

DOI: 10.20103/j.stxb.202207011869

孙鹏飞,程瑞梅,肖文发,沈雅飞,曾立雄,王丽君,陈天,张萌,邢红爽.模拟氮沉降和接种外生菌根真菌对马尾松(*Pinus massoniana*)幼苗营养元素的影响.生态学报,2023,43(17):7263-7273.

Sun P F, Cheng R M, Xiao W F, Shen Y F, Zeng L X, Wang L J, Chen T, Zhang M, Xing H S. Effects of nitrogen addition and ectomycorrhizal fungi on nutrient elements of *Pinus massoniana* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(17): 7263-7273.

模拟氮沉降和接种外生菌根真菌对马尾松 (*Pinus massoniana*) 幼苗营养元素的影响

孙鹏飞¹, 程瑞梅^{1,2,*}, 肖文发^{1,2}, 沈雅飞^{1,2}, 曾立雄¹, 王丽君¹, 陈 天¹, 张 萌¹, 邢红爽¹

1 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

2 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

摘要: 量化植物地上部和地下部元素含量对于理解和预测植物养分平衡如何响应大气氮沉降的变化至关重要。通过盆栽试验研究了氮沉降增加背景下外生菌根真菌对马尾松幼苗营养元素的影响。对马尾松幼苗进行了接种两种外生菌根真菌:(彩色豆马勃(*Pisolithus tinctorius*, Pt)与厚环乳牛肝菌(*Suillus grevillei*, Sg))以及4种氮素浓度添加:0 kg N hm⁻² a⁻¹ (N0)、正常氮沉降30 kg N hm⁻² a⁻¹ (N30)、中度氮沉降60 kg N hm⁻² a⁻¹ (N60)、重度氮沉降90 kg N hm⁻² a⁻¹ (N90),共12个处理,测定了马尾松地上部和地下部大量元素和微量元素的含量。结果表明:施氮改变了营养元素在马尾松幼苗地上部和地下部的含量,马尾松幼苗磷(P)、钙(Ca)、铁(Fe)、锰(Mn)等元素均在N60时达到临界值,而当输入的量超过了马尾松对氮的需求时,氮沉降会使马尾松营养元素含量较最适浓度时降低,地上部碳(C)随施氮浓度的升高先升高后降低,N随施氮浓度的升高而升高,根系和叶片钾(K)、Ca、镁(Mg)均随施氮浓度的升高而降低,施氮也降低了根系C及微量元素的含量。但在同一施氮浓度下,接种外生菌根真菌(EMF)后能够提高大多数元素的含量,N90时接种厚环乳牛肝菌(Sg)和彩色豆马勃(Pt)的叶片N含量与对照相比分别提高112.6%和138.6%,根系N含量分别提高73.1%、71.6%;N60时接种Sg和Pt的植株叶片P含量比不施氮未接种对照分别提高了166.3%、132.9%,根系P含量分别提高了40.8%、38.5%。EMF能够维持植物养分平衡,从而降低高施氮量对植物的影响效果。这为未来气候变化情景中氮沉降增加下接种EMF可以调节植物元素含量,从而达到更适应环境的元素平衡来促进生长提供理论依据。

关键词: 氮添加;外生菌根真菌;马尾松;营养元素

Effects of nitrogen addition and ectomycorrhizal fungi on nutrient elements of *Pinus massoniana* seedlings

SUN Pengfei¹, CHENG Ruimei^{1,2,*}, XIAO Wenfa^{1,2}, SHEN Yafei^{1,2}, ZENG Lixiong¹, WANG Lijun¹, CHEN Tian¹, ZHANG Meng¹, XING Hongshuang¹

1 State Forestry Administration Key Laboratory of Forest, Ecology and Environment, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Co-innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: Quantifying the content of elements in the aboveground and underground parts of plants is significant to understand and predict how plant nutrient balance responds to changes in atmosphere nitrogen deposition. A field experiment with ectomycorrhizal fungi and nitrogen was established to investigate effects on nutrient elements in *Pinus massoniana*

基金项目:中国林科院基本科研业务费专项(CAFYBB2021ZE003)

收稿日期:2022-07-01; 网络出版日期:2023-04-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengrm@caf.ac.cn

seedlings under the background of increased nitrogen deposition. Seedlings were subject to nitrogen additions, which were 0 kg N hm⁻² a⁻¹ (N0), normal nitrogen deposition 30 kg N hm⁻² a⁻¹ (N30), moderate nitrogen deposition 60 kg N hm⁻² a⁻¹ (N60), severe nitrogen deposition 90 kg N hm⁻² a⁻¹ (N90), and symbiosis with ectomycorrhizal fungi (EMF), which was *Pisolithus tinctorius* and *Suillus grevillei*, a total of 12 treatments. The contents of macronutrients and micronutrients in the leaves and roots of plants were determined. It was found that nitrogen addition changed the content of nutrient elements in the aboveground and underground parts of *Pinus massoniana*, and P, Ca, Fe and Mn of seedlings reached the critical value at N60. When the input amount exceeded the nitrogen requirement of seedlings, nitrogen deposition would reduce the content of nutrient elements in *Pinus massoniana* compared with the optimum concentration. With the increase of nitrogen application concentration, the C content in leaves of *Pinus massoniana* seedlings increased at first and then decreased, and reached the maximum at N60, while the nitrogen content in aboveground and underground parts increased with the increase of nitrogen application concentration. The contents of K, Ca and Mg in roots and leaves decreased with the increase of nitrogen application concentration, and nitrogen application also decreased the contents of C and micronutrients in roots. Nitrogen application also decreased the content of root C and micronutrients. However, under the same nitrogen addition, EMF could increase the content of most elements. Compared with the control, the leaf N content of N90 inoculated with Sg and Pt increased by 112.6% and 138.6%, respectively, and the root N content increased by 73.1% and 71.6%, respectively. Compared with the control without nitrogen application, the leaf P content of the plants inoculated with Sg and Pt increased by 166.3% and 132.9%, respectively, and the root P content increased by 40.8% and 38.5%, respectively. EMF can maintain the balance of plant nutrients, thus reducing the effect of high nitrogen application on plants. It provides a theoretical basis for inoculating EMF under the increase of nitrogen deposition in the future climate change scenarios to regulate the element content of plants, so as to achieve more environmental element balance to promote growth.

