, 宋新章\*

浙江农林大学, 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 杭州 311300

**摘要:** 杉木是我国南方重要的速生用材树种, 同时南方面临着日益增强的大气氮沉降。尽管有大量的研究探索了氮沉降对杉木林的影响, 但关于氮沉降对杉木与丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)共生关系影响的研究则较少报道。以 10 年生杉木为研究对象, 模拟了不同氮沉降水平(N3: 3 g N m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>, N6: 6 g N m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>和 Control: 0 g N m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>)对 AMF 侵染率和球囊霉素的影响。结果显示: 在冬季, 与对照相比, N3 处理显著增加了 AMF 侵染率, N6 处理显著增加易提取球囊霉素的含量, 而氮沉降对总球囊霉素含量无显著影响。在春季, 与对照相比, N3 处理显著增加 AMF 侵染率, 但是显著降低了易提取球囊霉素的含量。N6 处理显著增加总球囊霉素的含量, 但显著降低易提取球囊霉素的含量。相同氮添加情况下, 春季的 AMF 侵染率显著低于冬季, 而球囊霉素含量(易提取球囊霉素和总球囊霉素)均显著高于冬季的。土壤有效磷与 AMF 侵染率显著负相关, 而与易提取球囊霉素和总球囊霉素含量显著正相关。侵染率与 pH 显著正相关, 球囊霉素与 pH 显著负相关。本实验针对 AMF 侵染率和球囊霉素的含量对于氮沉降的响应做出探讨, 对全面了解杉木与 AMF 之间的共生关系对氮沉降的响应及其机制提供了新的参考。

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 氮增加; 杉木; 侵染率; 球囊霉素

## Effects of Nitrogen Deposition on Arbuscular Mycorrhizal Fungal Colonization and Glomalin-related Soil Protein of Chinese Fir

WANG Yaoxiong, LI Quan, SHEN Yikang, YANG Qiang, ZHANG Junbo, WANG Yanhong, SONG Xin Zhang\*

State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China

**Abstract:** Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) is an important fast-growing tree species in southern China. Simultaneously, nitrogen (N) deposition amounts are increasing in southern China. However, the effect of increasing atmospheric N deposition on arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) colonization and glomalin-related soil protein (GRSP) in Chinese fir plantations remains poorly understood. Therefore, we conducted a N addition (N3: 3 g N m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>, N6: 6 g N m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>, and Control: 0 g N m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>) experiment in a ten-year-old Chinese fir plantation; AMF colonization and GRSP concentrations were evaluated in January and April, 2019. The results showed that in January, compared with the control treatment, the N3 treatment significantly increased the AMF colonization. The N6 treatment significantly increased the concentration of easily extractable GRSP (EE-GRSP) relative to the control treatment. Nitrogen deposition had no significant effect on concentrations of total GRSP (T-GRSP). In April, compared with the control treatment, the N3 treatment significantly increased the AMF colonization, but significantly reduced concentrations of EE-GRSP. The N6

基金项目: 国家“十三五”重点研发计划课题(2016YFD0600201)

收稿日期: 2019-12-11; 网络出版日期: 2020-11-19

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xzsong@126.com

treatment significantly increased the concentration of T-GRSP, but significantly reduced that of EE-GRSP. Under the same N addition rate, the AMF colonization in April was significantly lower than that in January, and the concentrations of EE-GRSP and T-GRSP showed a contrasting trend. Soil available phosphorus was significantly negatively correlated with AMF colonization but positively correlated with the concentrations of EE-GRSP and T-GRSP. AMF colonization, and concentrations of EE-GRSP and T-GRSP were significantly positively and negatively correlated with pH, respectively. Our results provided new insights in understanding the symbiotic relationship between Chinese fir and AMF under N deposition.

**Key Words:** Arbuscular mycorrhizal fungi; nitrogen addition; Chinese fir; colonization; glomalin-related soil protein

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是土壤中分布最广泛的一类微生物组分,与农林业生产关系密切,能够与 80% 的高等植物形成共生关系<sup>[1]</sup>。由于 AMF 的菌丝比宿主植物根系更细且密度更大<sup>[1]</sup>,AMF 能够吸收到宿主植物根部无法触及的营养物质<sup>[2-3]</sup>,能明显改善宿主植物的营养状况。而侵染率是 AMF 与植物共生关系紧密程度的一个重要标志<sup>[4]</sup>。球囊霉素在土壤团聚体形成过程中起到了“粘合剂”的功能,能够提高土壤结构的稳定性和减慢有机碳的分解速度,提高土壤的肥力从而改善宿主植物营养状况<sup>[5]</sup>。另外球囊霉素是由 AMF 的菌丝体和孢子壁层产生的一种糖蛋白,可产生于根内菌丝也可产生于根外菌丝,随着根系、菌丝和孢子的降解而进入土壤<sup>[6]</sup>,是土壤有机质的重要组成部分<sup>[7]</sup>,因此,球囊霉素一定程度上能反映 AMF 在土壤中的生存状况。球囊霉素按照提取的难易程度可分为易提取球囊霉素相关土壤蛋白(EE-GRSP)和总球囊霉素相关土壤蛋白(T-GRSP)<sup>[8]</sup>。大量研究发现土地肥力情况、土地利用方式、环境条件等均会影响 AMF 侵染率<sup>[9]</sup>和球囊霉素<sup>[10]</sup>的含量及分布。其中,施氮肥显著影响了 AMF 活性<sup>[11]</sup>。然而,关于大气氮沉降对 AMF 侵染率和球囊霉素的影响则鲜有报道,氮沉降与施氮肥对 AMF 的影响是否一致,也还需要进一步的研究。