Key Words: nitrogen addition; ectomycorrhiza fungi; *Pinus massoniana*; nutrient elements

随着人类活动产生的活性氮化合物的过度排放使大气氮沉降日益加剧,其对生态系统的影响也成为目前全球环境质量和气候变化中热议的话题^[1-2]。作为最大的发展中国家,我国为全球三个高氮沉降热点区域之一,虽然氮沉降量的变化趋势由快速增长变为趋于稳定,但是总量仍然处于较高水平^[3]。大气氮沉降直接或间接影响植物生长、营养元素吸收及分配过程^[4]。植物从土壤中汲取营养维持和促进自身的生长发育,而诸多功能、含量和分布各异的营养元素对植物的生命活动也起到至关重要的作用^[5-6]。土壤中氮含量的高低会影响植物对氮的吸收和同化能力,并影响氮在植物体内运输的差异,同时也会影响植物对其他营养元素的吸收和利用^[7]。向日葵(*Helianthus annuus*)、百日草(*Zinnia elegans*)、鸡冠花(*Celosia cristata*)和波斯菊(*Cosmos bipinnatus*)在不同施氮浓度处理后,叶片氮含量均随施氮浓度的升高而升高,但施氮对4种植物其他营养元素含量的影响却不同,增加了向日葵锰(Mn)、铁(Fe)和锌(Zn)含量,增加了百日草硫(S)和Mn含量,增加了鸡冠花钙(Ca)、镁(Mg)、Fe和Mn含量。Yan等研究了施氮对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)生长和营养吸收的影响,发现施氮增加了拟南芥叶片氮含量,降低磷含量,从而增加光合固碳的量,促进植物生长^[8]。在一定施氮范围内有利于植物对其他营养元素的吸收利用,而过量施氮则会导致植物营养失衡,对植物产生负面影响。

外生菌根真菌(EMF)可以与大多数植物形成共生关系,共生后产生的真菌菌丝体能够紧密地包裹植物幼根形成菌套,菌套能继续长出菌丝取代根毛延伸到土壤中形成根外菌丝体^[9]。EMF具有促进宿主植物生长和营养吸收、提高植物抵抗生物和非生物逆境的能力^[10-11]。Wen等发现,接种EMF的黑松(*Pinus thunbergii*)的氮、磷、钾含量显著高于未接种植株^[12]。Wang等研究发现,接种EMF可以提高杉木(*Cunninghamia lanceolata*)氮(N)、磷(P)含量,从而促进植株的光合作用和生长状况^[13]。Arteaga-León研究了接种EMF对樟子松(*Pinus ayacahuite*)营养元素含量的影响,发现与未接种对照相比,接种EMF提高了N、P、Mn、Fe含量^[14]。可见,不同的植物和EMF组合、不同的生长环境,都能引起试验结果的差异。

中国是世界上拥有最大人工林的国家,植树造林已成为调节气候、减少二氧化碳排放^[15],实现我国2030碳达峰和2060碳中和目标的关键。马尾松(*Pinus massoniana*)作为中国南方造林先锋树种^[16],是典型的外生菌根树种,关于其与外生菌根共生关系的研究开展的较早。早在1989年,陈连庆就对马尾松共生菌根进行了

调查与鉴定,发现共有 27 种外生真菌能够与其共生^[17],其中彩色豆马勃(*Pisolithus tinctorius*, Pt)与厚环乳牛肝菌(*Suillus grevillei*, Sg)是马尾松典型的优良共生菌剂^[18]。陈展研究发现接种彩色豆马勃能够降低马尾松针叶的 N 含量,增加了 P、钾(K)、Ca、Mg 的含量,有利于植株针叶营养元素的积累和营养平衡^[19]。于浩等发现强酸雨处理下接种外生菌根真菌能够提高马尾松幼苗根系中的 N、P、Ca、Mg 的含量,说明接种 EMF 在一定程度上可以缓解胁迫对马尾松幼苗养分元素的不利影响^[20]。本研究以马尾松幼苗为试验材料,分析施氮和接种 EMF 对马尾松大量元素和微量元素含量的影响,旨在从植物营养的角度探讨 EMF 对马尾松生长的影响机制,并从氮素供应不足到氮素供应过剩的范围内评估接种 EMF 对马尾松幼苗营养元素吸收能力的影响。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试菌种为厚环乳牛肝菌 *Suillus grevillei* (简称 Sg) 和彩色豆马勃 *Pisolithus tinctorius* (简称 Pt),由中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所微生物保藏管理中提供。将冷冻干燥菌种恢复活化后接入摇臂发酵罐内震荡培养 30 d,生长旺盛后作为菌剂备用。

供试植物为 1 年生马尾松幼苗,由湖南省林业技术推广站提供。盆栽土壤在高温蒸汽灭菌锅(121.3 ℃, 103.4 kPa)连续灭菌 30 min 后备用。塑料花盆规格为 20 cm×15 cm,用 95%乙醇擦干后晾干,每盆装土 3 kg,土壤理化性质为:全氮为 1.01 g/kg,全磷为 0.54 g/kg,全钾为 1.53 g/kg 速效氮为 47.28 mg/kg,速效磷为 8.97 mg/kg,速效钾为 90.17 mg/kg,有机质为 13.97 g/kg,pH 为 5.97。

1.2 试验设计

试验于 2021 年 1 月—2021 年 11 月在湖北秭归三峡库区森林生态系统国家定位观测研究站进行,其地理位置为北纬 30°38'14"—31°11'31"N,东经 110°0'04"—110°18'41"E,该区针叶林以马尾松为主,总面积和总蓄积量占比高达 48.8%和 64.2%^[20],氮沉降量为 30 kg N hm⁻²a⁻¹^[21]。采用双因素随机区组试验设计,因素一为接种处理,分别为 Sg、Pt 和对照(CK);因素二为施氮处理,根据该地区大气年氮沉降量分为四个水平:0 kg N hm⁻²a⁻¹,正常沉降 30 kg N hm⁻²a⁻¹,中度沉降 60 kg N hm⁻²a⁻¹,重度沉降 90 kg N hm⁻²a⁻¹,共 12 个处理,每个处理 100 盆,共 1200 盆。选取长势一致的马尾松幼苗,盆栽前使用 70%(v/v)酒精消毒 15 s,然后使用蒸馏水冲洗干净,接种时在基质上打 3 个“品”字形小孔,每个孔用注射器注入 5 mL 的菌液,在孔口用土压实,对照接入 5 mL 灭活的菌液。每隔 2 周移动 1 次苗木,以减小边际效应。在施氮处理前,幼苗生长 3 个月,以保证幼苗与 EMF 形成共生关系,之后每月进行一次施氮处理,将 NH₄NO₃溶解在 1 L 蒸馏水中,用喷雾器对马尾松幼苗全株及土壤进行喷施,每次分别施 0(N0),0.714(N30),1.428(N60),2.143(N90) g/L 硝酸铵溶液。

1.3 试验方法

碳含量的测定

将烘干的叶片样品研磨成细粉,过 200 目筛。精确称取 4 mg 样品,使用 Liqui TOCII 分析仪(Elementar, 德国)在固体模式下对叶片碳含量进行测定^[22]。

氮、磷含量的测定

将烘干的叶和根样品分别研磨成细粉,利用凯氏定氮仪(KjeltecTM 8400 Analyzer Unit, FOSS-Tecator, 赫格纳斯,瑞典)测定全氮、全磷的含量^[23]。钾、钙、镁、铁、锰、铜和锌含量的测定使用原子吸收分光光度计(Hitachi Z-2000, 东京,日本)测定钾、钙、镁、铁、锰、铜和锌的含量^[24]。