近年来,由于工业化化石燃料的持续燃烧、农业上氮肥的大量施用、以及畜禽养殖方面产生的污染等,氮的排放量持续增加,大气中活性氮浓度逐渐升高。大气氮沉降日益增强,这种趋势已从发达地区迅速扩展到全球范围,极大影响了全球氮循环<sup>[12]</sup>。长期高强度氮沉降输入森林土壤使有机质、pH 值、有效磷等呈下降趋势<sup>[13]</sup>,并且导致硝酸盐流失<sup>[14-15]</sup>,而这些土壤理化性质的改变也可能影响 AMF 活性。此前关于三叶草,大豆和洋葱的研究显示氮输入增加会显著抑制 AMF 侵染宿主植物<sup>[16-17]</sup>,而 Hepper 关于莴苣的研究则与之相反<sup>[18]</sup>,随着氮增加,AMF 侵染率也随之显著增加。这些研究更多针对的是草本植物,且大部分是盆栽实验,而对于野外条件下木本植物与 AMF 共生关系的研究则极少,尤其是人工林生态系统。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)作为我国最重要的森林资源之一,是我国南方栽培最广的速生树种之一,杉木木材的销售收入是南方许多地区林农主要的经济收入来源。一方面由于一些林农存在重栽疏养的现象,导致林木材质下降,经济效益不佳,林农对杉木的种植积极性下降。其次,林农为了获取更高的经济效益,砍伐杉木林转型种植经济价值更高的经济树种,从而导致杉木林面积减少<sup>[19]</sup>。因此,提高杉木木材品质对于杉木林的可持续经营有着至关重要的作用。目前,杉木林广泛种植在我国亚热带地区<sup>[20]</sup>,而该地方也是我国氮沉降最严重的地区,有研究表明我国亚热带地区的最大年氮沉降量达到了  $6.35 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ <sup>[21]</sup>,并且预计有进一步增加的趋势<sup>[22]</sup>。尽管学者已经对杉木进行了大量的有关氮沉降的研究,比如氮沉降对杉木幼苗的丛枝菌根真菌氮素吸收的影响<sup>[23]</sup>和氮沉降对杉木林养分分配的影响<sup>[24]</sup>,但氮沉降对野外杉木 AMF 侵染率和球囊霉素的影响的关注较少。故本研究以杉木作为研究对象,探究氮沉降对不同季节 AMF 侵染率和球囊霉素影响,提出并验证以下 3 个假设;(1)氮沉降增加了 AMF 的侵染率和球囊霉素的含量;(2)季节会影响杉木 AMF 的侵染率和球囊霉素的含量;(3)氮沉降和季节的交互作用会影响杉木 AMF 的侵染率和球囊霉素含量。以为氮沉降背景下的杉木林经营管理提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 样地概况

试验地(119°67'E,30°21'N)位于浙江省杭州市临安区。该区地处中亚热带季风气候区的北缘,四季分明,气候温和,雨量充沛,年均降水量 1420mm 左右,年均气温 15.6 °C,年均无霜期 230d 左右,土壤为黄壤,地形地貌为低山丘陵。

### 1.2 实验设计

试验样地的杉木林为 10 年生杉木林,选取样地内 9 棵长势相近的杉木,平均树高约 3m,平均树冠面积约 2m×2m。以杉木为中心设一个 3m×3m 独立小样方,每个样方四周用 0.5m 深的铝塑板隔开,样方相隔至少 2m。模拟氮沉降处理参照国际上氮沉降模拟研究的试验方法<sup>[25-26]</sup>,依据我国亚热带地区的实际氮沉降量及未来增加趋势<sup>[27]</sup>,以当地氮沉降率 3—3.7 g N m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>为基础<sup>[28]</sup>,设置 2 个水平:低氮(N3)为 3 g N m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>,高氮(N6)为 6 g N m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>。另外设置对照处理 Control。共 3 个处理,每个处理 3 个重复,随机设置。从 2017 年 4 月起至今,每个月喷施 1 次,每年 12 次。具体方法为:每月月初将每个样方所需喷施的一定量的 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> 溶解在水中,利用电动喷雾器,从树冠上方往下均匀喷洒。对照处理样方喷洒同量水但不添加氮,以避免处理间因外加水而造成的影响。

#### 1.2.1 样品采集

在 2019 年 1 月和 4 月采集土壤和杉木根系样品。在每个样方内,以杉木基部为中心,按东西南北 4 个方位,去除枯枝落叶层后,在 40cm 为长和宽矩形面积内,0—20 cm 土层深度范围内沿根系采集带有细根(≤2mm)的根系,用抖土法收集根系表面的土壤将其作为根际土壤<sup>[29]</sup>。土壤和根系样品均装入无菌塑料袋,置于 4°C 保温箱中,带回实验室。土样通过筛子(< 2mm)后自然风干,用于球囊霉素和土壤理化性质的测定。根系用自来水冲洗,然后用灭菌的超纯水冲洗,选取根径≤2mm 的细根,将洗净的细根剪成 1cm 的根段,放入提前配好的 FAA 固定液(38%的福尔马林、冰醋酸、70%的酒精,三者按照体积比 1:1:9 配置)保存,用于侵染率的测定。

#### 1.2.2 AMF 侵染率和球囊霉素的测定方法

侵染率的测定先采用改进的酸性品红染色法<sup>[30]</sup>,然后用网格交叉法测定<sup>[4]</sup>。易提取球囊霉素(EE-GRSP)和总球囊霉素(T-GRSP)的提取和定量分析参考 Wright 等<sup>[31]</sup>和 Janos 等<sup>[32]</sup>的方法。

#### 1.2.3 土壤理化性质的测定方法

土壤全氮含量采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消煮后,半微量凯氏法测定<sup>[33]</sup>。土壤全磷含量用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消煮后,钼锑抗比色法测定<sup>[34]</sup>。土壤有效磷用双酸法,采用 [c(HCl)=0.05mol/L 和 c(1/2H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>)=0.025mol/L] 的提取液提取酸溶性磷和吸附态磷,采用钼锑抗比色法,使用可见分光光度计进行测定<sup>[35]</sup>。土壤有效氮采用碱解扩散法,用 1mol/L NaOH 溶液水解土壤,使易水解态氮(潜在有效氮)碱解转化为 NH<sub>3</sub>,NH<sub>3</sub> 扩散后为硼酸吸收。硼酸吸收碱解液中的 NH<sub>3</sub> 后再用 0.01mol/L H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 滴定,然后计算土壤中有效氮的含量<sup>[36]</sup>。土壤 pH 值,按照水土比为 2.5:1,采用便携式 pH 计测定(FE20, Mettler Toledo, Switzerland)<sup>[37]</sup>。

#### 1.2.4 数据分析

利用 SPSS 17.0 软件进行统计分析,采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)结合最小显著差异法(LSD)比较不同氮处理下 AMF 侵染率、易提取球囊霉素、总球囊霉素含量和土壤有效氮磷比的差异性。采用可重复双因素方差分析(General Linear Model; GLM 过程, SPSS 17.0)分析氮添加和季节及其交互作用对杉木林土壤的 AMF 侵染率、易提取球囊霉素、总球囊霉素和土壤有效氮磷比的影响。采用 Pearson 相关性分析土壤理化性质与侵染率、易提取球囊霉素和总球囊霉素的相关性。图由 sigmaplot12.5 软件制作,数据为平均值±标准差。

## 2 结果与分析

### 2.1 杉木 AMF 侵染率

如图 1 所示,无论在冬季和春季,与对照相比,N3 处理均显著增加了 AMF 侵染率,而 N6 处理无显著影响。其中,在冬季,N3 处理显著增加了 59.71% ( $P<0.05$ ),在春季,N3 处理显著增加了 539.50% ( $P<0.05$ )。相同氮沉降处理下,冬季的 AMF 侵染率均显著高于春季,分别增加 89.27% (Control),57.15% (N3)和67.68% (N6)。双因素方差分析表明氮沉降和季节均显著影响杉木 AMF 侵染率(表 1)。

### 2.2 杉木根际土壤易提取球囊霉素含量

如图 2 所示,在冬季,与对照相比,N3 处理的根际土壤易提取球囊霉素含量无显著变化( $P>0.05$ ),N6 处理下的根际土壤易提取球囊霉素含量显著提高了 50.19% ( $P<0.05$ )。而在春季,N3 相对对照显著降低了 16.80% ( $P<0.05$ ),N6 相对对照显著降低了 9.80% ( $P<0.05$ )。相同氮沉降处理下,冬季的易提取球囊霉素均显著低于春季( $P<0.01$ ),分别降低了 44.78% (Control),35.55% (N3)和 8.02% (N6)。双因素方差分析表明氮沉降和季节及其两者的交互作用均显著影响杉木根际土壤易提取球囊霉素含量(表 1)。