1.4 数据处理

使用 SPSS 17.0 进行数据处理。采用单因素和 Duncan 法进行方差分析和多重比较($\alpha=0.05$),用 Pearson 法对理化性状和马尾松元素含量进行相关分析。利用 Excel 2003 软件作图。图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 施氮及接种 EMF 对马尾松叶片和根系碳含量的影响

由图 1 可知,不同处理下马尾松幼苗叶片碳含量随施氮浓度升高先增加后降低,N60 时达到最大值。在

N0 和 N30 时接种 Sg 的植株叶片碳含量高于接种 Pt,与对照相比分别提高:24.11 g/kg、11.22 g/kg;7.76 g/kg、4.79 g/kg。在 N60 和 N90 时接种 Pt 的植株叶片碳含量高于接种 Sg,与对照相比分别提高:24.38 g/kg、15.98 g/kg;31.92 g/kg、16.30 g/kg。未接种植株的叶片碳含量比在 N90 时比不施氮的未接种对照降低了 7.99 g/kg。接种 EMF 的马尾松根系碳含量高于未接种植株,N60 接种 Pt 根系碳含量最高。双因素方差分析表明(表 1),接种处理对叶片和根系碳含量影响显著($P<0.05$),施氮处理及二者交互作用对叶片和根系碳含量影响不显著($P>0.05$)。

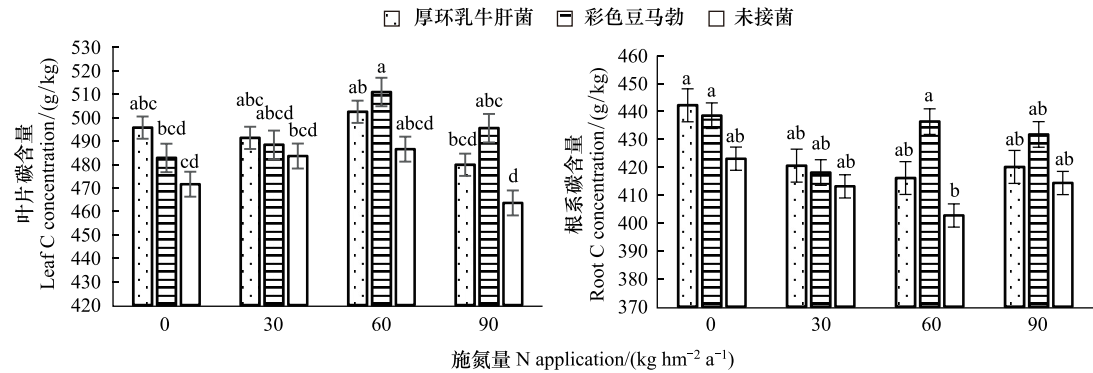


图 1 施氮及接种外生菌根真菌(EMF)对叶片和根系碳含量的影响

Fig.1 Effects of N fertilization and exogenous EMF inoculation on leaf and root C concentration of *Pinus massoniana* seedlings

数值为均值±标准差(n=6);不同的字母表示两者之间在 $P<0.05$ 的水平下差异不显著(Duncan's test)

表 1 施氮处理、接种处理及两者的交互作用对马尾松幼苗各项指标的影响

Table 1 Effects of nitrogen treatment (N), EMF treatment (EMF), and N × EMF on the parameters of *Pinus massoniana* seedlings

指标 Parameters	接种处理 Inoculation treatment (EMF)		施氮处理 Nitrogen treatment (N)		接种处理×施氮处理 EMF×N	
	F	P	F	P	F	P
叶片碳含量 Leaf C concentration	4.95	0.01 *	2.95	0.05 ^{ns}	0.75	0.62 ^{ns}
叶片氮含量 Leaf N concentration	60.57	0.00 **	28.36	0.00 **	8.86	0.00 **
叶片磷含量 Leaf P concentration	45.75	0.00 **	6.26	0.00 **	1.03	0.43 ^{ns}
叶片钾含量 Leaf K concentration	80.73	0.00 **	55.49	0.07 ^{ns}	0.28	0.94 ^{ns}
叶片钙含量 Leaf Ca concentration	22.04	0.00 **	2.67	0.07 ^{ns}	1.76	0.15 ^{ns}
叶片镁含量 Leaf Mg concentration	1.44	0.26 ^{ns}	6.98	0.00 **	0.21	0.97 ^{ns}
叶片铁含量 Leaf Fe concentration	42.74	0.00 **	5.52	0.00 **	2.75	0.04 *
叶片锰含量 Leaf Mn concentration	24.60	0.00 **	1.82	0.17 ^{ns}	3.68	0.01 *
叶片铜含量 Leaf Cu concentration	0.17	0.84 ^{ns}	5.02	0.01 *	1.04	0.42 ^{ns}
叶片锌含量 Leaf Zn concentration	4.15	0.03 *	1.26	0.31 ^{ns}	1.14	0.37 ^{ns}
根系碳含量 Root C concentration	3.72	0.04 *	2.15	0.12 ^{ns}	0.59	0.74 ^{ns}
根系氮含量 Root N concentration	16.62	0.00 **	46.55	0.00 **	3.27	0.02 *
根系磷含量 Root P concentration	29.82	0.00 **	5.28	0.00 **	1.62	0.19 ^{ns}
根系钾含量 Root K concentration	13.36	0.00 **	64.42	0.00 **	2.60	0.04 *
根系钙含量 Root Ca concentration	11.96	0.00 **	10.39	0.00 **	1.62	0.19 ^{ns}
根系镁含量 Root Mg concentration	5.08	0.01 *	19.93	0.00 **	0.41	0.86 ^{ns}
根系铁含量 Root Fe concentration	11.45	0.00 **	33.44	0.00 **	3.17	0.02 *
根系锰含量 Root Mn concentration	11.24	0.00 **	17.04	0.00 **	1.19	0.35 ^{ns}
根系铜含量 Root Cu concentration	2.18	0.14 ^{ns}	0.82	0.49 ^{ns}	3.26	0.02 *
根系锌含量 Root Zn concentration	4.03	0.03 *	4.49	0.01 *	1.44	0.24 ^{ns}

* $P<0.05$ 水平下显著; ** $P<0.01$ 水平下显著;ns 不显著

2.2 施氮及接种 EMF 对马尾松叶片大量元素含量的影响

由表 2 可知,施氮处理显著提高了马尾松幼苗叶片的 N 含量,与对照(N0)相比,N30、N60 和 N90 处理均显著增加植株叶片 N 含量。接种 EMF 植株的 N 含量均显著高于未接种植株,且随施氮浓度升高而升高,N90 时,接种 Sg 和 Pt 的 N 含量与对照相比分别提高了 112.6%和 138.6%,CK 提高了 95.5%。