### 2.3 杉木根际土壤总球囊霉素含量

如图 3 所示,在冬季,氮沉降处理对杉木根际土壤总球囊霉素含量无显著影响( $P>0.05$ )。在春季,N6 处理下的杉木根际土壤总球囊霉素的含量比对照显著增加了 22.26% ( $P<0.05$ )。相同氮添加情况下,冬季的杉木根际土壤总球囊霉素显著低于春季,其中分别降低了 58.81% (Control),52.21% (N3),和 60.39% (N6)。双因素方差分析表明氮沉降和季节及其两者的交互作用均显著影响杉木根际土壤总提取球囊霉素含量(表 1)。

### 2.4 杉木根际土壤有效氮磷比

如图 4 所示,在冬季,氮沉降处理显著增加杉木根际土壤有效氮磷比( $P<0.05$ )。N3 处理的土壤有效氮磷比比对照显著增加了 42.22% ( $P<0.05$ )。在春季,氮沉降处理显著增加杉木根际土壤有效氮磷比( $P<0.05$ )。N3 处理的土壤有效氮磷比比对照显著增加了 104.30% ( $P<0.05$ )。相同氮添加情况下,冬季的杉木根际土壤有效氮磷比显著高于春季,其中分别增加了 759.95% (Control),498.61% (N3),和 477.98% (N6)。双因素方差分析表明氮沉降和季节及其两者的交互作用均显著影响杉木根际土壤有效氮磷比(表 1)。

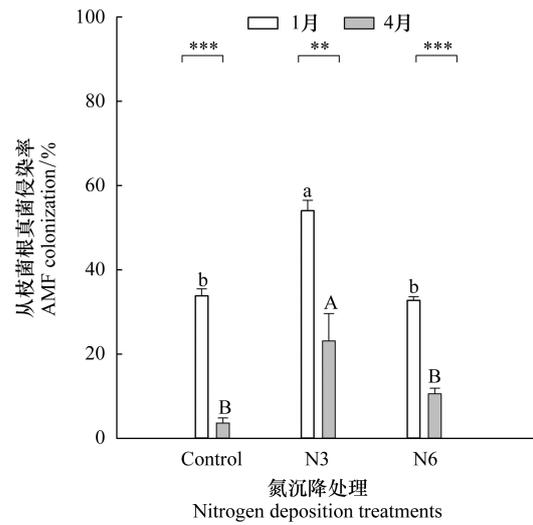


图 1 不同氮沉降处理对杉木 AMF 侵染率的影响

Fig. 1 Effects of nitrogen deposition treatments on arbuscular mycorrhizal fungal colonization of Chinese fir

Control:  $0 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ; N3:  $3 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ; N6:  $6 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ;不同小写字母表示在冬季不同氮沉降处理间杉木 AMF 侵染率的差异显著性;不同大写字母表示在春季不同氮沉降处理间杉木 AMF 侵染率差异显著性; \* 表示在相同氮添加情况下不同季节间的杉木 AMF 侵染率差异显著性, \*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ ; \*\*\*  $P<0.001$ ;AMF: 丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi

表 1 氮沉降和季节对杉木 AMF 侵染率和球囊霉素的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA of the effects of N deposition and seasons on AMF colonization and concentration of GRSP of Chinese fir

差异源 Source of variation/factors	氮沉降 N deposition <i>F</i>	季节 Seasons <i>F</i>	交互作用 Combined effects <i>F</i>
侵染率 AMF colonization	75.483 **	379.138 **	3.858
易提取球囊霉素 EE-GRSP	33.394 **	224.597 **	36.102 **
总球囊霉素 T-GRSP	11.829 **	336.664 **	5.532 *

续表

差异源 Source of variation/factors	氮沉降 N deposition <i>F</i>	季节 Seasons <i>F</i>	交互作用 Combined effects <i>F</i>
土壤有效氮磷比 AN/AP	42.571 **	493.419 **	17.045 **

AMF: 丛枝根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi; EE-GRSP: Easily extractable GRSP; T-GRSP: Total Grsp; GRSP: Glomalin-related soil protein; AN: available nitrogen, AP: available phosphorus; \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$

### 2.5 AMF 的侵染率、球囊霉素含量和土壤理化性质的相关性

由表 2 可见, Pearson 相关性分析表明, AMF 侵染率与土壤有效磷有极显著负相关的关系 ( $P < 0.01$ ), 与 pH 值有极显著正相关关系 ( $P < 0.01$ ), 与有效氮磷比有极显著正相关关系 ( $P < 0.01$ )。易提取球囊霉素和总球囊霉素含量与土壤有效磷有极显著正相关关系 ( $P < 0.01$ ), 与 pH 值有极显著负相关关系 ( $P < 0.01$ ), 与有效氮磷比有极显著负相关关系 ( $P < 0.01$ )。

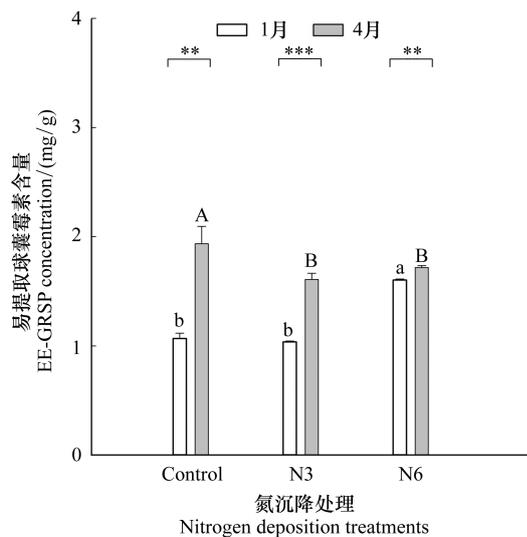


图 2 在不同季节不同氮沉降处理对杉木根际土壤易提取球囊霉素含量的影响

Fig.2 Effects of nitrogen deposition treatments on concentration of rhizosphere soil easily extractable glomalin-related soil protein (EE-GRSP) of Chinese fir in January and April

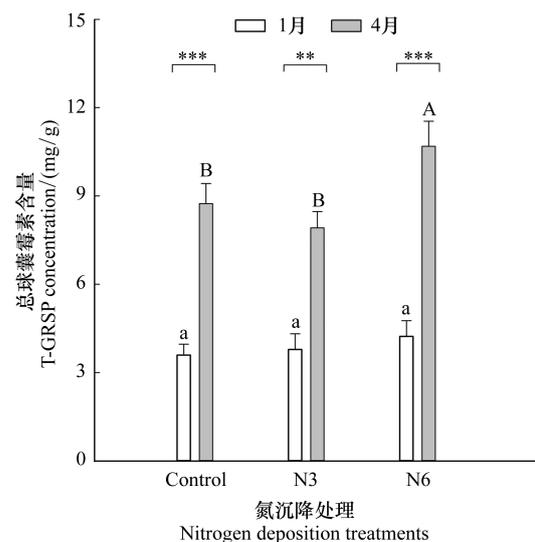


图 3 在不同季节不同氮沉降处理对杉木根际土壤总球囊霉素含量的影响

Fig.3 Effects of nitrogen deposition treatments on concentration of rhizosphere soil total glomalin-related soil protein (T-GRSP) of Chinese fir in January and April

## 3 讨论

### 3.1 氮沉降对杉木 AMF 侵染率和球囊霉素的影响

在冬春季节, 适当的氮添加 ( $3 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) 显著提高了 AMF 侵染率, 这与我们的假设 (1) 一致。与 Johnson 等的研究结果相似<sup>[38]</sup>, 其研究表明在草原土壤中, 氮添加显著增加了 AMF 侵染率。原因可能是氮添加使得植物可以利用的有效氮增加, 根系吸收营养物质的方式 (尤其是磷元素) 无法满足植物自身的氮磷营养平衡, 因此通过 AMF 侵染根系以便获取土壤中的有效磷<sup>[39]</sup>, 从而使得 AMF 侵染率增加<sup>[40]</sup>。相关性分析 AMF 侵染率与有效氮磷比显著正相关。我们的实验结果表明氮沉降显著增加了土壤有效氮磷比, 间接支持了上述观点。在冬季, 氮沉降增加易提取球囊霉素含量。Treseder 等发现氮添加会增加 AM 真菌的侵染率和菌丝长度, 这导致土壤中菌丝的生物量增加<sup>[41]</sup>, 这些根外菌丝更新或者降解后引起了土壤中易提取球囊霉素的增加<sup>[42]</sup>。而春季的易提取球囊霉素是受到氮添加的抑制的, 原因可能是春季温度上升, 刺激了 AMF 等土

壤微生物的增长。更进一步研究发现,相比真菌,细菌对氮增加的更加敏感,更有利于细菌的增加,从而导致了真菌细菌比降低<sup>[43]</sup>。同时易提取球囊霉素不稳定,容易被细菌快速分解<sup>[44]</sup>,从而导致易提取球囊霉素含量低。尽管 AMF 侵染率提高,但在春季仍呈现出氮添加减少了易提取球囊霉素含量的现象。在冬季氮添加增加了总球囊霉素,但是未达到显著水平,而春季,氮添加显著增加了总球囊霉素含量。杉木由于氮添加,生长发育受到有效磷限制,它们可能会倾向于投资一些获取磷能力更强的 AMF 类群,比如巨胞囊霉科<sup>[45]</sup>。而巨胞囊霉科真菌产生的根外菌丝多于球囊霉科真菌<sup>[46]</sup>,增加了根外菌丝的生物量。然而菌丝的降解需要一段时间<sup>[47]</sup>,且总球囊霉素是较为稳定的球囊霉素<sup>[44]</sup>,不易被微生物分解,从而直到春季氮添加才显著提高了总球囊霉素含量。由于球囊霉素是土壤团聚体形成的重要粘合剂,且土壤团聚体形成是影响土壤碳固持和碳稳定的重要机制<sup>[31]</sup>。无论在春季还是冬季,氮沉降均提高了总球囊霉素含量,表明氮沉降有利于土壤团聚体的形成,从而有利于土壤的碳稳定。可能意味着氮沉降能够减缓土壤中碳的释放,进而减少杉木林温室气体的排放。