不同处理下马尾松幼苗叶片 P 含量随施氮浓度升高呈先增加后降低的趋势(表 2),接种与未接种植株均在 N60 时达到最大值,接种 Sg 和 Pt 的植株叶片 P 含量比不施氮未接种对照分别提高了 166.3%、132.9%,未接种植株仅提高了 24.2%,可见接种 EMF 的马尾松叶片 P 含量降低程度小于未接种植株。

接种 EMF 和未接种马尾松幼苗叶片 K 和 Mg 含量有相似的变化规律,随施氮浓度升高而降低,但接种 EMF 的植株 K 和 Mg 含量均高于未接种植株。接种 Sg 的马尾松幼苗叶片 Ca 含量在 N0 时出现最大值,Pt 和 CK 在 N60 时出现最大值(表 2)。

双因素方差分析表明(表 1),接种处理对马尾松幼苗叶片 N、P、K、Ca 的影响极显著($P<0.01$),施氮处理对马尾松幼苗叶片 N、P、Mg 的影响极显著($P<0.01$),二者交互作用只对叶片 N 含量有极显著影响($P<0.01$)。

表 2 施氮与接种外生菌根真菌对马尾松幼苗叶片大量元素的影响

Table 2 Effects of nitrogen application and inoculating ectomycorrhizal fungi on concentrations of micronutrients in the leaves of *Pinus massoniana* seedlings

施氮量/ N application (kg N hm ⁻² a ⁻¹)	接种 Inoculation	氮 N/(g/kg)	磷 P/(g/kg)	钾 K/(g/kg)	钙 Ca/(g/kg)	镁 Mg/(g/kg)
0	Sg	9.18±0.05ef	1.06±0.11bcd	8.26±0.20a	4.19±0.17a	2.09±0.22a
	Pt	8.54±0.15fg	0.99±0.07cd	7.86±0.17ab	3.66±0.16abcd	2.00±0.22ab
	CK	7.37±0.19h	0.60±0.09e	6.91±0.17cde	2.78±0.10e	1.76±0.18abc
30	Sg	11.70±0.35d	1.36±0.17ab	7.68±0.15abc	3.23±0.08cde	1.99±0.17ab
	Pt	9.74±0.67e	1.12±0.03bc	7.39±0.21bcd	3.55±0.03bcd	1.74±0.21abc
	CK	8.02±0.23gh	0.73±0.08de	6.70±0.12de	2.93±0.18e	1.68±0.20abc
60	Sg	12.26±0.51d	1.60±0.20a	7.41±0.09bcd	3.98±0.20ab	1.47±0.07bc
	Pt	12.71±0.52d	1.40±0.04ab	7.10±0.47bcde	3.88±0.33ab	1.51±0.03abc
	CK	9.37±0.23ef	0.75±0.07de	6.44±0.24e	3.11±0.25de	1.41±0.08bc
90	Sg	15.68±0.79b	1.53±0.13a	6.74±0.42de	3.64±0.20abcd	1.46±0.22bc
	Pt	17.59±0.08a	1.30±0.10abc	6.71±0.19de	3.76±0.26abc	1.36±0.19c
	CK	14.42±0.07c	0.63±0.08e	5.65±0.19f	3.07±0.03de	1.31±0.11c

CK:未接种 uninoculated control;Sg:厚环乳牛肝菌 *Suillus grevillei*;Pt:彩色豆马勃 *Pisolithus tinctorius* 数值为均值±标准差($n=6$);不同的字母表示两者之间在 $P<0.05$ 的水平下差异不显著(Duncan's test)

2.3 施氮及接种 EMF 对马尾松叶片微量元素含量的影响

接种 EMF 的马尾松幼苗叶片 Fe 含量随施氮浓度升高先降低后升高,N60 时达到最高,之后又降低(表 3),且在同一施氮浓度下均高于未接种植株。未接种植株接种 Fe 含量随施氮浓度升高先降低后升高,在 N60 时出现最小值,而接种 EMF 植株在 N60 时出现最大值,接种 Sg、Pt 分别比对照提高 73.27%和 48.99%。

接种 EMF 的马尾松幼苗叶片 Mn 含量随施氮浓度升高先降低后升高,N60 时出现最小值(表 3)。未接种植株叶片 Mn 含量随施氮浓度升高先升高后降低,在 N60 时出现最大值。在 N0、N30、N60 和 N90 时,接种 EMF 的植株叶片 Mn 含量均高于未接种植株。

随施氮浓度升高,接种 EMF 与未接种马尾松幼苗叶片铜(Cu)含量均呈先降低后升高再降低的趋势(表 3)。N0、N30 时接种 EMF 植株叶片 Cu 含量低于未接种植株,N60、N90 时接种 EMF 植株叶片 Cu 含量高于未接种植株。

随施氮浓度升高,接种 EMF 的马尾松幼苗叶片锌(Zn)含量均呈先降低后升高的趋势,不同的是接种 Sg

的植株叶片 Zn 含量最小值出现在 N60 时,而 Pt 出现在 N30。未接种植株叶片 Zn 含量随施氮浓度升高而升高,在 0—90 四个施氮浓度,接种 Sg 的植株叶片 Zn 含量均高于未接种植株(表 3)。

双因素方差分析表明(表 1),接种处理对马尾松幼苗叶片 Fe、Mn 的影响极显著($P<0.01$),施氮处理对 Fe 的影响极显著($P<0.01$),对 Cu 的影响显著($P<0.05$),二者交互作用对叶片 Fe、Mn 含量有显著影响($P<0.05$)。

表 3 施氮与接种外生菌根真菌对马尾松幼苗叶片微量元素的影响

Table 3 Effects of nitrogen application and inoculating ectomycorrhizal fungi on concentrations of macronutrients in the leaves of *Pinus massoniana* seedlings

施氮量/ N application/ (kg N hm ⁻² a ⁻¹)	接种 Inoculation	铁 Fe (mg/kg)	锰 Mn (mg/kg)	铜 Cu (mg/kg)	锌 Zn (mg/kg)
0	Sg	75.90±1.78ab	248.42±23.26abc	4.84±0.20abc	14.06±0.96ab
	Pt	66.09±0.84cd	285.12±7.08ab	4.74±0.20abc	12.20±1.03abc
	CK	54.82±1.53efgh	184.79±18.59de	5.33±0.19a	10.18±0.89c
30	Sg	65.21±1.24cd	239.10±17.09bc	3.98±0.31c	13.78±1.07abc
	Pt	60.54±2.44cdef	238.26±20.11bc	4.19±0.18bc	10.91±0.87bc
	CK	50.42±2.24gh	206.92±13.92cde	4.28±0.51bc	11.38±2.05abc
60	Sg	80.12±8.85a	235.01±8.03c	4.71±0.09abc	11.56±1.91abc
	Pt	68.90±2.14bc	227.86±13.66cd	4.97±0.22ab	13.35±2.75abc
	CK	46.24±2.19h	210.12±5.64cde	4.35±0.34bc	11.73±1.95abc
90	Sg	62.54±2.26cde	291.83±1.93a	4.53±0.33abc	14.91±2.09a
	Pt	58.25±1.37defg	290.19±19.82a	4.59±0.08abc	13.66±1.90abc
	CK	51.51±1.91fgh	168.61±14.51e	4.38±0.21bc	12.06±3.42abc