表 2 杉木 AMF 侵染率,球囊霉素与土壤理化性质的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between AMF colonization, GRSP concentration of Chinese fir and soil physiochemical properties

	全氮 Total nitrogen	全磷 Total phosphorus	有效氮 AN	有效磷 AP	pH	有效氮磷比 AN/AP
侵染率 AMF colonization	0.071	0.151	0.260	-0.833 **	0.780 **	0.719 **
易提取球囊霉素 EE-GRSP	0.229	0.146	0.140	0.785 **	-0.745 **	-0.499 *
总球囊霉素 T-GRSP	0.065	-0.098	-0.227	0.798 **	-0.925 **	-0.785 **

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$

### 3.2 季节变化对杉木 AMF 侵染率和土壤球囊霉素的影响

在对照处理下,春季的 AMF 侵染率显著低于冬季,支持了我们的假设(2)季节变化影响了杉木 AMF 的侵染率。原因可能是相比于冬季,春季温度上升,微生物活性增强,分解有机物释放出更多的营养物质,便于根系的吸收,从而减少了对 AMF 的依赖,进而导致 AMF 侵染率下降<sup>[48]</sup>。此外,侵染率和土壤有效氮磷比呈极显著正相关,春季土壤的有效氮磷比显著低于冬季,也支持了上述观点<sup>[49]</sup>。在对照处理下,春季的易提取球囊霉素和总球囊霉素含量均显著高于冬季。原因可能是春季微生物活性增强,土壤中的其他微生物与 AMF 竞争,AMF 获得的碳源比冬季少,前一个季节产生的菌丝大量降解,因此春季的球囊霉素含量显著高于冬季<sup>[47]</sup>。鉴于球囊霉素在土壤团聚体形成中的独特作用<sup>[31]</sup>,相比较冬季而言,春季更有助于土壤团聚体的形成,有助于减缓春季土壤碳的释放,也有助于减少于营养物质的淋失<sup>[50]</sup>,从而保障植物养分供应。在氮添加处理下,春季的易提取球囊霉素和总球囊霉素含量均显著高于冬季,这与我们的假设(3)不一致。表明氮沉降并未改变季节因素对易提取球囊霉素和总球囊霉素的影响。

## 4 结论

在冬春季,氮沉降提高了杉木林 AMF 侵染率和土壤总球囊霉素含量。表明氮沉降使杉木与 AMF 的共生

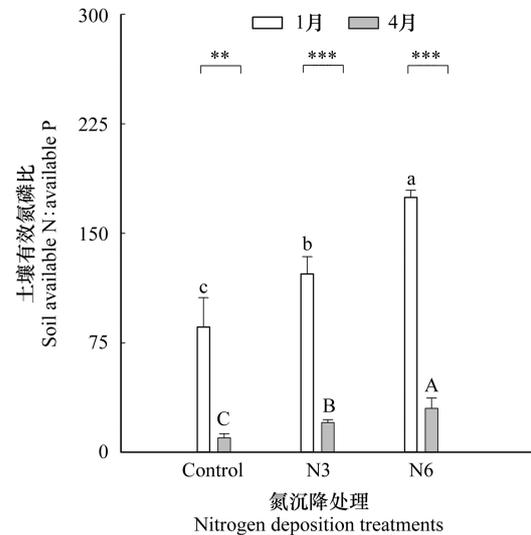


图 4 在不同季节不同氮沉降处理对杉木根际土壤有效氮磷比的影响

Fig. 4 Effects of nitrogen deposition treatments on ratio of rhizosphere soil available nitrogen and available phosphorus of Chinese fir in January and April

关系更加紧密,植物依赖于 AMF 吸收更多的养分,从而利于植物在逆境中的生长。在相同氮添加情况下,春季的 AMF 侵染率显著低于冬季,而易提取球囊霉素和总球囊霉素含量则显著高于冬季。这表明随着季节的变化,杉木对 AMF 的依赖度也会随之变化。在相同氮添加情况下,春季的 AMF 侵染率显著低于冬季,而易提取球囊霉素和总球囊霉素含量则显著高于冬季。表明在两者交互作用下,氮沉降并未改变季节因素对杉木与 AMF 共生关系的影响。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Smith S E, Smith F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62(1): 227-250.
- [ 2 ] Baylis G T S. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it//Sanders F E, Mosse B, Tinker P B, eds. *Endomycorrhizas*. New York: Academic Press, 1975: 373-389.
- [ 3 ] Schweiger P F, Robson A D, Barrow N J. Root hair length determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *New Phytologist*, 1995, 131(2): 247-254.
- [ 4 ] Giovannetti M, Mosse B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist*, 1980, 84(3): 489-500.
- [ 5 ] Rillig M C, Wright S F, Eviner V T. The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *Plant and Soil*, 2002, 238(2): 325-333.
- [ 6 ] Driver J D, Holben W E, Rillig M C. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(1): 101-106.
- [ 7 ] Lovelock C E, Wright S F, Clark D A, Ruess R W. Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape. *Journal of Ecology*, 2004, 92(2): 278-287.
- [ 8 ] 刘晓蕾. 土壤中总球囊霉素测定方法的研究及初步应用[D]. 北京: 中国农业大学, 2006.
- [ 9 ] 张义飞, 毕琪, 杨允非, 张忠辉, 胡长群, 杨雨春, 赵珊珊, 王相刚. 松嫩平原盐碱化羊草群落中 AM 真菌物种资源及侵染率研究. *草业学报*, 2015, 24(9): 80-88.
- [ 10 ] 王建, 周紫燕, 凌婉婷. 球囊霉素相关土壤蛋白的分布及环境功能研究进展. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 634-642.
- [ 11 ] Van Diepen L T A, Lilleskov E A, Pregitzer K S, Miller R M. Simulated nitrogen deposition causes a decline of intra-and extraradical abundance of arbuscular mycorrhizal fungi and changes in microbial community structure in northern hardwood forests. *Ecosystems*, 2010, 13(5): 683-695.
- [ 12 ] 常运华, 刘学军, 李凯辉, 吕金岭, 宋韦. 大气氮沉降研究进展. *干旱区研究*, 2012, 29(6): 972-979.
- [ 13 ] 樊后保, 刘文飞, 李燕燕, 廖迎春, 袁颖红, 徐雷. 亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林生长与土壤养分对氮沉降的响应. *生态学报*, 2007, 27(11): 4630-4642.
- [ 14 ] Gundersen P, Emmett B A, Kj rnaas O J, Koopmans C J, Tietema A. Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101(1/3): 37-55.
- [ 15 ] Gilliam F S. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 2006, 94(6): 1176-1191.
- [ 16 ] Chambers C A, Smith S E, Smith F A. Effects of ammonium and nitrate ions on mycorrhizal infection, nodulation and growth of *Trifolium subterraneum*. *New Phytologist*, 1980, 85(1): 47-62.
- [ 17 ] VejsadovH, HrselovH, Prikryl Z, Vanura V. Effect of different phosphorus and nitrogen levels on development of VA mycorrhiza, rhizobial activity and soybean growth. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1990, 29(1/4): 429-434.
- [ 18 ] Hepper C M. The effect of nitrate and phosphate on the vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of lettuce. *New Phytologist*, 1983, 93(3): 389-399.
- [ 19 ] 童冉, 周本智, 姜丽娜, 周世水, 刘建中, 方禄明, 许礼根, 留凤琴, 陈宏峰. 我国杉木人工林可持续经营面临的问题及发展策略——基于全国分布区的调查. *世界林业研究*, 2019, 32(2): 90-96.
- [ 20 ] 刘文飞, 沈芳芳, 徐志鹏, 吴建平, 段洪浪, 葛艺早, 樊后保. 氮沉降对杉木人工林凋落物叶分解过程中养分释放的影响. *生态环境学报*, 2019, 28(4): 695-701.
- [ 21 ] Song X Z, Zhou G M, Gu H H, Qi L H. Management practices amplify the effects of N deposition on leaf litter decomposition of the Moso bamboo forest. *Plant and Soil*, 2015, 395(1/2): 391-400.
- [ 22 ] Jiang C M, Yu W T, Ma Q, Xu Y G, Zhou H. Nitrogen addition alters carbon and nitrogen dynamics during decay of different quality residues. *Ecological Engineering*, 2015, 82: 252-257.