2.4 施氮及接种 EMF 对马尾松根系大量元素含量的影响

施氮处理显著提高了马尾松幼苗根系的 N 含量(表 4),与对照(N0)相比,N30、N60 和 N90 处理均显著增加植株根系 N 含量。接种 EMF 植株的 N 含量均显著高于未接种植株,且呈随施氮浓度升高而升高的趋势,在 N30、N60 和 N90 三个施氮浓度下,接种 Pt 的马尾松根系 N 含量高于接种 Sg,与对照相比二者分别提高了 24.8%、23.9%(N30),53.6%、37.2%(N60),73.1%、71.6%(N90)。

表 4 施氮与接种外生菌根真菌对马尾松幼苗根系大量元素的影响

Table 4 Effects of nitrogen application and inoculating ectomycorrhizal fungi on concentrations of micronutrients in the roots of *Pinus massoniana* seedlings

施氮量/ N application (kg N hm ⁻² a ⁻¹)	接种 Inoculation	氮 N/(g/kg)	磷 P/(g/kg)	钾 K/(g/kg)	钙 Ca/(g/kg)	镁 Mg/(g/kg)
0	Sg	5.85±0.19fg	1.29±0.03ab	7.69±0.33a	4.56±0.13ab	2.28±0.06a
	Pt	5.80±0.29fg	1.22±0.03abc	6.98±0.04b	4.79±0.14a	2.17±0.01ab
	CK	5.44±0.26g	1.03±0.09cde	6.75±0.18b	4.46±0.20ab	2.07±0.08abc
30	Sg	6.74±0.19de	1.21±0.02abc	6.37±0.27bc	4.51±0.14ab	1.96±0.18bcd
	Pt	6.78±0.14de	1.05±0.02bcd	6.61±0.17b	4.57±0.05ab	1.82±0.14cdef
	CK	6.24±0.21ef	0.80±0.10e	5.53±0.20de	4.22±0.04bcd	1.68±0.11def
60	Sg	7.46±0.12c	1.45±0.11a	5.13±0.12def	4.48±0.21ab	1.88±0.12bcde
	Pt	8.35±0.33b	1.43±0.03a	5.77±0.02cd	4.45±0.19ab	1.71±0.07def
	CK	7.28±0.21cd	0.87±0.02de	4.98±0.06efg	3.80±0.20de	1.57±0.03ef
90	Sg	9.33±0.03a	1.36±0.01a	4.69±0.41fg	4.38±0.07abc	1.60±0.04ef
	Pt	9.41±0.23a	1.20±0.01abc	5.43±0.21de	3.91±0.24cde	1.65±0.11def
	CK	8.53±0.24b	1.03±0.18cde	4.43±0.23g	3.47±0.15e	1.55±0.07f

接种 EMF 的马尾松幼苗根系 P 含量随施氮浓度升高先降低后升高,在 N60 时达到最大值后又下降(表 4),且接种 EMF 的植株根系 P 含量显著高于未接种植株,N60 时,接种 Sg 和 Pt 的植株根系 P 含量比不施氮未接种对照分别提高了 40.8%、38.5%。

接种 EMF 和未接种马尾松幼苗根系 K、Ca、Mg 含量均随施氮浓度升高而降低,但同一施氮浓度下,接种 EMF 的植株 K、Ca、Mg 含量均高于未接种植株。(表 4)。

双因素方差分析表明(表 1),接种处理对马尾松幼苗根系 N、P、K、Ca 的影响极显著($P<0.01$),对 Mg 影响显著($P<0.05$),施氮处理对马尾松根系大量元素均有极显著影响($P<0.01$),二者交互作用对叶片 N、K 含量有显著影响($P<0.05$)。

2.5 施氮及接种 EMF 对马尾松根系微量元素含量的影响

接种 EMF 与未接种的马尾松幼苗根系 Fe 含量随施氮浓度升高先降低后升高,N60 时达到最高,之后又降低,且在同一施氮浓度下均高于未接种植株(表 5)。N60 时,接种 Sg 与 Pt 的植株根系 Fe 含量与对照相比提高 26.6%和 28.4%。

表 5 施氮与接种外生菌根真菌对马尾松幼苗根系微量元素的影响

Table 5 Effects of nitrogen application and inoculating ectomycorrhizal fungi on concentrations of macronutrients in the roots of *Pinus massoniana* seedlings

施氮量/ N application/ (kg N hm ⁻² a ⁻¹)	接种 Inoculation	铁 Fe (mg/kg)	锰 Mn (mg/kg)	铜 Cu (mg/kg)	锌 Zn (mg/kg)
0	Sg	3126.91±90.35abc	132.56±2.18a	103.53±16.32ab	16.20±3.19ab
	Pt	3034.82±30.38abc	110.98±1.39ab	96.82±9.22ab	19.36±1.92a
	CK	2950.76±108.33bcd	81.64±8.99cde	91.19±12.15abc	14.52±2.07ab
30	Sg	2268.47±73.04fg	66.65±1.29de	105.45±9.48a	11.37±1.41bc
	Pt	2267.22±8.96fg	61.43±4.60de	98.43±2.36ab	15.06±4.34ab
	CK	2238.91±66.93fg	56.93±0.69e	80.00±1.30c	9.04±0.90c
60	Sg	3314.82±73.97ab	96.25±5.87bc	88.43±1.31bc	16.24±2.59ab
	Pt	3363.36±217.34a	85.69±2.07bcd	100.51±3.37ab	12.04±5.30bc
	CK	2619.01±142.97def	72.53±6.83cde	96.85±6.32ab	13.21±2.06bc
90	Sg	2822.73±132.45cde	95.49±21.97bc	88.63±7.83bc	14.35±2.55abc
	Pt	3187.35±191.37abc	86.38±3.65bcd	90.86±6.96abc	15.16±2.92ab
	CK	2544.74±72.93efg	72.82±8.73cde	94.54±4.32abc	12.13±1.66bc

接种 EMF 与未接种的马尾松幼苗根系 Mn 含量随施氮浓度升高先降低再升高后趋于稳定,N30 时出现最小值(表 5)。在 N0、N30、N60 和 N90 时,接种 EMF 的植株叶片 Mn 含量均高于未接种植株。

接种两种 EMF 的马尾松幼苗根系 Cu 含量在 N0、N30 时均高于未接种植株,而在 N60 时接种 Sg 的植株 Cu 含量低于未接种植株,N90 时两种 EMF 植株根系 Cu 含量均低于未接种植株,分别降低了 6.2%和 3.9%。