- [23] 蔡小真. 施氮对杉木幼苗丛枝菌根真菌及其幼苗氮素吸收的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2017.
- [24] 于钦民, 徐福利, 王渭玲. 氮、磷肥对杉木幼苗生物量及养分分配的影响. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(1): 118-128.
- [25] Song X Z, Peng C H, Ciais P, Li Q, Xiang W H, Xiao W F, Zhou G M, Deng L. Nitrogen addition increased CO<sub>2</sub> uptake more than non-CO<sub>2</sub> greenhouse gases emissions in a Moso bamboo forest. Science Advances, 2020, 6: eaaw5790.
- [26] Song X Z, Li Q, Gu H H. Effect of nitrogen deposition and management practices on fine root decomposition in Moso bamboo plantations. Plant and Soil, 2017, 410: 207-215.
- [27] Reay D S, Dentener F, Smith P, Grace J, Feely R A. Global nitrogen deposition and carbon sinks. Nature Geoscience, 2008, 1(7): 430-437.
- [28] Li Q, Song X Z, Chang S X, Peng C H, Xiao W F, Zhang J B, Xiang W H, Li Y, Wang W F. Nitrogen depositions increase soil respiration and decrease temperature sensitivity in a Moso bamboo forest. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 268: 48-54.
- [29] Yang Y R, Song Y Y, Scheller H V, Ghosh A, Ban Y H, Chen H, Tang M. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Robinia pseudoacacia* in uncontaminated and heavy metal contaminated soils. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 86: 146-158.
- [30] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Transactions of the British Mycological Society, 1970, 55(1): 158-161.
- [31] Wright S F, Upadhyaya A. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Science, 1996, 161(9): 575-586.
- [32] Janos D P, Gamszegi S, Beltran B. Glomalin extraction and measurement. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(3): 728-739.
- [33] 王巧环, 任玉芬, 孟龄, 李虹, 傅慧敏, 王华锋. 元素分析仪同时测定土壤中全氮和有机碳. 分析实验室, 2013, 32(10): 41-45.
- [34] 向晓黎, 马小宁, 魏向利, 秦婷, 罗力力. 土壤全磷测定方法要点分析. 农业灾害研究, 2015, 5(5): 30-31.
- [35] 王荣辉, 曾芳, 许桂芝, 欧俊. 现行国标有效磷测定方法比较. 广东农业科学, 2010, 37(2): 84-85.
- [36] 李立平, 张佳宝, 邢维芹, 唐立松. 土壤速效氮磷钾测定进展. 土壤通报, 2003, 34(5): 483-488.
- [37] 李海玲. 土壤 pH 值的测定——电位法. 农业科技与信息, 2011, (13): 47-48.
- [38] Johnson N C, Rowland D L, Corkidi L, Egerton-Warburton L M, Allen E B. Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. Ecology, 2003, 84(7): 1895-1908.
- [39] 席浩. 模拟氮沉降情境下丛枝菌根介导的土壤碳固持研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [40] Williams A, Manoharan L, Rosenstock N P, Olsson P A, Hedlund K. Long-term agricultural fertilization alters arbuscular mycorrhizal fungal community composition and barley (*Hordeum vulgare*) mycorrhizal carbon and phosphorus exchange. New Phytologist, 2017, 213(2): 874-885.
- [41] Treseder K K, Turner K M, Mack M C. Mycorrhizal responses to nitrogen fertilization in boreal ecosystems: potential consequences for soil carbon storage. Global Change Biology, 2007, 13(1): 78-88.
- [42] 高秀兵, 邢丹, 陈瑶, 周富裕, 赵华富, 陈娟, 郭灿, 周玉锋. 茶树根际球囊霉素相关土壤蛋白含量及其与土壤因子的关系. 茶叶科学, 2016, 36(2): 191-200.
- [43] Höglberg M N, Chen Y, Höglberg P. Gross nitrogen mineralisation and fungi-to-bacteria ratios are negatively correlated in boreal forests. Biology and Fertility of Soils, 2007, 44(2): 363-366.
- [44] Kumar S, Singh A K, Ghosh P. Distribution of soil organic carbon and glomalin related soil protein in reclaimed coal mine-land chronosequence under tropical condition. Science of the Total Environment, 2018, 625: 1341-1350.
- [45] Johnson N C, Angelard C, Sanders I R, Kiers E T. Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change. Ecology Letters, 2013, 16(S1): 140-153.
- [46] Powell J R, Parrent J L, Hart M M, Klironomos J N, Rillig M C, Maherali H. Phylogenetic trait conservatism and the evolution of functional trade-offs in arbuscular mycorrhizal fungi. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009, 276(1676): 4237-4245.
- [47] Singh P K, Singh M, Tripathi B N. Glomalin: an arbuscular mycorrhizal fungal soil protein. Protoplasma, 2013, 250(3): 663-669.
- [48] Smith S S E. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. Biological Review of the Cambridge Philosophical Society, 1980, 55(4): 475-510.
- [49] 孙向伟, 王晓娟, 陈牧, 豆存艳, 高飞翔, 金樑. 生态环境因子对 AM 真菌孢子形成与分布的作用机制. 草业学报, 2011, 20(1): 214-221.
- [50] 鲁青原, 郝春博. 丛枝菌根真菌(AMF)在土壤固碳中的作用. 海洋地质前沿, 2016, 32(8): 41-46.