随施氮浓度升高,接种 EMF 与未接种的马尾松幼苗根系 Zn 含量均呈先降低后升高再降低的趋势,不同的是接种 Sg 的植株根系 Zn 含量最大值和最小值分别出现在 N60 和 N30 时,而 Pt 出现在 N0 和 N60,CK 出现在 N0 和 N30。(表 5)。

双因素方差分析表明(表 1),接种处理和施氮处理对马尾松幼苗根系 Fe、Mn 的影响极显著($P<0.01$),对 Zn 的影响显著($P<0.05$),二者交互作用对根系 Fe 和 Cu 含量有显著影响($P<0.05$)。

3 讨论

调控植物获取和吸收养分的量,降低养分的无效损耗,对提高植物的养分吸收利用效率有重要意义^[25]。N 作为限制植物光合作用能力和生产力的必需营养元素,增加 N 的输入量会对植物的生长,营养元素吸收产

生级联效应^[26-28]。本研究表明,一定程度的施氮量可以增加马尾松幼苗的营养元素含量,当输入的量超过了马尾松对氮的需求时,氮沉降会使马尾松营养元素含量较最适浓度时降低,这与樊后保等对杉木的研究结果一致^[29]。马尾松地上和地下组织中的氮浓度随着施氮浓度的增加而增加,这一结果与以往在森林生态系统中的研究结果一致^[30-31]。Gurmesa 等发现,即使在氮饱和的森林中,植物也可能吸收过多的氮^[32],这也支持了研究结果,在较高的氮素供应下仍增加了马尾松地上和地下组织中的 N 浓度,以响应 N 的添加。此外,氮输入在引起马尾松幼苗体内氮素含量增加的同时也会对其他营养元素产生不同程度的影响,如施氮增加了马尾松叶片 C、P、Mn 含量,降低了 K、Ca、Mg 和根系 C 及微量元素的含量,这与以往的研究结果基本一致^[33-34]。土壤氮素的有效性会对土壤的形态特征产生影响,有研究发现,高氮素供应促进植物根系发育,并导致更大的根生物量^[35-36]。植物光合作用所产生的碳化合物的运输受到外生菌根真菌和所处生态系统中 N 浓度的影响,Högberg 等在松树林中用¹³C 示踪发现光合作用产生的¹³C 化合物会快速转移到菌根真菌菌丝体并再分配,但施氮量过多后则会显著减少其往地下部的分配^[37],本研究中,马尾松根和叶中的 C 随着施氮浓度的升高先升高后降低,中氮浓度(N60)时最高,高氮浓度(N90)下降,这与 Wang 等对油松和 Meng 等对杨树的研究结果一致^[38-39]。说明在中浓度氮沉降范围内,施氮促进了马尾松光合作用,提高了 C 往马尾松各库器官中的运输,这主要归结于在氮素充足时,源叶向库组织汇中输送足够的光合产物保证根的生长,使根部合成有利于植物生长的 C、N 化合物而形成良性的 C、N 循环^[40],而施氮浓度超过这一范围则开始下降。一般来说,氮素对植物 P 的影响可以通过 P 的供应、P 的吸收和 P 的再吸收来改变^[41-43],本研究中氮添加后增大了马尾松幼苗地下部分的生物量和根系吸收面积,使植物可以获取更多的养分,为了满足生长的需要,植物可能会改善 P 的再吸收,以增加从土壤中获取 P 的量,并增加地上 P 的浓度,以维持 N/P 化学计量平衡。同时,过量的氮素输入使植物所处土壤环境中的 NO_3^- 、 NH_4^+ 增多甚至过量,一方面多余的 NO_3^- 从土壤中寻找新的电荷平衡的金属离子,例如 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等形成新的无机盐导致植物体内盐基离子减少,另一方面 NH_4^+ 增多,使马尾松优先吸收 NH_4^+ 从而对其他盐基离子吸收减少^[44-45]。除此之外,本实验是在温室中的控制实验,特点的实验条件:除定期施氮及浇灌模拟降雨量的水量外没有施加其他营养元素,也可能是导致其他营养元素含量降低的原因。

EMF 能够与宿主植物根系共生,形成菌丝体取代根毛吸收营养物质,影响植物根系和地上部营养元素的含量与分布,进而影响植物的生长光合状况和生理生活特征^[46]。接种 EMF 已被证明可以促进马尾松幼苗的生长和养分的吸收和利用^[47-48],本研究中,不同施氮浓度下,接种 EMF 均提高了马尾松幼苗地上部和地下部大量元素和微量元素的含量。植物生长良好时,N 元素在植物体内与其他元素的比值需维持在适宜范围,超出这一范围则会使植物营养失衡,对植物生长产生负面影响,这也是氮沉降造成植物生产力下降的主要原因之一^[49]。而 EMF 能够通过扩大宿主植物根系吸收面积获取更多的养分促进自身及宿主植物的生长^[50],在土壤养分含量较低导致树木生长受限时,EMF 可通过与树木根系共生后形成的更多菌丝体来帮助树木获得限制生长的营养物质(如碳、氮和磷等),从而提高宿主植物光合碳同化能力^[51-52],而在菌根菌丝体丰富的土壤中,菌根共生的植物可以从短暂和阶段性获取的有机物中获得营养,且与菌根真菌共生的乔木和灌木具有较高的胞外酶活性,因此能够迅速吸收利用养分,与未共生的植物相比,在低养分状况的土壤中更容易且更多的获得的养分^[53]。

以往研究发现,施氮能够提高马尾松幼苗的 N 吸收量,促进 C 的固定从而使植物光合作用增加而提高自身的生物量,进一步提高了 P 和 K 的吸收^[54],接种 EMF 后,黑松幼苗的生物量增加,而寄主植物生长状况的改善可以通过接种 EMF 后增加了矿质养分,特别是 N 和 P 的含量来解释^[55]。本研究结果显示,不同施氮浓度下接种 EMF 的马尾松幼苗地上部和地下部分 N、P、K 均显著高于未接种植株,这是因为 EMF 不但能够提高马尾松根系对土壤中无机氮的吸收与利用,而且还能使土壤中的有机氮矿化,进而被植物吸收利用,而 EMF 释放到土壤中的有机酸利于活化土壤中的无效钾,且菌根对 K^+ 的根系吸收速率显著高于未形成菌根的植物根系,EMF 与植物共生后形成的众多菌丝体还能分泌磷酸酶、有机酸等物质使土壤中难以被植物吸收利

用的难溶性 P 解析为容易被吸收利用的有效 P^[56-57]。

4 结论

本研究中,马尾松幼苗地上部和地下部的营养元素含量在施氮和接种 EMF 的影响下发生了一定的改变,通过对不同浓度氮添加下接种 EMF 的马尾松营养元素含量的研究表明:氮添加改变了马尾松大量元素和微量元素地上地下含量,增加了马尾松叶片 C、P、Mn 含量,降低了 K、Ca、Mg 和根系 C 及微量元素的含量,在中度氮沉降即施氮量为 60 kg N hm⁻²a⁻¹时达到临界值,马尾松幼苗 P、Ca、Fe、Mn 等元素均在 N60 时出现峰值,而在同一施氮浓度下,接种 EMF 后能够提高大多数元素的含量,这为未来气候变化情景中氮沉降增加下接种 EMF 可以调节植物元素含量,从而使植物达到更适应环境的元素平衡来促进自身生长提供理论依据。

参考文献(References):

- [1] Fowler D, Coyle M, Skiba U, Sutton M A, Cape J N, Reis S, Sheppard L J, Jenkins A, Grizzetti B, Galloway J N, Vitousek P, Leach A, Bouwman A F, Butterbach-Bahl K, Dentener F, Stevenson D, Amann M, Voss M. The global nitrogen cycle in the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, 368(1621): 20130164.
- [2] 付伟, 武慧, 赵爱花, 郝志鹏, 陈保冬. 陆地生态系统氮沉降的生态效应: 研究进展与展望. *植物生态学报*, 2020, 44(5): 475-493.
- [3] Yu G R, Jia Y L, He N P, Zhu J X, Chen Z, Wang Q F, Piao S L, Liu X J, He H L, Guo X B, Wen Z, Li P, Ding G A, Goulding K. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade. *Nature Geoscience*, 2019, 12(6): 424-429.
- [4] 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.
- [5] Mechri B, Cheheb H, Boussadia O, Attia F, Ben Mariem F, Braham M, Hammami M. Effects of agronomic application of olive mill wastewater in a field of olive trees on carbohydrate profiles, chlorophyll a fluorescence and mineral nutrient content. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 71(2): 184-191.
- [6] Smethurst C F, Garnett T, Shabala S. Nutritional and chlorophyll fluorescence responses of lucerne (*Medicago sativa*) to waterlogging and subsequent recovery. *Plant and Soil*, 2005, 270(1): 31-45.
- [7] Ahmad I, Dole J M, Nelson P. Nitrogen application rate, leaf position and age affect leaf nutrient status of five specialty cut flowers. *Scientia Horticulturae*, 2012, 142: 14-22.
- [8] Yan Z B, Kim N, Han W X, Guo Y L, Han T S, Du E Z, Fang J Y. Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry, and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil*, 2015, 388(1): 147-155.
- [9] Teramoto M, Wu B Y, Hogetsu T. Pathway and sink activity for photosynthate translocation in *Pisolithus* extraradical mycelium of ectomycorrhizal *Pinus thunbergii* seedlings. *Mycorrhiza*, 2016, 26(5): 453-464.
- [10] Stuart E K, Plett K L. Digging deeper: in search of the mechanisms of carbon and nitrogen exchange in ectomycorrhizal symbioses. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1658.
- [11] Mayerhofer W, Schintlmeister A, Dietrich M, Gorka S, Wiesenbauer J, Martin V, Gabriel R, Reipert S, Weidinger M, Clode P, Wagner M, Woebken D, Richter A, Kaiser C. Recently photoassimilated carbon and fungus-delivered nitrogen are spatially correlated in the ectomycorrhizal tissue of *Fagus sylvatica*. *New Phytologist*, 2021, 232(6): 2457-2474.
- [12] Wen Z G, Xing J C, Liu C, Zhu X M, Zhao B Q, Dong J, He T T, Zhao X H, Hong L Z. The effects of ectomycorrhizal inoculation on survival and growth of *Pinus thunbergii* seedlings planted in saline soil. *Symbiosis*, 2022, 86(1): 71-80.
- [13] Wang F C, Chen F S, Wang G, Mao R, Fang X M, Wang H M, Bu W S. Effects of experimental nitrogen addition on nutrients and nonstructural carbohydrates of dominant understory plants in a Chinese fir plantation. *Forests*, 2019, 10(2): 155.
- [14] Arteaga-León C, Pérez-Moreno J, Espinosa-Victoria D, Almaraz-Suárez J J, Silva-Rojas H, Delgado-Alvarado A. Ectomycorrhizal inoculation with edible fungi increases plant growth and nutrient contents of *Pinus ayacahuite*. *Revista Mexicana De Biodiversidad*, 2018, 89(4): 1089-1099.
- [15] Meng S, Wang S, Quan J N, Su W L, Lian C L, Wang D L, Xia X L, Yin W L. Distinct carbon and nitrogen metabolism of two contrasting poplar species in response to different N supply levels. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(8): 2302.
- [16] 王光军, 田大伦, 闫文德, 朱凡, 李树战. 马尾松林土壤呼吸对去除和添加凋落物处理的响应. *林业科学*, 2009, 45(1): 27-30.
- [17] 陈连庆. 马尾松共生菌根真菌调查研究. *林业科学研究*, 1989, 2(4): 357-362.
- [18] 陈连庆, 裴致达. 马尾松菌根真菌的筛选及圃地接种效应. *林业科学研究*, 1992, 5(1): 65-70.
- [19] 陈展, 尚鹤. 接种外生菌根菌对模拟酸雨胁迫下马尾松营养元素的影响. *林业科学*, 2014, 50(1): 156-163.

- [20] 于浩, 陈展, 尚鹤, 曹吉鑫. 野外模拟酸雨胁迫下接种外生菌根真菌对马尾松幼苗的缓解作用. 生态学报, 2017, 37(16): 5418-5427.
- [21] 葛晓改, 曾立雄, 肖文发, 黄志霖, 周本智. 模拟 N 沉降下不同林龄马尾松林凋落叶分解-土壤 C、N 化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(4): 1147-1158.
- [22] 丁雪坤, 王云琦, 韩玉国, 付婧. 三峡库区人类活动净氮输入量估算及其影响因素. 中国环境科学, 2020, 40(1): 206-216.
- [23] Liu T, Wang C Y, Chen H, Fang F R, Zhu X Q, Tang M. Effects of arbuscular mycorrhizal colonization on the biomass and bioenergy production of *Populus × canadensis* 'Neva' in sterilized and unsterilized soil. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(4): 871-880.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [25] Azcón R, Ambrosano E, Charest C. Nutrient acquisition in mycorrhizal lettuce plants under different phosphorus and nitrogen concentration. *Plant Science*, 2003, 165(5): 1137-1145.
- [26] Lu X K, Mao Q G, Gilliam F S, Luo Y Q, Mo J M. Nitrogen deposition contributes to soil acidification in tropical ecosystems. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3790-3801.
- [27] Chen F S, Niklas K J, Liu Y, Fang X M, Wan S Z, Wang H M. Nitrogen and phosphorus additions alter nutrient dynamics but not resorption efficiencies of Chinese fir leaves and twigs differing in age. *Tree Physiology*, 2015, 35(10): 1106-1117.
- [28] Wang M, Zhang W W, Li N, Liu Y Y, Zheng X B, Hao G Y. Photosynthesis and growth responses of *Fraxinus mandshurica* Rupr. seedlings to a gradient of simulated nitrogen deposition. *Annals of Forest Science*, 2017, 75(1): 1-12.
- [29] 樊后保, 廖迎春, 刘文飞, 袁颖红, 李燕燕, 黄荣珍. 模拟氮沉降对杉木幼苗养分平衡的影响. 生态学报, 2011, 31(12): 3277-3284.
- [30] Talhelm A F, Pregitzer K S, Burton A J. No evidence that chronic nitrogen additions increase photosynthesis in mature sugar maple forests. *Ecological Applications; a Publication of the Ecological Society of America*, 2011, 21(7): 2413-2424.
- [31] Mao Q G, Lu X K, Wang C, Zhou K J, Mo J. Responses of understory plant physiological traits to a decade of nitrogen addition in a tropical reforested ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 2017, 401: 65-74.
- [32] Gurmesa G A, Lu X K, Gundersen P, Mao Q G, Zhou K J, Fang Y T, Mo J M. High retention of ¹⁵N-labeled nitrogen deposition in a nitrogen saturated old-growth tropical forest. *Global Change Biology*, 2016, 22(11): 3608-3620.
- [33] 李德军, 莫江明, 彭少麟, 方运霆. 南亚热带森林两种优势树种幼苗的元素含量对模拟氮沉降增加的响应. 生态学报, 2005, 25(9): 2165-2172.
- [34] 刘文飞, 樊后保, 张子文, 杨跃霖, 王启其, 徐雷. 杉木人工林针叶养分含量对模拟氮沉降增加的响应. 应用与环境生物学报, 2008, 14(3): 319-323.
- [35] Kraiser T, Gras D E, Gutiérrez A G, González B, Gutiérrez R A. A holistic view of nitrogen acquisition in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(4): 1455-1466.
- [36] Meng S, Zhang C X, Su L, Li Y M, Zhao Z. Nitrogen uptake and metabolism of *Populus simonii* in response to PEG-induced drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 123: 78-87.
- [37] Högborg M N, Briones M J I, Keel S G, Metcalfe D B, Campbell C, Midwood A J, Thornton B, Hurry V, Linder S, Näsholm T, Högborg P. Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist*, 2010, 187(2): 485-493.
- [38] Wang G L, Fahey T J, Xue S, Liu F. Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabulaeformis*, West China. *Oecologia*, 2013, 171(2): 583-590.
- [39] Meng S, Wang S, Quan J N, Su W L, Lian C L, Wang D L, Xia X L, Yin W L. Distinct carbon and nitrogen metabolism of two contrasting poplar species in response to different N supply levels. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(8): 2302.
- [40] Schlüter U, Mascher M, Colmsee C, Scholz U, Bräutigam A, Fahnenstich H, Sonnewald U. Maize source leaf adaptation to nitrogen deficiency affects not only nitrogen and carbon metabolism but also control of phosphate homeostasis. *Plant Physiology*, 2012, 160(3): 1384-1406.
- [41] Jones A G, Power S A. Field-scale evaluation of effects of nitrogen deposition on the functioning of heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, 2012, 100(2): 331-342.
- [42] Kou L, Jiang L, Fu X L, Dai X Q, Wang H M, Li S G. Nitrogen deposition increases root production and turnover but slows root decomposition in *Pinus elliotii* plantations. *The New Phytologist*, 2018, 218(4): 1450-1461.
- [43] Yang H. Effects of nitrogen and phosphorus addition on leaf nutrient characteristics in a subtropical forest. *Trees*, 2018, 32(2): 383-391.
- [44] Nakaji T, Takenaga S, Kuroha M, Izuta M. Photosynthetic response of *Pinus densiflora* seedlings to high nitrogen load. *Environmental Science*, 2002, 9(4): 269-282.
- [45] Likens G E, Driscoll C T, Buso D C. Long-term effects of acid rain; response and recovery of a forest ecosystem. *Science*, 1996, 272(5259): 244-246.
- [46] Wen Z G, Xing J C, Liu C, Zhu X M, Zhao B Q, Dong J, He T T, Zhao X H, Hong L Z. The effects of ectomycorrhizal inoculation on survival

- and growth of *Pinus thunbergii* seedlings planted in saline soil. *Symbiosis*, 2022, 86(1): 71-80.
- [47] 王艺, 丁贵杰. 外生菌根对马尾松幼苗生长、生理特征和养分的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2013, 37(2): 97-102.
- [48] Zhang T, Wen X P, Ding G J. Ectomycorrhizal symbiosis enhances tolerance to low phosphorous through expression of phosphate transporter genes in Masson pine (*Pinus massoniana*). *Acta Physiologiae Plantarum*, 2017, 39(4): 101.
- [49] Bobbink R, Hornung M, Roelofs J G M. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 1998, 86(5): 717-738.
- [50] Kayama M, Yamanaka T. Growth characteristics of ectomycorrhizal seedlings of *Quercus glauca*, *Quercus salicina*, and *Castanopsis cuspidata* planted on acidic soil. *Trees*, 2014, 28(2): 569-583.
- [51] 刘润进. 菌根真菌是唱响生物共生交响曲的主角——菌根真菌专辑序言. 菌物学报, 2017, 36(7): 791-799.
- [52] Plett K L, Singan V R, Wang M, Ng V, Grigoriev I V, Martin F, Plett J M, Anderson I C. Inorganic nitrogen availability alters *Eucalyptus grandis* receptivity to the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus albus* but not symbiotic nitrogen transfer. *The New Phytologist*, 2020, 226(1): 221-231.
- [53] Tibbett M, Sanders F E. Ectomycorrhizal symbiosis can enhance plant nutrition through improved access to discrete organic nutrient patches of high resource quality. *Annals of Botany*, 2002, 89(6): 783-789.
- [54] 杨志坚, 冯金玲, 吴小慧, 陈来贺, 余新晓, 陈丽华. 氮磷钾施肥对闽楠幼苗营养元素吸收与利用的影响. 生态学杂志, 2021, 40(4): 998-1011.
- [55] Shi L, Wang J, Liu B H, Nara K, Lian C L, Shen Z G, Xia Y, Chen Y H. Ectomycorrhizal fungi reduce the light compensation point and promote carbon fixation of *Pinus thunbergii* seedlings to adapt to shade environments. *Mycorrhiza*, 2017, 27(8): 823-830.
- [56] Kevin G, Amandine D, Geneviève C, Adeline B, Claude P, Hervé S, Sabine Z. Potassium nutrition of ectomycorrhizal *Pinus pinaster*: overexpression of the *Hebeloma cylindrosporum* HcTrk1 transporter affects the translocation of both K^+ and phosphorus in the host plant. *The New Phytologist*, 2014, 201(3): 951-60.
- [57] 杨红军, 李勇, 黄建国. 磷与信号抑制剂对外生菌根真菌分泌草酸的调控作用. 微生物学报, 2015, 55(6): 788-795.